

Paléobiodiversité et paléoenvironnements des gisements à ambre du Crétacé et du Miocène d'Afrique

Valentine Bouju

▶ **To cite this version:**

Valentine Bouju. Paléobiodiversité et paléoenvironnements des gisements à ambre du Crétacé et du Miocène d'Afrique. Paléontologie. Université de Rennes, 2021. Français. ⟨NNT : 2021REN1B045⟩. ⟨tel-05037818⟩

HAL Id: tel-05037818

https://theses.hal.science/tel-05037818v1

Submitted on 17 Apr 2025

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

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



HAL Authorization

UNIVERSITÉ DE RENNES 1

THESE DE DOCTORAT DE

L'UNIVERSITE DE RENNES 1

ECOLE DOCTORALE N° 600
Ecole doctorale Ecologie, Géosciences, Agronomie et Alimentation
Spécialité : *Paléontologie*

Par
Valentine BOUJU

Paléobiodiversité et paléoenvironnements des gisements à ambre du Crétacé et du Miocène d'Afrique

Thèse présentée et soutenue à Rennes, le 2 décembre 2021
Unité de recherche : UMR 6118 Géosciences Rennes

Rapporteurs avant soutenance :

André Nel — Professeur, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France
Dany Azar — Professeur, Université Libanaise, Fanar, Liban

Composition du Jury :

Présidente :
Sylvie Bourquin — Directrice de Recherche CNRS, Université de Rennes 1, Rennes, France

Examinateurs :
Xavier Delclòs Martínez — Professeur, Université de Barcelone, Barcelone, Espagne
Mónica Solórzano-Kraemer — Chercheuse, Senckenberg Museum, Francfort, Allemagne
André Nel — Professeur, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France
Dany Azar — Professeur, Université Libanaise, Fanar, Liban

Directeur de thèse :
Vincent Perrichot — Maître de Conférences, Université de Rennes 1, Rennes, France

Remerciements

Ces trois années s'achèvent déjà et il est temps pour moi de remercier toutes celles et ceux qui m'ont permis de réaliser ce travail, et ont participé, de près ou de loin, à son aboutissement.

Je souhaite tout d'abord remercier sincèrement mon directeur de thèse, Vincent Perrichot, sans qui cette aventure n'aurait pu avoir lieu. C'est lui qui m'a initiée à l'étude taxinomique dans l'ambre, et je pense que toute personne, ayant eu l'occasion d'observer une inclusion fossilisée dans la résine, comprendra ma fascination immédiate pour ce matériel d'étude. L'engouement de Vincent pour l'ambre est communicatif et c'est avec énormément d'enthousiasme que j'ai mené mes recherches pendant ces trois dernières années.
Je tiens à le remercier pour la disponibilité qui m'a été accordée, la confiance dont on m'a fait preuve, et le soutien dans mon travail. C'est aussi grâce à la qualité de l'encadrement dont j'ai bénéficié, que cette thèse a été pour moi un véritable plaisir. (Je garderai d'ailleurs un très bon souvenir de nos voyages, plus ou moins exotiques !).

Je tiens à exprimer ma reconnaissance aux membres de mon jury qui ont aimablement accepté de lire et commenter le résultat de mes travaux : André Nel, Dany Azar, Mónica Solórzano-Kraemer, Sylvie Bourquin, et Xavier Delclòs, ce dernier que j'ai le grand plaisir de retrouver, trois ans après la fin de mes recherches à Barcelone.

Dès le début de ma thèse j'ai eu le privilège de travailler sous la supervision d'Alexander Schmidt, dont le soutien, la bienveillance, et l'attention, pour mes recherches et mes projets, sont une source d'encouragement. Son accueil toujours chaleureux, son dynamisme, et sa motivation ont fait de mes deux séjours à Göttingen de très belles expériences.
Je remercie également Kathrin Feldberg et Ulla Kaasalainen pour leurs enseignements transmis avec beaucoup de pédagogie et d'attention. C'est à eux trois que je dois ma spécialisation dans l'étude des inclusions végétales de l'ambre, j'espère pouvoir de nouveau collaborer dans un futur proche.

J'adresse mes remerciements à Romain Vullo, Philippe Courville, et Didier Néraudeau, qui m'ont très amicalement accueillie au sein de l'équipe, et m'y ont tout de suite intégrée à part entière. Merci plus particulièrement encore à Didier d'avoir toujours présenté un vif intérêt pour mes avancées, et d'avoir su agrémenter nos échanges de ses taquineries amusées.

Comment à présent ne pas saluer tous ceux avec qui j'ai eu l'immense plaisir de partager le fameux bureau des thésards :
Mes compagnons de thèse bien sur, pour nos discussions très variées, plus ou moins animées, toujours fortifiantes : France et Cédric ... Corentin aussi, qui, pour le nombres d'heures partagées au laboratoire, pourrait presque compter parmi mes co-thésards.
Elvis, Simon B., Elsie, Manuel, Baptiste, Léa, mais aussi Simon R.G., Marion, Yann, et l'ensemble des étudiants du master de paléontologie des trois promotions que j'ai eu le plaisir de suivre pendant un à deux ans, j'ai de très bons souvenirs de moments passés avec vous et je sais qu'il y en aura d'autres à venir.
Je salue également Alice, Thomas et Phoomi, du bout du couloir, avec qui j'ai partagé une partie de ce que ce dernier aime appeler la *PhD life*.

Enfin, j'aimerais remercier plus personnellement mes amis qui, même de loin, ont contribué à l'accomplissement de cette thèse (ils se reconnaîtront). Et surtout ma famille, mes parents pour leur soutien et leur encouragement à poursuivre le chemin que j'ai choisi. Je n'aurais pu réaliser cette thèse sans eux. Mes sœurs aussi, Héloïse, Manon, et Adèle, voici plein de nouveaux *fun facts* à découvrir !

Et comment remercier celle qui m'a accompagnée de son regard enjoué et attentionné, tout au long de cette aventure, et avant déjà. Merci Nono de m'épauler, d'avoir accepté ces longues heures de travail, qui, surtout à cause d'un confinement, puis ces derniers mois, t'ont parfois exclue de ta propre maison ! Tes paroles rassurantes, et tes encouragements, le pouvoir d'un alter ego, m'ont plusieurs fois aidée et donné confiance. Je ne sais trouver les mots pour t'en remercier.

Résumé

De nombreux gisements d'ambre sont connus à travers le monde. Cependant, la majorité des gisements proviennent de l'ancien super-continent Laurasia, tandis que les ambres gondwaniens sont limités à quelques gisements, probablement du fait d'un manque d'accès ou de prospection dans un grand nombre de régions. Cette lacune du registre fossile s'observe d'autant plus avec le continent africain pour lequel les rares ambres connus jusqu'alors semblent sans bioinclusions. Au cours de la dernière décennie, deux nouveaux gisements ont été découverts, l'un dans le Crétacé du Congo, l'autre dans le Miocène d'Ethiopie. Premiers ambres fossilifères connus d'Afrique, ils portent les premières occurrences africaines, gondwaniennes, voire fossiles de divers arthropodes ou végétaux.

L'ambre du Congo est daté de l'Aptien, produit par une gymnosperme, probablement Cheirolepidiaceae. Il dévoile un écosystème ouest africain, de la fin du Crétacé inférieur, à l'aube de la dislocation du Gondwana et de ses conséquences climatiques et environnementales telle que la radiation des plantes à fleurs. Bien que la résine soit très sombre à opaque, une première description de l'entomofaune préservée a pu être réalisée. Les diptères puis hyménoptères y sont dominants, les genres identifiés illustrant l'affinité gondwanienne de l'assemblage. Les arthropodes et les palynomorphes traduisent un paléoenvironnement forestier à dominante de gymnospermes, dans une vallée à système fluviatile et sous un climat global chaud, semi-aride et localement humide.

L'ambre d'Ethiopie affleure entre deux dépôts volcaniques cénozoïques, le niveau est daté du Miocène moyen. La flore indiquée par les palynomorphes est essentiellement composée d'angiospermes, dont l'arbre producteur de résine *Hymenaea*. Les cryptogames et l'entomofaune inventoriés illustrent un milieu de type palustre au sein d'une forêt tropicale humide. L'ambre est particulièrement translucide, de teinte souvent claire, et les inclusions présentent un excellent degré de préservation. Des descriptions détaillées de nouvelles espèces de végétaux cryptogames, *Thysananthus*, *Lejeunea*, *Frullania* (Marchantiophyta), et arthropodes *Allodia* (Diptera) et *Glyptotermes* (Isoptera) ont ainsi pu être réalisées, apportant des éléments de compréhension de leur évolution biogéographique. L'assemblage de cryptogames, l'origine botanique de l'ambre, et la plupart des composants de l'entomofaune présentent par ailleurs des similitudes avec l'ambre contemporain de République Dominicaine ou celui du Mexique. Cette affinité semble indiquer une origine gondwanienne commune de certains composants des écosystèmes fossiles d'Amérique centrale, illustrant une évolution biogéographique des taxons de l'Hémisphère Sud vers l'Hémisphère Nord au Cénozoïque.

Abstract

Amber deposits are numerous and distributed worldwide. However, most of the deposits known today are found in the Northern Hemisphere (mostly former Laurasia), while reports of fossiliferous amber are scarce in the Southern Hemisphere or former Gondwana. This disparity seems due to a lack of access and prospection in many Gondwanan regions. The gap in the amber fossil record is particularly noticeable for Africa where only few amber deposits are known, all of these being apparently devoid of bioinclusions. During the last decade, two new deposits have been discovered, one from the Cretaceous of Congo, the other from the Miocene of Ethiopia. These represent are the first fossiliferous ambers from Africa, providing unique African, Gondwanan, or fossil occurrences of diverse arthropods as well as plants.

Congo amber is Aptian in age, produced by a gymnosperm, likely of the Cheirolepidiaceae family. It reveals a West-African ecosystem at the end of lower Cretaceous, at the dawn of Gondwanan breakup and its climatic and environmental consequences such as the development of angiosperms floras. Although the resin is dark to opaque, a first overview of the entomological diversity is described herein. Diptera and Hymenoptera are dominant, the genera identified suggesting a Gondwanan affinity of the assemblage. Arthropods and palynomorphs illustrate a gymnosperm-dominated forest environment, in a fluvial valley under hot, semi-arid, possibly locally humid, global climate.

Ethiopian amber is collected from middle Miocene sediments, deposited between two volcanic Cenozoic layers. The associated palynomorphs illustrate an angiosperm flora, with the Fabacean resin producer *Hymenaea.* The cryptogam and arthropod inclusions revealed in amber indicate a swamp or marsh environment in a tropical rain forest. The Ethiopian amber is particularly translucent, with light red to green colors, and inclusions have a exceptional preservation state. Detailed descriptions of new cryptogam species in the genera *Thysananthus*, *Lejeunea*, *Frullania* (Marchantiophyta), and arthropods in the genera *Allodia* (Diptera) and *Glyptotermes* (Isoptera) are presented, offering new geographical reports and better comprehension of the biogeographical evolution of the taxa. The cryptogam community in amber, the botanical origin of the resin, as well as most of the components of the entomofauna, show similarities with contemporaneous ambers from Dominican Republic and Mexico. This affinity suggests a common Gondwanan origin of the floristic and faunistic components of the Central American deposits, illustrating the biogeographical evolution of taxa from Southern Hemisphere to Northern Hemisphere during Cenozoic.

Sommaire

Chapitre I : Les ambres d'Afrique....19
I. L'ambre, résine végétale fossilisée....21
A. La production de la résine....21
B. De la résine à l'ambre....23
1. La fossilisation de la résine....23
2. La distinction entre copal et ambre....24
C. Les inclusions dans l'ambre....25
II. Un état de l'art des résines fossiles d'Afrique (Article Bouju & Perrichot, 2020)....27
III. Définition de l'approche et des problématiques de la thèse....40
A. Imprévus et organisation de la thèse....40
B. Les problématiques de la thèse....41

Chapitre II : L'ambre crétacé du Congo....45
I. Introduction....47
II. Contexte géologique....48
A. Le Bassin du Congo....48
B. Les affleurements et la datation de l'ambre du Congo....51
1. Les localités....51
2. Stratigraphie et datation des affleurements....52
III. Matériel et méthode....55
A. Collection institutionnelle....55
B. Les propriétés physiques de l'ambre du Congo....55
C. La préparation des pièces d'ambre....57
1. La difficulté de l'étude de l'ambre du Congo....57
2. La préparation des inclusions....58
D. Etude des spécimens....59
1. La méthode d'étude des spécimens....59
2. Les données associées....60
2.1. Les données géologiques et sédimentaires....60
2.2. L'analyse de la résine....60
2.3. L'étude du bois fossile....61
3. Collaborations et communications des résultats....61

IV. Identification et systématique des inclusions d'arthropodes....62
V. Paléoenvironnement....79
A. Le milieu de dépôt....79
B. L'origine de l'ambre du Congo....80
C. Les conditions climatiques....82
D. La proximité d'un milieu d'eau douce....82
E. Un ambre de litière....83
VI. Conclusion....86

Chapitre III : L'ambre miocène d'Ethiopie....89
I. Introduction....91
II. Contexte géologique....92
A. Les localités....92
B. La géologie des affleurements....93
1. Géologie de la zone à affleurements....93
2. Stratigraphie de l'affleurement de la localité Woll....96
C. La datation de l'ambre d'Ethiopie : Bouju et al., en cours-3....98
III. Matériel et méthode....128
A. Les données sédimentaires....128
1. La mission de terrain....128
2. L'analyse des prélèvements de roche....129
B. Le matériel fossile étudié....130
1. Acquisition et collection....130
2. Les propriétés de l'ambre d'Ethiopie....131
3. La préparation et l'observation des inclusions de l'ambre d'Ethiopie....134
C. Les études en collaborations....135
1. La spécialisation dans l'étude des végétaux cryptogames....135
2. Autres collaborations....136
IV. Identification et systématique des inclusions végétales....138
A. L'arbre a fleurs *Hymenaea*....138
B. Les micro-végétaux cryptogames....139
1. Inventaire taxinomique....139
2. Etude des cryptogames : Bouju et al., 2021....142
V. Identification et systématique des inclusions d'arthropodes....168

VI. La biodiversité de l'assemblage....197
A. La représentativité de l'assemblage....197
1. L'origine des échantillons....197
2. Le biais de sélection....198
B. La biodiversité des inclusions....201
1. Les inclusions végétales....201
2. Premier aperçu de la biodiversité de l'entomofaune....202
3. Implication de certains biais....202
4. Hymenoptera, Formicidae....204
5. Diptera....205
6. Hemiptera....206
C. Discussion....207
1. Les coléoptères Mordellidae et Scolytinae....207
2. L'étonnante occurrence de *Melissotarsus*....208
VII. Proposition de reconstitution paléoenvironnementale....210
A. Le climat....210
B. Le paléoenvironnement....210
VIII. Conclusion....214

Chapitre IV : Ambres d'Afrique, témoins de grands changements....217
I. L'ambre du Congo, à l'aube de grands changements....219
A. Les ambres gondwaniens crétacés....219
B. Les affinités des entomofaunes crétacées....220
1. Une distribution crétacée globalement étendue....220
2. Les premières traces d'affinité arabo-africaine....222
C. Les ambres du Congo et du Brésil, comparaison illustratrice de l'ouverture de l'Atlantique Sud....224
II. Les conséquences environnementales de la dislocation du Gondwana....227
A. L'évolution climatique....227
B. L'évolution des paysages....227
III. Du Crétacé au Cénozoïque, de nouveaux écosystèmes....229
A. L'essor des angiospermes....229
1. L'apparition des angiospermes dans les flores....229
2. L'expansion et la diversification des angiospermes à la fin du Mésozoïque....229

B. L'interaction plantes-arthropodes....231
1. L'exemple de la pollinisation....231
2. Exemples d'exploitation des ressources végétales....233
IV. L'ambre d'Ethiopie et les évolutions biogéographiques au Cénozoïque....234
A. L'ambre d'Ethiopie et les autres ambres miocènes....234
B. Les ambres d'Afrique et d'Amérique centrale, exemple d'évolution biogéographique des écosystèmes....238
1. Origine botanique....238
2. Contenu fossile des ambres....239
V. Conclusion....241
Références....245

CHAPITRE I

CONTEXTE DE L'ETUDE

I. L'ambre, résine végétale fossile

A. La production de la résine

L'ambre est un produit fossilisé de la résine végétale produite par des gymnospermes ou angiospermes (Langenheim, 2003). En milieu naturel, la résine est accumulée dans des structures de l'arbre, spécialisées (canaux résinifères) ou non (e.g. fibres trachéides, parenchyme). Elle s'écoule à l'air libre lors de leurs ruptures sous l'effet d'une entaille, d'une pression provoquée par une trop forte accumulation ou encore par stimulation environnementale, n'impliquant pas de traumatisme physique (Langenheim, 1995 ; Perrichot, 2003 ; Martínez-Delclòs et al., 2004). Cette exsudation peut avoir lieu aussi bien au niveau du tronc et des branches que des feuilles et racines (Martínez-Delclòs et al., 2004 ; Beimforde et al., 2017 ; Seyfullah et al., 2018). Les mécanismes de production des résines végétales ont été largement étudiés et ont fait l'objet de plusieurs travaux synthétiques (e.g. Langenheim, 1990, 2003 ; Perrichot, 2003 ; Martínez-Delclòs et al., 2004 ; Ragazzi & Schmidt, 2011 ; Seyfullah et al., 2018).

L'une des principales causes de la sécrétion semble être associée à des perturbations mécaniques du milieu, biotiques ou abiotiques, stimulant la formation et l'exsudation de la résine. Les effets majeurs résultants de ces stimulations ont été définis sous les termes de rôle de défense et de cicatrisation. Le premier caractérise l'effet neutralisant ou répulsif de la résine lors d'une attaque d'organismes phytophages ou pathogènes, via la nature toxique et dissuasive de certains composés et du piégeage dans la coulée visqueuse. Le second fait référence au recouvrement par la résine des zones de rupture des canaux résinifères, la polymérisation de la coulée formant une barrière autour de la cassure, entaille ou autre plaie, protégeant la zone vulnérable face aux perturbations écologiques. Ces deux effets de la résine sont définis séparément, pourtant, dans la nature, ils sont liés. La rupture des canaux résinifères provoquée par l'attaque d'organismes herbivores ou pathogènes libère la résine, permettant d'éviter d'autres attaques et, dans un même temps, de protéger la plaie. De la même façon, la résine coulant d'une blessure causée par un facteur abiotique joue un rôle cicatrisant et, dans un même temps, neutralise ou repousse les organismes pathogènes et phytophages attirés par la plaie.

Du fait de l'origine mécanique de la production de résine, c'est lors d'évènements catastrophiques que sont constatées les secrétions les plus importantes. Les tempêtes, crues ou feux provoquent de nombreux dommages sur les arbres, dont découle une production accrue de résine. Celle-ci est d'autant plus importante que, rapidement, le bois fraîchement exposé attire les organismes phytophages et pathogènes, tels que les coléoptères scolytes (Scolytinae) attirés par

le xylème exposé suite à un incendie, créant d'autant plus de nouvelles entailles (Solórzano-Kraemer, 2007 ; Hood et al., 2015).

En dehors des rôles de défense et cicatrisation, d'autres effet positifs de la production de résine sur le développement de l'arbre ont été mis en avant. Par exemple, si des composés repoussent certains organismes néfastes, d'autres en revanche attirent des organismes pollinisateurs. La sécrétion favorise ainsi de façon indirecte la pollinisation de l'arbre par voie animale, principalement par les insectes (entomogamie). Face aux conditions abiotiques, la résine peut également avoir un effet positif, par exemple en tant qu'isolant, réduisant les pertes d'eau lors de fortes chaleurs. Il a d'ailleurs été démontré que la sécrétion de résine est en moyenne plus forte durant les saisons chaudes et que, de façon générale, de plus grandes quantités de résine étaient secrétées par les arbres en milieu chaud tel qu'en forêt tropicale. Une explication proposée, afin de justifier cette dernière observation, résiderait dans la stimulation du métabolisme des plantes. Une plus forte disponibilité en carbone dans le milieu stimulerait l'activité photosynthétique des plantes, à l'origine de la formation des composés terpèniques, ce qui favoriserait la production de résine (Solórzano-Kraemer et al., 2020). D'autres facteurs ont été suggérés, tels que la modification des propriétés d'exsudation : la vitesse de sécrétion est dépendante de la viscosité du produit, or la fluidité de la résine augmente avec la température, conduisant à un écoulement plus rapide et en plus grande quantité lors de la rupture des canaux résinifères (Perrichot, 2003 ; Martínez-Delclòs et al., 2004 ; Seyfullah et al., 2018). De façon moins directe, Langenheim (1990, 1995, 2003) propose encore une influence de la prolifération d'organismes phytophages en milieu tropical, induisant une pression stimulant davantage les réponses défensives de la plante. Les études actuelles appuient ces observations avec le constat de plus riches productions en saison chaude et en milieu tropical. De fait, la grande majorité des gisements d'ambres connus aujourd'hui correspondent à d'anciens milieux tropicaux à sub-tropicaux.

De façon générale, plus une résine est produite en quantité, plus une partie de cette production aura de chance d'être conservée. Dans le registre fossile, on retrouve des résines produites par des essences dont les représentants actuels ont une sécrétion plus importante que la moyenne (principalement en milieu tropical) (Langenheim, 1969 ; Lambert & Poinar, 2002 ; Ragazzi & Schmidt, 2011). Ainsi, les producteurs majeurs de résine identifiés sont les conifères Araucariaceae, Cupressaceae, Cheirolepidiaceae, et Pinaceae, principalement jusqu'à la fin du Mésozoïque, puis l'on note le développement et la dominance des angiospermes dans les flores cénozoïques, avec l'identification de producteurs principaux Dipterocarpaceae et Fabaceae.

B. De la résine à l'ambre

1. La fossilisation de la résine

Une fois sécrétée, exposée à l'air libre et aux rayonnements lumineux, la résine subit des modifications (Langenheim, 1969, 1990, 2003 ; Lambert & Poinar, 2002 ; Martínez-Delclòs et al., 2004 ; Seyfullah et al., 2018). Les molécules volatiles s'évaporent et les éléments restant, di- ou triterpéniques, polymérisent (Fig.1). On estime de quelques semaines à quelques mois l'évaporation de la majorité des molécules volatiles, résultant en un durcissement de la résine. Cette résistance protège, dans un premier temps, la matière contre la dégradation mécanique ou environnementale. Cependant, tant qu'elle demeure exposée à l'air libre, la structure reste sensible à l'oxydation. La résine peut alors être plus durablement préservée par un recouvrement sédimentaire isolant, pouvant durer des millions d'années. Sous ses conditions de pression, température et isolement, les modifications structurales des composants vont se poursuivre (polymérisation, isomérisation, cyclisation et réticulation des chaînes carbonées), véritable phase de transformation de la résine en ambre, appelée maturation et parfois ambrisation (Langenheim, 1969 ; Perrichot, 2003 ; Seyfullah et al., 2018 ; Ragazzi & Schmidt, 2011). En raison du caractère fondamental de cet enfouissement pour obtenir de l'ambre, les localités d'origine sont toujours associées à des milieux sédimentaires et à une influence d'eau douce ou salée y permettant le dépôt. Sa densité proche de celle de l'eau douce (1.0) et de l'eau salée (1.3), la résine peut en effet être déplacée par les cours d'eau (Azar, 2000) (Fig.1). Si les modalités exactes du transport sont peu connues, les indices sédimentaires retrouvés dans les couches à résine fossile semblent indiquer que celle-ci est mise en suspension depuis son lieu de production jusqu'à un milieu où, l'hydrodynamisme étant plus faible, les éléments se déposent sur le fond et sont alors recouverts par des apports sédimentaires des fleuves (Langenheim, 1995 ; Perrichot, 2003 ; Martínez-Delclòs et al., 2004 ; Seyfullah et al., 2018) (Fig.1). Le milieu de dépôt côtier correspond majoritairement à des deltas, lagunes ou estuaires.

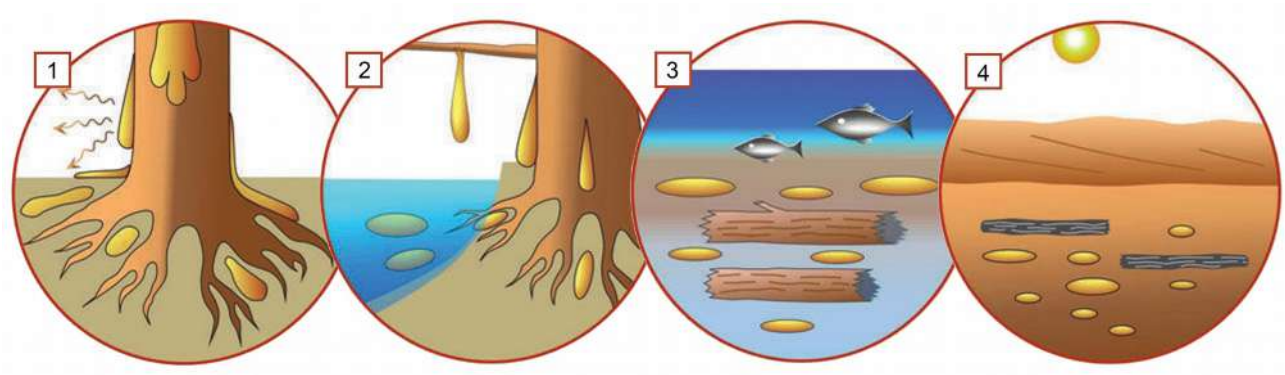


Figure 1 : Etapes menant à la fossilisation de la résine (modifié d'après Martínez-Delclòs et al., 2004 et Seyfullah et al., 2018) : (1) polymérisation à l'air libre, (2) transport hydrodynamique, (3) dépôt, (4) fossilisation.

Les réseaux fluviatiles contribuant à l'apport de résine au sein d'un milieu de dépôt peuvent être largement étendus. De ce fait, un gisement d'ambre peut regrouper des résines provenant de différentes localités de production, transportées indépendamment et déposées en un même milieu. Le transport de la résine pouvant être long, ce milieu de dépôt peut également être éloigné de la réelle localisation de l'ancienne forêt. L'étude des fossiles associés à l'ambre est alors essentielle pour déterminer si le milieu de dépôt est proche (autochtone) ou éloigné du lieu de production (allochtone) (Perrichot, 2003 ; Seyfullah et al., 2018). Il est suggéré que des évènements tels que les tempêtes ou crues, facilitant la mise en suspension de résine et de bois, soient ainsi à l'origine de dépôts allochtones regroupant des éléments de différentes localités, avec une mise en suspension au sein d'un large périmètre et un déplacement sur de longues distances (Perrichot, 2003 ; Martínez-Delclòs et al., 2004).

2. La distinction entre copal et ambre

Une résine fossilisée ou en cours de fossilisation est nommée copal ou ambre. La distinction entre ces deux termes a été longtemps controversée et plusieurs propositions de définition se sont succédées. Le terme copal est couramment utilisé pour parler de résine subfossile à jeune résine fossile, mais à partir de quel âge peut-on alors parler véritablement d'ambre ? Les conditions physiques de la résine sont souvent un critère clé, le degré de polymérisation ou de maturation distinguant une résine véritablement fossilisée, ambre, d'une résine non ou subfossile, copal (e.g. Poinar, 1992 ; Vávra, 2009). Cet état de la résine est difficile, si ce n'est impossible, à déterminer de façon précise. Une durée minimale d'une dizaine de millions d'années (13 millions d'années) a été estimée correspondre à un stade avancé de maturation (évaporation de l'entièreté des molécules volatiles et structure polymérisée des composés), suggérant une distinction à 13 millions d'années entre copal et ambre (Grimaldi, 1996 ; Solórzano-Kraemer et al., 2020). Cependant, un état *fossile* de la résine pourrait tout aussi bien être défini bien avant cette limite, d'autant que les modifications physiques et chimiques des composés peuvent se poursuivre au-delà en fonction des conditions de diagénèse. Les auteurs tentent alors de statuer sur un âge géologique à partir duquel estimer suffisamment avancée la maturation de la résine pour pouvoir parler de résine fossilisée. En 2009, Vávra cite par exemple l'Holocène à partir duquel il distingue résine fossile et ce qu'il nomme copal jeune. Cependant, la différence post Holocène entre copal fossile et véritable ambre reste floue (Vávra, 2009). Un autre exemple remonte à 1978, lorsque Schlee & Glöckner suggéraient déjà une distinction entre résine fossile et subfossile à au moins un million d'années. Lambert et al. (2012) estiment en effet qu'au

delà de ce minimum, la structure moléculaire de la résine pourrait être considérée différer suffisamment de celle d'origine pour pouvoir parler d'ambre. En opposition, la structure d'une résine plus jeune et encore proche de celle d'origine, âgée d'un millier à un million d'années serait associée au terme de copal (Lambert et al., 2012).

En dépit des différentes tentatives d'estimation de l'évolution des caractères physiques et chimiques des résines, le désaccord des auteurs sur l'âge distinguant résine fossile et subfossile demeure. Ceci s'explique en partie par l'impossibilité d'obtenir des estimations viables sachant que la nature même de la résine et ses conditions de préservation peuvent influer sur la vitesse de ses processus de maturation. Solórzano-Kraemer et al. (2020) suggèrent alors d'utiliser un tout autre critère pour distinguer ambre et copal. Il s'agit d'une limite définie par le registre fossile : « the Latest Amber Bioinclusions Gap », pouvant être traduit ici par la dernière lacune du registre de l'ambre fossilifère et mentionné par la suite par LABG. Cette limite LABG fait référence à la période pour laquelle les gisements de résines sont très rares et où presque aucune bioinclusion n'a été observée dans l'ambre ou le copal. Elle s'étend de 36 000 ans à 12 millions d'années, âges correspondant respectivement au premier gisement véritablement fossilifère (avec bioinclusions) de la période post Miocène : le copal pléistocène de République Dominicaine, et au dernier gisement véritablement fossilifère précédant cette lacune : l'ambre du Pérou. Cette période correspond également à la limite plus ou moins arbitraire du Pléistocène, à partir de laquelle, historiquement, les résines pléistocènes et plus jeunes ont été nommées copal et les plus anciennes ambres. Solórzano-Kraemer et al. (2020) reprennent ainsi cette limite, plus précise mais bien comprise dans l'intervalle du LABG, pour définir l'ambre comme résine de plus de 2,58 millions d'années. Cette définition, dernière proposition en date, fait référence pour l'utilisation des termes *ambre* et *copal* dans le reste de ce manuscrit.

C. Les inclusions dans l'ambre

En tant que composant végétal préservé dans le temps, l'ambre est un fossile portant les traces de son origine végétale (Ragazzi & Schmidt, 2011). Mais s'il est convoité aujourd'hui au sein du registre fossile, c'est qu'il constitue également un mode de fossilisation à part entière, lorsque des organismes sont piégés dans la résine fraîche puis préservés, fossilisés depuis des millions d'années. Ces inclusions sont principalement des micro-organismes, des arthropodes et des restes de plantes (cryptogames et restes de plus grands végétaux : feuilles, fleurs, entières ou partielles, par exemple des anthères seules). Dans certains cas, des organismes de plus grande taille peuvent également être préservés, en entier tels que des vertébrés de petite taille, ou

partiellement, tels que des poils, plumes ou écailles (Perrichot, 2003 ; Ragazzi & Schmidt, 2011). Ce type d'inclusion est cependant plus rare : les arthropodes et animaux centimétriques ou de plus grande taille peuvent souvent se libérer de la résine gluante ne les recouvrant que partiellement, ou bien n'y laisser qu'une trace de leur passage. Certains organismes sont par exemple capables d'autotomie, c'est à dire d'abandonner volontairement un appendice ou une partie du corps (non vitale) pour se libérer. Néanmoins, la résine constitue un piège efficace pour les arthropodes et autres organismes, de taille microscopique à millimétrique, se trouvant sur son passage, ainsi que pour les végétaux se développant sur l'écorce ou au pied des arbres producteurs (épiphytes).

L'engluement dans la résine enferme les inclusions dans un milieu embaumant déshydratant, empêchant leur décomposition et assurant une préservation en trois dimensions, y compris de tissus mous et de micro-structures qui peuvent être fragiles, mal, ou non conservés par les autres types de fossilisation (Poinar, 1993 ; Langenheim, 2003 ; Perrichot, 2003 ; Martínez-Delclòs et al., 2004 ; Ragazzi & Schmidt, 2011). La préservation dans l'ambre constitue ainsi un mode de fossilisation parmi les plus complets et les plus précis connus aujourd'hui, lui valant le statut de Konservat-laggerstäte, ou gisement à conservation exceptionnelle (Martínez-Delclòs et al., 2004 ; Nudds & Selden, 2008 ; Briggs, 2014 ; Labandeira, 2014 ; Saint-Martin & Saint-Martin, 2021). Un tel niveau de conservation des organismes permet l'identification de composants d'un ancien assemblage écosystémique. La ressemblance des structures entre les représentants fossiles et actuels d'un même taxon justifie le recours en paléontologie au principe d'actualisme, selon lequel des données actuelles d'écologie et de distribution environnementale d'un taxon peuvent être extrapolées à ses représentants fossiles. Ainsi, les inclusions dans l'ambre constituent des éléments cruciaux pour l'étude de l'évolution des environnements mais aussi des organismes eux même en apportant de précieux indices de reconstructions paléoécologiques et paléoenvironnementales d'anciennes forêts (Poinar, 1993 ; Martínez-Delclòs et al., 2004 ; Solórzano-Kraemer et al., 2020). Les taxons fossiles identifiés représentent parfois de nouveaux points de calibration aux études phylogénétiques et la comparaison aux représentants actuels permet de définir de possibles évolutions dans les modes de vies et caractères morphologiques associés. De plus, chaque spécimen identifié en un nouveau gisement correspond à un nouveau signalement géographique visant à mieux appréhender d'éventuelles évolutions biogéographiques du taxon dans le temps (Martínez-Delclòs et al., 2004 ; Solórzano-Kraemer et al., 2020).

II. Un état de l'art des résines fossiles d'Afrique (Article Bouju & Perrichot, 2020)

Résumé : *A review of amber and copal occurrences in Africa and their paleontological significance / Un état de l'art des ambres et copals d'Afrique et leur implication paléontologique.*

Les copals d'Afrique.

Les copals d'Afrique de l'Est sont signalés au Kenya, en Tanzanie et Zanzibar, au Mozambique et à Madagascar. Datés du Pléistocène à plus récent, ils ont pour origine une Fabaceae, l'arbre *Hymenaea verrucosa,* soit le seul représentant actuel du genre en Afrique. La plupart sont fossilifères mais de nombreuses publications ne détaillent pas l'origine géographique ou l'âge présumé du copal, et par conséquent apportent peu d'indications quant aux spécimens décrits.

Les copals d'Afrique de l'Ouest sont plus nombreux mais pas tous fossilifères. Des bioinclusions sont connues dans les résines d'Angola, du Togo et du Nigéria et quelques arthropodes sont mentionnés dans celles du Bénin, du Ghana, de Guinée et de Sierra Leone. Aucune inclusion n'a jusqu'ici été mentionnée pour les copals du Congo, de République Démocratique du Congo, du Cameroun, du Gabon et du Liberia. Les copals semblent produits par différentes essences fabacées, principalement *Guibourtia*, *Copaifera* et *Daniella* (Bénin, Ghana et Togo), mais également *Tessmannia* (une partie du copal du Congo) et *Colophospermum* (copal d'Angola).

Les ambres d'Afrique.

Les occurrences d'ambre connues en Afrique sont moins nombreuses que celles de copal et jusqu'à il y a peu, aucune inclusion n'y avait été décrite.

Lesotho. L'ambre triasique supérieur de la Formation de Molteno en Afrique du Sud, est la plus ancienne occurrence connue. Il s'agit de fines paillettes, coulées millimétriques directement fossilisées dans des cônes de gymnospermes. L'arbre producteur n'a cependant pu être identifié pour le moment.

Afrique du sud. Un ambre crétacé inférieur (mi-fin Valanginien) affleure au sein de la Formation Kirkwood d'Afrique du Sud (ou République d'Afrique du Sud). Dans le niveau à ambre, des restes végétaux fossilisés ont également été retrouvés, appartenant probablement à l'arbre producteur de la résine : un conifère Araucariaceae ou Cheirolepidiaceae du genre *Brachyphyllum*. Bien qu'étant dépourvu d'inclusions, les conditions de sécrétion de cet ambre ont été discutées et semblent indiquer une production sous un climat chaud et semi-aride et un transport fluviatile de crue.

Congo. Le premier ambre fossilifère est découvert en 2011 dans la chaîne du Mayombe au Congo-Brazzaville. Affleurant au sein de la Formation Chéla, le dépôt est daté de l'Aptien moyen. L'ambre rouge et sombre est majoritairement préservé sous forme de galets allant jusqu'à une dizaine de centimètres de diamètre. Le matériel prélevé et étudié jusqu'ici semble relativement peu fossilifère, toutefois des dizaines d'inclusions ont déjà été repérées. La composition de la résine, le bois fossilisé associé au dépôt, et les assemblages palynologiques concordent pour suggérer une origine botanique au sein des Auraucariaceae ou Cheirolepidiaceae.

Niger. Quelques pièces isolées et de petites tailles ont été prélevées au Niger en 2016 au sein d'une couche supposée cénomanienne à sénonienne (Crétacé supérieur). L'analyse de la résine indique un producteur conifère. La faible quantité d'ambre n'a révélé aucune bioinclusion.

Nigeria. Un ambre a été décrit dans la Formation Ameki de l'Eocène du Nigeria (ambre Amekit). La composition chimique de la résine suggère une origine parmi les Cupressaceae. Aucune mention d'inclusion n'est connue jusqu'ici mais en l'absence de matériel disponible la nature non fossilifère de l'ambre n'a pu véritablement être vérifiée.

Ethiopie. L'ambre éthiopien a été mentionné pour la première fois par Schmidt et al. en 2010. Initialement pensé crétacé, il semble finalement être daté du Cénozoïque. De nombreuses inclusions d'arthropodes et cryptogames ont déjà pu être observées et quelques unes décrites, attestant de la richesse fossilifère de l'ambre. Il s'agit du premier ambre d'origine angiospermienne d'Afrique, produit par *Hymenaea*, également à l'origine des copals est africain. Ce constat illustre à l'échelle de l'Afrique une évolution constatée à échelle mondiale à la fin du Mésozoïque, avec le remplacement des paysages jusqu'alors à dominance gymnosperme par des flores essentiellement d'angiospermes.

Participation :

Afin d'établir le contexte de l'étude des ambres du Congo et d'Ethiopie, j'ai été amenée dès le début de la thèse à réaliser un état de l'art des connaissances sur les résines fossiles d'Afrique, aussi bien copals qu'ambres. Le travail de synthèse bibliographique a été mené en collaboration avec V. Perrichot, co-auteur de l'article. J'ai réalisé les figures 1 à 3, la figure 4 a été créée avec V. Perrichot.

BSGF - Earth Sciences Bulletin 2020, 191, 17
© V. Bouju and V. Perrichot, Published by EDP Sciences 2020
https://doi.org/10.1051/bsgf/2020018

Special Issue L'Ambre

Available online at:
www.bsgf.fr

Open Access

A review of amber and copal occurrences in Africa and their paleontological significance

Valentine Bouju and Vincent Perrichot*

Univ. Rennes, CNRS, Géosciences Rennes, UMR 6118, F35000 Rennes, France

Received: 9 April 2020 / Accepted: 19 May 2020

Abstract – The paleontological interest for fossil plant resins (amber and copal) has greatly increased in the last decades, as field studies have resulted in the discovery of various new deposits worldwide. Yet, amber-rich deposits remain particularly scarce on continents from former Gondwana. Here we review the known occurrences of copal and amber from Africa, with a state-of-the-art regarding the age dating, the putative plant sources, the fossil content, as well as the paleoenvironmental settings. The first African ambers known to yield arthropods and other organismal inclusions, found recently from the early Cretaceous of Congo and the Miocene of Ethiopia, are briefly overviewed.

Keywords: fossil resins / amber / Africa / Cretaceous / Cenozoic

Résumé – Une révision des gisements d'ambre et de copal en Afrique et leur signification paléontologique. L'intérêt paléontologique pour les résines végétales fossiles (ambre et copal) s'est fortement accru ces dernières décennies, les études de terrain ayant permis la découverte de divers nouveaux gisements à travers le monde. Les gisements riches en ambre demeurent néanmoins particulièrement rares sur les continents autrefois gondwaniens. Nous révisons ici les occurrences connues de copal et d'ambre en Afrique, avec un bilan concernant la datation, les sources botaniques probables, le contenu fossile, ainsi que le contexte paléoenvironnemental. Les premiers ambres africains livrant des arthropodes et autres inclusions organiques fossiles, découverts récemment dans le Crétacé inférieur du Congo et le Miocène d'Ethiopie, sont brièvement présentés.

Mots clés : résines fossiles / ambre / Afrique / Crétacé / Cénozoïque

1 Introduction

Fossilized resins represent important sources of paleontological data for reconstructing ancient terrestrial ecosystems. A single fossiliferous deposit can provide abundant, various, and often exquisitely preserved organic inclusions (mostly arthropods, plants, protists, and fungi; more rarely microalgae, molluscs, and vertebrate remains). Fresh liquid resins solidify and progressively transform into fossil resins during burial through the chemical process of polymerization, during which their volatile compounds are lost (Anderson and Crelling, 1995; Clifford and Hatcher, 1995; Seyfullah *et al.*, 2018). Amber is a fully polymerized, cross-linked resin that can at most softened using organic solvents. A resin that is incompletely cross-linked and not fully polymerized can dissolve in various solvents and is sometime called copal, although the use of this term is ambiguous (Anderson and Crelling, 1995; Langenheim, 2003; Vávra, 2009; Lambert *et al.*, 2012; Penney, 2016; Delclòs *et al.*, 2020). The time needed for full polymerization greatly varies depending on the resin composition and the burial conditions, so that there is no temporal feature to characterize copal and amber. Commonly, however, copals are considered as young, semifossilized resins ranging from Recent up to the Pliocene age (5.3 Ma) (Poinar, 1992; Grimaldi, 1996; Delclòs *et al.*, 2020). But there are older resins that are only partially polymerized and can readily dissolve, or that remain sticky and aromatic when cut or polished, and should therefore be copals. Nonetheless, these are generally classified as ambers because of their antiquity (*e.g.*, Eocene Cambay "amber" from India, or Miocene "amber" from Indonesia; see Rust *et al.*, 2010; Mazur *et al.*, 2014; Narudeesombat *et al.*, 2014). In the present review of all known fossil resins from Africa, "copal" and "amber" are used in this temporal sense rather than chemical sense, *i.e.* regardless of their level of polymerization.

The vast majority of amber deposits known today occurs in the Northern Hemisphere, particularly from the former

*Corresponding author: vincent.perrichot@univ-rennes1.fr

This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (https://creativecommons.org/licenses/by/4.0), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

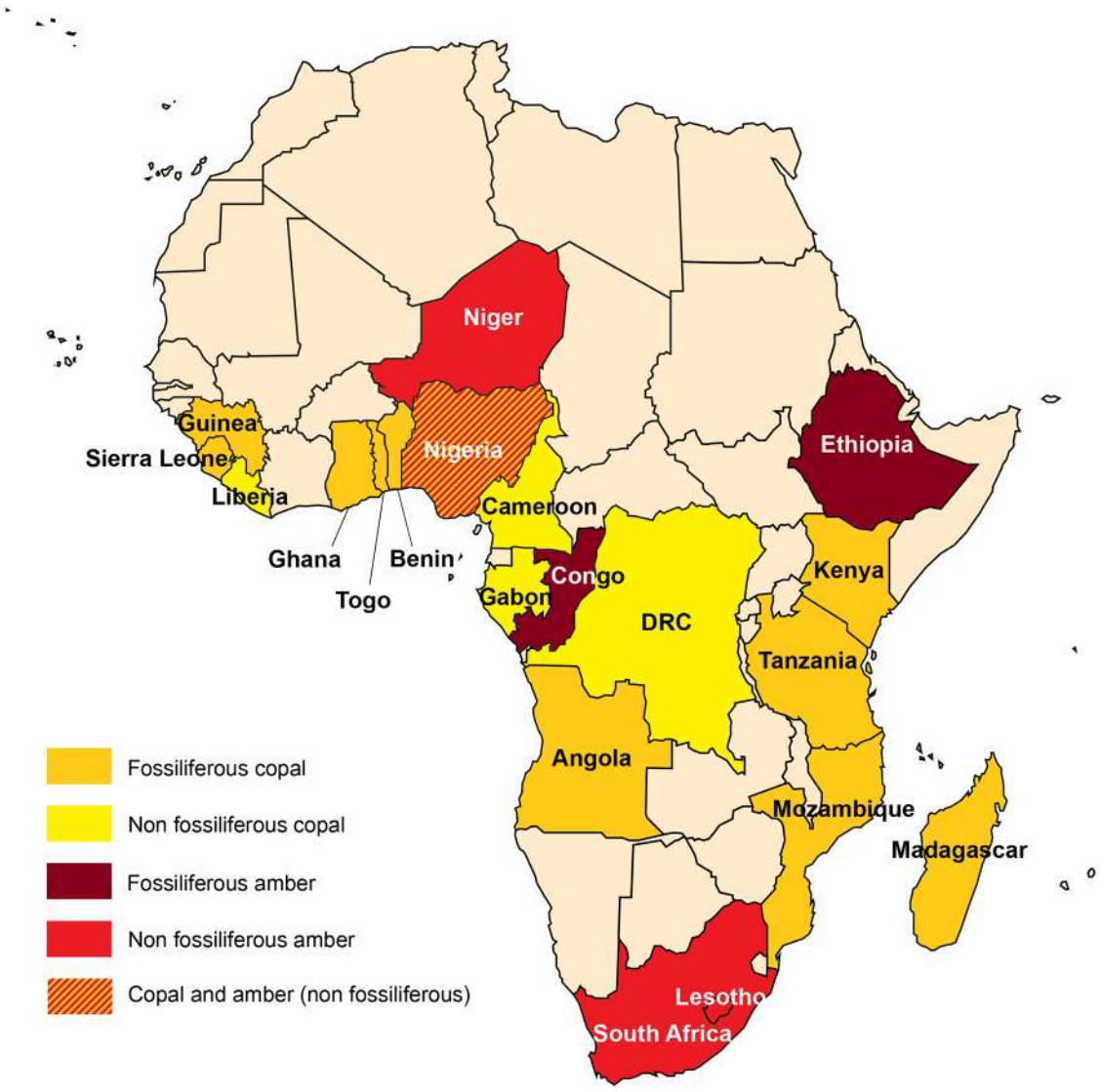


Fig. 1. Present-day map with known distribution of African deposits of fossil resins.

Laurasian continent. The paucity of Gondwanan amber deposits may results from a long lack of prospection for this geological material in the Southern Hemisphere, combined with typically limited outcrops due to the dense plant covering in intertropical zones. Amber deposits of Gondwanan origin comprise Indomalayan occurrences in India (early Eocene; Rust *et al.*, 2010) and possibly Myanmar (early Cenomanian; at the time probably an island in the Tethys Ocean but originating from Austral Gondwana, see Rasnitsyn and Öhm-Kühnle, 2018, Poinar, 2019 or Westerweel *et al.*, 2019 for arguments); Australasian occurrences in Australia (Triassic to Neogene; Hand *et al.*, 2010; Sonibare *et al.*, 2014; Stilwell *et al.*, 2020) and New Zealand (Cretaceous, Oligocene and Miocene; Schmidt *et al.*, 2018; Mays *et al.*, 2019; Stilwell *et al.*, 2020); South American occurrences in Brazil (early Cretaceous; Pereira *et al.*, 2011), Ecuador (Aptian–Albian; Cadena *et al.*, 2018), Venezuela (Miocene, Pérez *et al.*, 2016), and Peru (Miocene; Antoine *et al.*, 2006); and rare African occurrences that are detailed and reviewed hereafter along with the known copal deposits.

2 Copal

Copal had once a major export value for its industrial use in varnishes and lacquers. A rich literature exists on African copals, their botany and their trade that developed during colonialism in the nineteenth and twentieth centuries. Abundant copal resources have been exploited mostly from two regions of the continent: Zanzibar and the German East Africa, that became a British territory after WWI, and are now corresponding to the modern Tanzania (Kirk, 1871; Schlüter and von Gnielinski, 1987; Sunseri, 2007); and the Democratic Republic of the Congo (DRC, formerly Congo Free State, then Belgian Congo) (Pynaert, 1924; De Wildeman, 1927; Vervloet, 1932; Hellinckx, 1935; Anonymous, 1942; Billing, 1944). Copal is more generally known from several countries in East Africa and West Africa (Fig. 1). All African copals derive from legume trees in the family Fabaceae, mostly *Hymenaea* or *Guibourtia* in the Caesalpinioideae group, but also *Colophospermum*, *Copaifera*, *Daniellia* or *Tessmannia* in the Detarioideae group (Howes, 1949; Langenheim, 2003; McCoy *et al.*, 2017; Delclòs *et al.*, 2020).

2.1 East African copals

Pleistocene or even younger copal has been reported from various countries along the African East coast: Kenya, Tanzania, Mozambique, Madagascar (Fig. 1). Copal was traded into Indian Ocean networks, including India, by Swahili communities as soon as in the eighth century AD, but a rise in the trade came with the arrival of European and American ships in Zanzibar between the sixteenth and nineteenth centuries (Hedley Barry, 1932; Howes, 1949; Sunseri, 2007; Delclòs *et al.*, 2020). Most of the copal traded on the Zanzibar market, however, originated from the coastal forests of mainland Tanzania. This brings confusion as to whether the bioinclusions described from the so-called Zanzibar copal are actually from there or from Tanzania (Schlüter and von Gnielinski, 1987; Stroiński, 2007). Here we use Tanzanian copal in its broad sense including deposits from coastal hinterlands of Tanzania as well as the Zanzibar archipelago. The trade of East African copal, particularly that of Madagascar, has been recently reviewed by Delclòs *et al.* (2020).

During the eighteenth and nineteenth centuries when the trade of Tanzanian copal was most intense, interest was almost exclusively industrial or botanical (Gilg, 1898; Zimmerman, 1908). The (sub)fossil content was briefly mentioned or studied only in rare instances (Dalman, 1825; Kirk, 1871; Quedenfeldt, 1885; De Saussure, 1890). The true paleontological interest for East African copal bioinclusions started in the twentieth century, with the pioneering studies of Meunier (> 20 papers between 1900 and 1917; *e.g.*, Meunier, 1900a, 1900b, 1905, 1917) who mostly focused on Diptera and Hymenoptera from Tanzanian and Madagascar copals. Tanzanian copal has also yielded arthropods in the orders Araneae, Scorpiones, Embiodea, Psocoptera, Blattodea, Isoptera, Lepidoptera, Auchenorrhyncha, Heteroptera, and Coleoptera (Bervoets, 1909a; Rosen, 1913; Schlüter and von Gnielinski, 1987; Stroiński and Szwedo, 2002, 2011; Stroiński 2007; Grichanov, 2008). Copals from Madagascar, and in a lesser extent from Kenya and Mozambique, have yielded various Araneae, Pseudoscorpiones, Scorpiones, Heteroptera, Neuroptera, Hymenoptera, and Coleoptera (Quedenfeldt, 1885; De Saussure, 1890; Bervoets, 1909b; Meunier, 1910a; Krinsky, 1985; Schlüter and von Gnielinski, 1987; Lourenço, 1996; Stroiński and Szwedo, 2002; Bosselaers, 2004; Wunderlich, 2004, 2008; Selden *et al.*, 2009; Bosselaers *et al.*, 2010; Azevedo *et al.*, 2010; Guilbert and Heiss, 2016; Bukejs and Legalov, 2017). Finally, some insects have been reported or described without further details on their origin than "East African copal" (*e.g.*, bees; Zeuner and Manning, 1976). In fact, most of these studies lack data on the geographical provenance and age of the copal pieces, so that the scientific value of these bioinclusions is depreciated. In Madagascar copal, for instance, many bioinclusions have been described as probably "recently extinct, subfossil", but several are species still living in African forests today, and recent studies have shown the Madagascar copal to be a Recent resin, up to a few hundred years old only (Delclòs *et al.*, 2020).

All East African copals are assumed to derive from *Hymenaea* trees based on chemical characterization using gas-chromatography (GC-MS), nuclear magnetic resonance (^{13}C NMR), or Fourier transform infrared spectroscopy (FTIR) (Lambert *et al.*, 1995, 2012; McCoy *et al.*, 2017; Delclòs *et al.*, 2020); and more specifically *Hymenaea verrucosa*, the sole species found in East Africa and Madagascar, based on botanical considerations (Kirk, 1871; Gilg, 1898; Zimmerman, 1908; Howes, 1949; Langenheim, 1990, 2003; Delclòs *et al.*, 2020).

2.2 West and Central African copals

Copals have been reported from the following countries in Western or Central Africa (Fig. 1): Angola ("Benguela copal"), Congo / DRC / Cameroon / Gabon (generally grouped under the term "Congo copal"), Liberia / Benin / Togo / Ghana / Nigeria (sometimes grouped under "Accra copal"), Sierra Leone, and Guinea (Howes, 1949; Mantell, 1950). All are estimated Pleistocene or more recent in age, although the precise stratigraphic provenance is unknown. From these, only the Congo copal (Fig. 2A) has been exploited in great amount, particularly during Belgian colonialism in the Interwar period when it surpassed the trade of Tanzanian copal (Howes, 1949). Reports from the nineteenth century were thus essentially focused on the plant sources, collecting methods, chemical properties or commercial value of Congo copal (Rackwitz, 1907; Pynaert, 1924; De Wildeman, 1927, 1933; Vervloet, 1932; Aubréville, 1933; Louis, 1933; Mertens, 1933; Hellinckx, 1935; Anonymous, 1942; Billing, 1944; Howes, 1949; Léonard, 1950). Other West African copals have been comparatively less studied.

According to botanical observations in the above references, the legume tree *Guibourtia* (with species formerly assigned to the genus *Copaifera*) is considered to have produced most of the Congo and other West and Central African copals. But some Congo copal is also derived from *Tessmannia*, and copal from Angola is thought to originate from *Colophospermum*. *Copaifera* or *Daniellia* are also considered as important producers of copals from Benin, Ghana and Togo (Léonard, 1950; Langenheim, 2003). Resins of all these genera and *Hymenaea* are relatively similar in their molecular composition and are thus difficult to distinguish chemically (Lambert *et al.*, 2002, 2009).

Only few arthropod inclusions have been reported in West African copals, most of them described in the early twentieth century: Quedenfeldt (1885) provided the earliest account from Benguela copal of Angola, with the description of two beetles in the families Elateridae and Chrysomelidae; diverse Diptera (Cecidomyiidae, Chloropidae, Muscidae, Phoridae, Psychodidae, Sciaridae) and one Neuroptera Coniopterygidae were also described from Togo and Accra copals by Meunier (1906, 1909, 1910a, 1910b, 1910c, 1910d); and a few Coleoptera and Isoptera were described from copals of Benin, Ghana, Guinea, or Sierra Leone, by Hagedorn (1905–07) and Rosen (1913), respectively. Additionally, Handlirsch (1906–08) mentioned some undescribed insects in the orders Isoptera, Blattodea, Orthoptera, Thysanoptera, Coleoptera, Hymenoptera, Lepidoptera, and Diptera, in various copal pieces from West Africa (labelled "Benin" and "Guinea"; see Schlüter and von Gnielinski, 1987). It also seems that a platypodid beetle, originally described from Baltic amber by Nunberg (1959), was in fact from a piece of West African copal (Schlüter and von Gnielinski, 1987). Finally, several Mymaridae



Fig. 2. Representative samples of fossil resins from Congo (A–C) and Ethiopia (D–F). A. Polished piece of orange-yellowish Congolese copal. B. Raw piece of Congolese Cretaceous amber. C. Polished piece of orange-reddish Cretaceous Congolese amber. D. Raw piece of orange-yellowish Ethiopian Miocene amber. E. Raw piece of yellow Ethiopian Miocene amber. F. Polished piece of light green Ethiopian Miocene amber.

were described from copal of unspecified localities by Meunier (1900a, 1900b), who otherwise apparently accessed East and West African copals only, so these mymarids likely originated from African copals as well.

3 Amber

Amber has been comparatively less frequently encountered than copal in Africa (Fig. 1). The rare occurrences until now have mostly consisted in small deposits yielding only few amber pieces apparently devoid of organic inclusions. Recently, however, the first two fossiliferous African ambers have been discovered, in Congo and Ethiopia (Schmidt *et al.*, 2010a, 2010b; Perrichot *et al.*, 2016, 2018). The study of these deposits and their fossil content is still in a nascent stage, so that only a preliminary review is given herein.

3.1 Lesotho

The oldest fossilized resin known from Africa dates back to the Upper Triassic, in the Molteno Formation, and consists of few millimeter-sized amber drops found fossilized within gymnosperm cones (Ansorge, 2007). The seed-producing gymnosperm was evidently the plant source of the resin, but its precise affinity remains unknown and a chemical characterization of such a tiny amber sample remains challenging. The tiny size and preservation within seeds has also prevented the finding of any organismal inclusions within this material.

3.2 South Africa

Numerous small (max. 7 mm) pieces of yellowish to red amber have been found in the Middle–Upper Valanginian (Lower Cretaceous) Kirkwood Formation (Gomez *et al.*, 2002a, 2002b). The amber-bearing rock also yielded abundant remains of *Brachyphyllum*, a conifer genus of ill-defined position within the Araucariaceae or Cheirolepidiaceae, and possibly the resin-producer. This amber is devoid of inclusion. Paleobotanical and taphonomical studies suggest that the resin was produced under a warm to hot, semi-arid climate, and was washed from its primary environment into a fluvial deposit during a flooding event (Gomez *et al.*, 2002a).

3.3 Congo

The only fossiliferous Cretaceous amber from the continent has been discovered in 2011 near Doumanga, in the Mayombe belt, 70 km NE of Pointe-Noire. Amber and

Table 1. List of most significant bioinclusions in newly excavated amber from Congo and Ethiopia.

Class Order	Suborder/Superfamily/Family	Genera
	Congolese amber (Aptian)	
Insecta		
Coleoptera	indet.	indet.
Diptera	Chironomidae	indet.
	Brachycera indet.	indet.
Hemiptera	Aleyrodidae	indet.
Hymenoptera	Evaniidae	indet.
	Platygastroidea	indet.
Psocoptera	Trogiomorpha	indet.
Arachnida		
Trombidiformes	indet.	indet.
Oribatida	Gustavioidea	indet.
Prostigmata	Anystoidea	indet.
Araneae	indet.	indet.
	Ethiopian amber (Miocene)	
Insecta		
Diptera	Mycetophilidae	*Brevicornu*
Hymenoptera	Formicidae	*Carebara, Cataulacus*, *Cryptopone*, *Hypoponera*, *Melissotarsus*, *Monomorium*, *Ravavy*, cf. *Rhopalomastix*, *Technomyrmex*, *Tetraponera*, *Trichomyrmex* + indet.
Angiosperms		
Fabales	Fabaceae	*Hymenaea*
Bryopsida		
Hypnales	Pylaisiadelphaceae	indet.
Marchantiophyta		
Porelales	Frullaniaceae	*Frullania*
	Lejeuneaceae	*Thysananthus*
Ascomycota		
Lecanorales	indet.	indet.

plant debris, including lignite and fusinite, have accumulated in lags within the Vembo Shales, a member of the Chéla Formation that was dated as middle Aptian based on the palynomorphs and ostracods from the amber-bearing shales (Delhaye-Prat *et al.*, 2016; Perrichot *et al.*, 2016). An excavation by one of us (VP) in 2013 yielded about 5000 amber pieces, all dark, red to orange in color (Figs. 2B and 2C), commonly pebble-shaped, and up to 12 cm in diameter. Analysis of small, translucent pieces in light microscopy revealed the first arthropods, while synchrotron imaging has been used to radiograph a first portion of dark, larger pieces. The studied sample appears moderately fossiliferous, with a dozen families identified in 9 arthropod orders (Tab. 1; Figs. 3A and 3B). Plant debris (stellate hairs, wood fibers, spores) or fungal/bacterial remains also occur in many pieces.

The molecular composition of Congolese amber indicates a Group A in ^{13}C-NMR (sensu Lambert and Poinar, 2002) and Class Ib in THM-GC-MS (sensu Anderson, 1994), indicative of resins from the conifer families Araucariaceae, Cupressaceae, Podocarpaceae, and Cheirolepidiaceae. The wood remains associated in the amber-bearing rock belong to *Brachyoxylon* and *Agathoxylon*, and the palynomorphs comprise *Araucariacites* and dominant *Classopollis*, suggesting an Araucariaceae or Cheirolepidiaceae as the plant source. Amber and plant debris were washed into a saline, lacustrine environment in a small, inland, rift basin connected to the ocean, and accumulated in flood related gravity driven deposits, as indicated by sedimentological and taphonomical studies. In addition with paleobotanical data, it also suggests a hot paleoclimate with contrasted, humid and dry seasons (Delhaye-Prat *et al.*, 2016).

3.4 Niger

Small, isolated pieces of reddish amber have been collected in 2016 at Takalmaoua, Department of Dakoro, in Maradi Region. The amber was found in a well, at a depth of about 50 m, within rocks of Cenomanian/Senonian age (A. Moumouni, personal communication). A chemical characterization of this amber by thermochemolysis gas-chromatography-mass spectrometry (THM-GC-MS) has indicated a Class Ib amber (*sensu* Anderson, 1994), thus originating from a conifer (Perrichot, unpublished data). The few available pieces did not provide any inclusion.

3.5 Nigeria

A Lutetian or Lower Bartonian (Eocene) amber, named Amekit, has been found in the Ameki Formation near Umuahia, in southeastern Nigeria (Wilson, 1925; Arua, 1979;

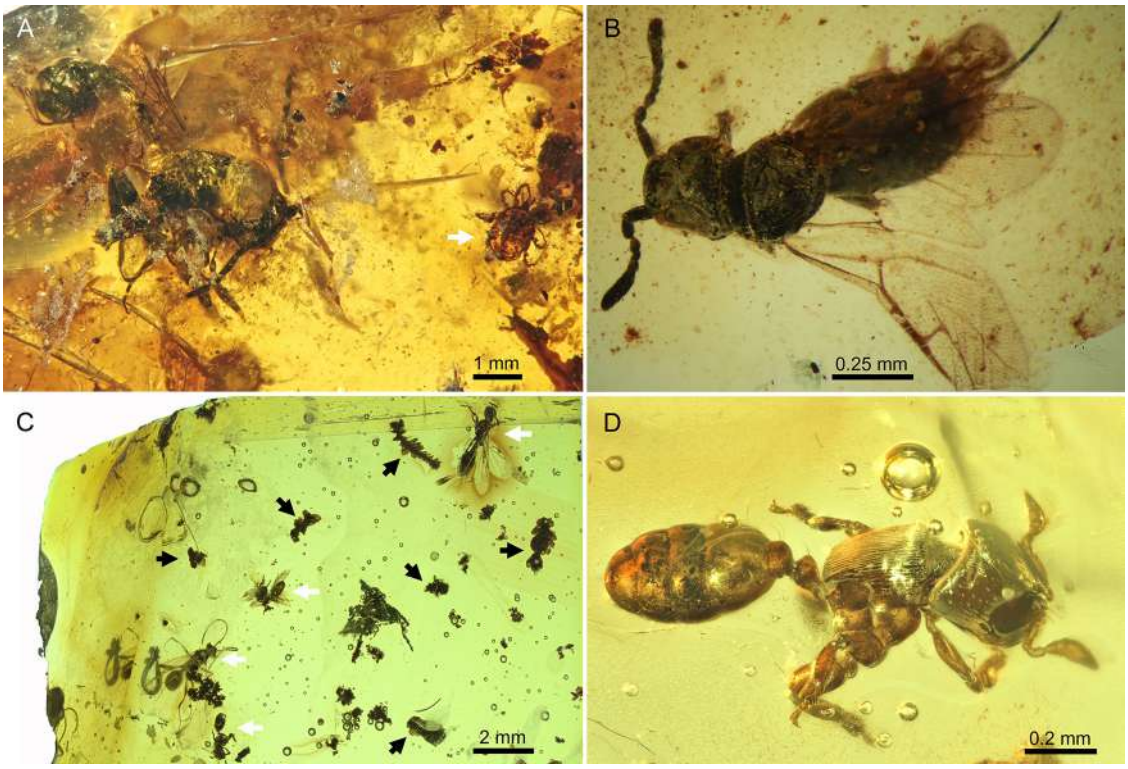


Fig. 3. Representative inclusions of arthropods and plants in African amber (coll. Univ. Rennes). A. Female evaniid wasp (Hymenoptera: Evaniidae) and trombidiform mite (Acari; white arrow) in Congolese Cretaceous amber. B. Parasitic wasp (Hymenoptera: Platygastroidea) in Congolese Cretaceous amber. C. Various myrmicine ants (Hymenoptera: Formicidae; indicated by white arrows) and bryophytes (Marchantiophyta; indicated by black arrows) in Ethiopian Miocene amber. D. A worker ant of the genus *Melissotarsus* (Hymenoptera: Formicidae) in Ethiopian Miocene amber.

Savkevitch and Arua, 1990). Amber chunks occur within three successive sedimentary facies of this formation, and are generally associated with lignite and various marine organisms, suggesting they were washed into a marginal lagoon environment from a nearby mangrove-swamp area (Arua, 1979, 1986). An angiosperm source has been suggested for Amekit based on the absence of gymnosperms among the fossil plants from the amber-bearing strata (Rao and Kumaran, 1988). But the molecular characterization of the amber by infrared spectroscopy and gas chromatography-mass spectrometry (Py- and THM-GC-MS) indicates a Class Ib amber typical of conifers, possibly the family Cupressaceae (Sonibare *et al.*, 2012). No organismal inclusions has ever been mentioned from this amber despite large pieces of yellow or dark red, translucent amber (Arua, 1979). However, there has been virtually no material available for screening by paleoentomologists since the formal description of this amber four decades ago.

It is possible that an older amber also exists in southern Nigeria, as mentioned by Le Gall *et al.* (2010). Indeed, some pieces were found associated with mosasaur teeth and ammonites in the Upper Cretaceous (Maastrichtian) strata that outcrop between Enugu and Port Harcourt, thus in the surroundings of the Ameki Formation (Ph. Courville, personal communication). Whether this corresponds to a true Cretaceous, primary deposition, or a redeposition after the erosion of above layers would require further investigation. But fieldwork in Nigeria is currently hampered by the geopolitical situation.

3.6 Ethiopia

The richest sources of amber in Africa are outcrops located in the gorges of the Wenchit, Jemma, and Mugher rivers incising the northwestern Ethiopian plateau in the North Shewa Zone of the Amhara Region. At least 20 kilograms of amber are extracted annually by villagers, apparently with all excavations in a same siltstone that was erroneously attributed to a Cretaceous unit, the Debre Libanos Sandstone (Schmidt *et al.*, 2010a; Kiefert, 2015). The Cretaceous age of the rock was suggested by local geologists based on field observations and correspondence with the geological map of Belay *et al.* (2009); it was also estimated based on the analysis of the chemical features of the amber and the sporomorphs of the associated sediment (Schmidt *et al.*, 2010a). However, two of the sporomorphs that had been identified as Cretaceous taxa were mistaken, and other sporomorphs that had been left undetermined have eventually been identified as long ranging Cenozoic taxa (Perrichot *et al.*, 2016). Recent investigation of additional amber material has provided arthropod and plant inclusions that belong almost exclusively to extant genera (Tab. 1), therefore modern lineages which definitely rule out a Cretaceous age. Additionally, the rocks associated with this new material have yielded palynomorph assemblages that are indicative of an Early Miocene age (Perrichot *et al.*, 2018). According to geological studies, the only sedimentary rocks known in this area are either Upper Cretaceous, referred to as Debre Libanos Sandstone or Upper Sandstone; or Upper

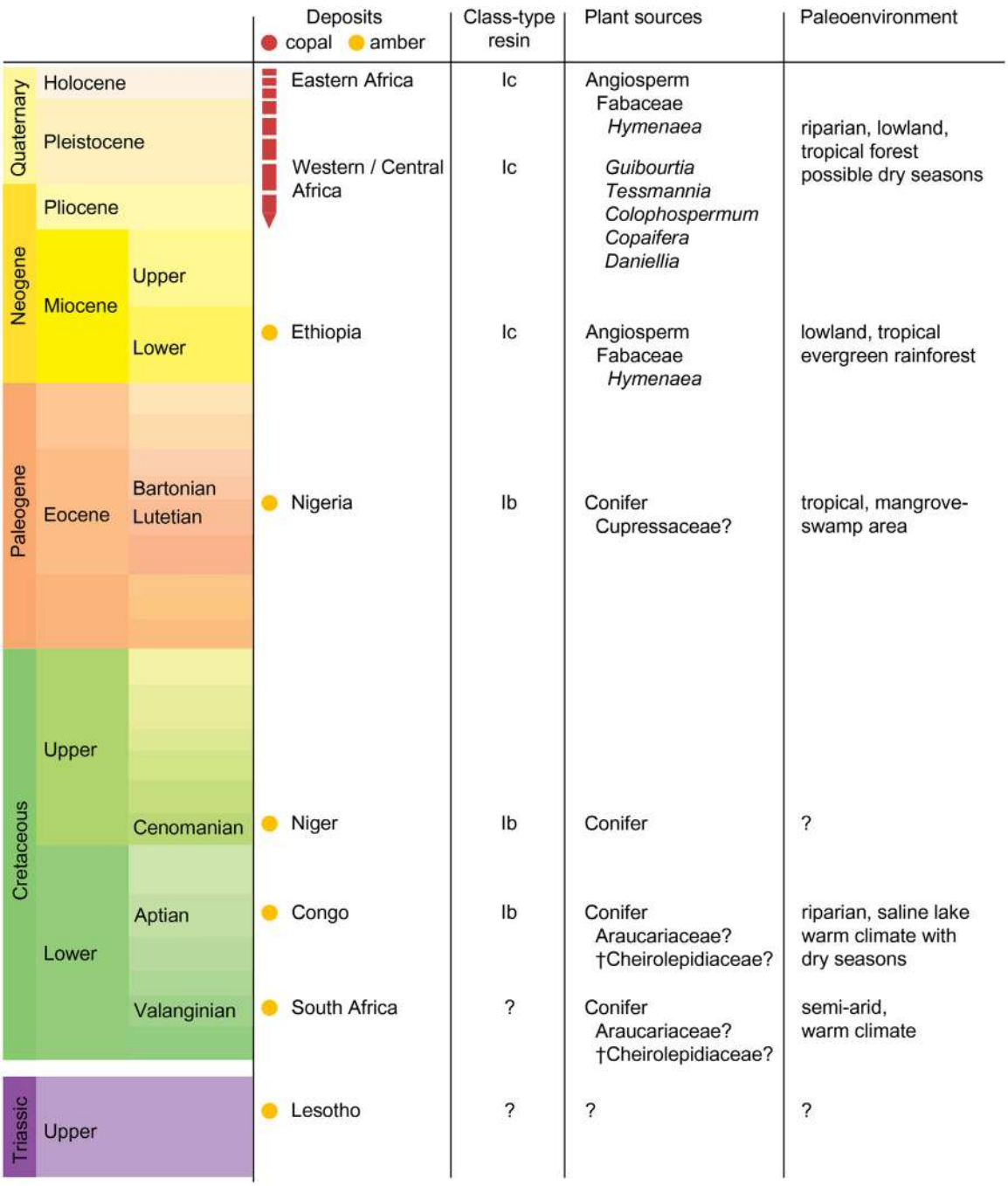


Fig. 4. Synoptic diagram of the main characteristics of African fossil resins and their corresponding paleoenvironments.

Miocene, referred to as "Tertiary sediments" (Belay *et al.*, 2009). Data are yet insufficient to explain this incongruence with the Early Miocene age suggested by our paleontological results.

Ethiopian amber is hard, translucent, with colors ranging from orange to yellow greenish, light green, or dark green (Figs. 2D–2F), and pieces are commonly 5 cm or more in size. Analysis of nine amber samples in THM-GC-MS has consistently recovered a Class Ic amber, regardless of the color, and comparison with the spectra obtained from Dominican and Mexican ambers suggests the angiosperm family Fabaceae as the plant-source (unpublished pers. data). The finding of fossil leaves and stamens of *Hymenaea* in several amber pieces similarly suggests this legume tree as the resin producer (J. Szwedo, personal communication).

The first study of Ethiopian amber had already recovered a diversity of arthropod and fungal inclusions (Schmidt *et al.*, 2010a, 2010b). Newly investigated material confirms the richness of Ethiopian amber inclusions and undoubtedly shows taxonomic affinities with Cenozoic biota (Tab. 1; Figs. 3C and 3D). Remarkably, this amber yields a fairly high proportion of plant inclusions, among which frequent remains of liverworts (Marchantiophyta) and angiosperms (Fabales), more rarely

leafy mosses (Hypnales) and lichens (Lecanorales). Most plant and insect taxa found as inclusions are reported for the first time from the African fossil record (*e.g.*, Frullaniaceae, Lejeuneaceae, Pylaisiadelphaceae, Formicidae: Dorylinae, Pseudomyrmecinae, Mycetophylidae). And many taxa are the first fossil occurrence of extant genera, thus bridging a gap in the evolutionary history of the corresponding lineages. A particular focus has been made on ants, revealing at least 13 genera, 10 of which are still extant. Several of these contemporary genera have relatively recent crown-group origins, for instance with the following age estimates obtained from molecular phylogenetic analyses ("Mean" values, in Ma): *Hypoponera* (30-37) for Ponerinae (Schmidt, 2013); *Ravavy* (27) and *Technomyrmex* (23-33) for Dolichoderinae (Ward et al., 2010); *Cataulacus* (18.3-20.4) and *Trichomyrmex* (20-22.7) for Myrmicinae (Blaimer *et al.*, 2018). These occurrences support a Miocene maximal age dating for Ethiopian amber.

Finally, the palynomorph assemblages are suggestive of a lowland tropical rainforest, without any marine input. The presence of abundant liverworts assignable to Lejeuneaceae similarly indicates a humid tropical forest. Ethiopian amber was thus derived from *Hymenaea* trees likely growing in evergreen rainforests, rather than in dry environments like some recent *Hymenaea* species (Langenheim *et al.*, 1973).

4 Conclusion

Several evolutionary trends can be seen from the few African deposits of fossil resin (Fig. 4). Ancient, Cretaceous to Eocene resins were all derived from conifers (class Ib type resins) while younger, Miocene to Recent resins derive from angiosperms in the Fabaceae family (class Ic type resins). Also, Araucariaceae or Cheirolepidiaceae were apparently the dominant amber-producers during the Early and mid-Cretaceous (South-Africa, Valanginian; Congo, Aptian), possibly replaced by Cupressaceae in the Eocene (Nigeria). This is similar to the global pattern, observed from amber deposits worldwide, of a shift to dominance of resin-production by Cupressaceae or Pinaceae in the Late Cretaceous, and by (sub) tropical angiosperms in the mid-Cenozoic, with the exception of the kauri copal produced by *Agathis* (Langenheim, 2003; Nohra *et al.*, 2015; Seyfullah *et al.*, 2018).

This change in the resin-producing trees was accompanied by a change in climate and environment. For the Cretaceous, sedimentary and fossil data in South Africa and Congo indicate a warm, subtropical climate with at least temporary arid conditions. From the Eocene onward, ambers from Nigeria and Ethiopia, and copals from eastern and western-central Africa have derived from lowland, tropical evergreen rainforests with (Nigeria) or without (Ethiopia) marine influence. Further study of fossil inclusions of fungi, plants, and arthropods from Congolese and Ethiopian ambers will thus likely further substantiate such contrasted habitats.

Acknowledgements. We are grateful to all colleagues and persons who contributed to the discovery or study of Congolese amber: V. Delhaye-Prat and colleagues from Total Exploration–Production Congo (Pau, France), Anaïs Boura (UPMC, France), Johanne Esnault and Laurent Jeanneau (Univ. Rennes, France), Carmen Soriano (Argonne Photon Source, Chicago). We are also indebted to all persons who contributed the access or the study of Ethiopian amber: Brendon Boudinot (Univ. California, Davis), Cédric Chény (Univ. Rennes, France), Jim Cole (Tie-Point Geoscience Ltd., UK), Yale Goldman (Collinsville, Connecticut), Alexander R. Schmidt (Univ. Göttingen, Germany), Matthias Svojtka (Univ. Vienna, Austria), Jacek Szwedo and Blazej Bojarski (Univ. Gdańsk, Poland), Bo Wang (NIGPAS, China), Benyam Teferi (Addis Ababa, Ethiopia), and Amde Zewdalem (Jacksonville, Florida). We warmly thank Ali Moumouni (Univ. Maradi, Niger) and Philippe Courville (Univ. Rennes, France) for information or samples of amber from Niger and Nigeria, and SP Demonvielle (Brazzaville) for samples of Congolese copal. And we thank the guest editors Jean-Paul Saint Martin and Simona Saint Martin for inviting us to contribute this thematic volume, and Alexander Schmidt and an anonymous reviewer for their helpful comments. This work was partly supported by the Tellus-INTERRVIE program of CNRS INSU (project AMBRAFRICA to V.P.).

References

Anderson KB. 1994. The nature and fate of natural resins in the geosphere – IV. Middle and Upper Cretaceous amber from the Taimyr Peninsula, Siberia – Evidence for a new form of polylabdanoid of resinite and revision of the classification of Class I resinites. *Organic Geochemistry* 21: 209–212.

Anderson KB, Crelling JC. 1995. Introduction. In: Anderson KB, Crelling JC, eds. *Amber, resinite, and fossil resins*. American Chemical Society Symposium Series 617: xi–xvii.

Anonymous. 1942. Le copal. Bruxelles: Publications de l'Office Colonial, pp. 1–7.

Ansorge J. 2007. Upper Triassic insects and amber from Lesotho. In: *4th International Conference on Fossil Insects, Arthropods and Amber*, Pretoria, South Africa. Abstract book, pp. 52–54.

Antoine PO, De Franceschi D, Flynn JJ, Nel A, Baby P, Benammi M, *et al.* 2006. Amber from western Amazonia reveals Neotropical diversity during the middle Miocene. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 103: 13595–13600. https://doi.org/10.1073pnas.0605801103.

Arua I. 1979. Eocene amber from the Umuchia-Bende area. *The Nigerian Field* 44: 119–126.

Arua I. 1986. Paleoenvironment of Eocene deposits in the Afikpo syncline, southern Nigeria. *Journal of African Earth Sciences* 5: 279–284.

Aubréville AM. 1933. Les copaliers de l'Afrique occidentale française. *Bulletin de l'Agence Générale des Colonies* 292: 981–986.

Azevedo CO, Madl M, Olmi M. 2010. A catalogue of the Bethylidae, Chrysididae, Dryinidae, Embolemidae, Sclerogibbidae and Scolebythidae (Hymenoptera: Chrysidoidea) of the Malagasy subregion. *Linzer Biologische Beiträge* 42(2): 845–918.

Belay T, Tesfay I, Ayalew A, Yohannes G, Zewdie T, Bekele H, *et al.* 2009. Geology of the Were-Ilu area. Geological Survey of Ethiopia, *Memoir* 25: 56 pp. + map.

Bervoets R. 1909a. Un Coréide nouveau du copal récent de Zanzibar [Hem. Coreidae]. *Bulletin de la Société Entomologique de France* 14(19): 331–332.

Bervoets R. 1909b. Un Aradide nouveau du copal récent de Madagascar [Hem. Aradidae]. *Bulletin de la Société Entomologique de France* 14(16): 280–281.

Billing HJ. 1944. Congo copal. *The Oil and Colour Trades Journal* 3: 666–668.

Blaimer BB, Ward PS, Schultz TR, Fisher BL, Brady SG. 2018. Paleotropical diversification dominates the evolution of the hyperdiverse ant tribe Crematogastrini (Hymenoptera: Formicidae). *Insect Systematics and Diversity* 2(5): 3. https://doi.org/10.1093/isd/ixy013.

Bosselaers J. 2004. A new *Garcorops* species from Madagascar copal (Araneae: Selenopidae). *Zootaxa* 445: 1–7.

Bosselaers J, Dierick M, Cnudde V, Masschaele B, van Hoorebeke L, Jacobs P. 2010. High-resolution X-ray computed tomography of an extant new *Donuea* (Araneae: Liocranidae) species in Madagascan copal. *Zootaxa* 2427: 25–35.

Bukejs A, Legalov AA. 2017. New species of sub-fossil weevils (Coleoptera, Curculionidae) in Madagascar copal. *Paleontological Journal* 51: 196–202. https://doi.org/10.1134/S003103011702006X.

Cadena EA, Mejia-Molina A, Brito CM, Peñafiel S, Sanmartin KJ, Sarmiento LB. 2018. New Mesozoic and Cenozoic fossils from Ecuador: Invertebrates, vertebrates, plants, and microfossils. *Journal of South American Earth Sciences* 83: 27–36. https://doi.org/10.1016/j.jsames.2018.02.004.

Clifford DJ, Hatcher PG. 1995. Structural transformations of polylabdanoid resinites during maturation. *Organic Geochemistry* 23: 407–418.

Dalman J. 1825. Om Insekter inneslutna i copal, jeinte beskrifning pa nagra, deribland förekommande nya slägten och arter. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar* 46: 375–410.

Delclòs X, Peñalver E, Ranaivosoa V, Solórzano-Kraemer MM. 2020. Unravelling the mystery of "Madagascar copal": Age, origin and preservation of a Recent resin. *PLoS ONE* 15: e0232623. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0232623.

Delhaye-Prat V, Dupont G, Buratti N, Moron JM, Esnault J, Perrichot V, *et al*. 2016. The Vembo Shales (Republic of the Congo): New insights on the transition from lacustrine to marine settings for the South Atlantic. In: *35th International Geological Congress. AGI GeoRef Database*, Paper n°2850 (https://www.americangeosciences.org/igc/15032).

De Saussure H. Histoire naturelle des Hyménoptères. In: Grandidier A, ed. *Histoire Physique, Naturelle et Politique de Madagascar*, vol. 20. Paris : Imprimerie Nationale, 1890 [1892], xxi + 590 p.

De Wildeman E. 1927. Matériaux pour la flore forestière du Congo Belge. XIII. Sur un producteur de copal. *Annales de la Société Scientifique de Bruxelles* 47: 118–124.

De Wildeman E. 1933. Quelques considérations sur les résines dénomées « Copals ». *Bulletin des séances – Institut Royal Colonial Belge* 4(2): 478–497.

Gilg E. 1898. Ueber Gummi, Copale und andere Harze Afrikas. *Chemische Revue* 5 (9): 172–178. https://doi.org/10.1002/lipi.18980050903.

Gomez B, Bamford M, Martínez-Delclòs X. 2002a. Lower Cretaceous plant cuticles and amber (Kirkwood Formation, South Africa). *Comptes Rendus Palevol* 1: 83–87.

Gomez B, Martínez-Delclòs X, Bamford M, Philippe M. 2002b. Taphonomy and palaeoecology of plant remains from the oldest African Early Cretaceous amber locality. *Lethaia* 35: 300–308.

Grichanov IY. 2008. Systematic notes on Sciapodinae from Baltic amber and on Dolichopodidae from Tanzanian copal (Diptera). *Caucasian Entomological Bulletin* 4: 137–139.

Grimaldi DA. 1996. Amber: window to the Past. New York: Harry N. Abrams, Inc.

Guilbert E, Heiss E. 2016. First fossil records of Tingidae from Madagascan copal with description of two new species (Hemiptera, Heteroptera). *Linzer Biologische Beiträge* 48: 1081–1090.

Hagedorn M. 1905–07. Kopalborkenkäfer. *Verhandlungen des Vereins für Naturwissenschaftliche Unterhaltung zu Hamburg* 13: 109–112.

Hand S, Archer M, Bickel D, Creaser P, Dettmann M, Godthelp H, *et al*. Australian Cape York amber. In: Penney D, ed. *Biodiversity of fossils in amber from the major world deposits*. Manchester, UK: Siri Scientific Press, 2010, pp. 69–79.

Handlirsch A. 1906–08. Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Ein Handbuch für Paläontologen und Zoologen. Leipzig: Vertrag Wilhelm von Engelmann.

Hedley Barry T. 1932. Natural varnish resins. London: Ernest Benn Ltd.

Hellinckx L. 1935. Etudes sur le Copal – Congo. *Mémoires de l'Institut Royal Colonial Belge* 8: 1–63.

Howes FN. 1949. Vegetable Gums and Resins. Waltham, Massachusetts: Chronica Botanica.

Kiefert L. 2015. Natural green amber from Ethiopia. In: *34th International Gemmological Conference*, Vilnius, Lithuania. Abstract book, pp. 22–25.

Kirk J. 1871. On the copal of Zanzibar. *Journal of the Linnean Society. Botany* 11: 1–4. https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1869.tb00047.x.

Krinsky WL. 1985. A *Propalticus* species in Kenyan amber (Coleoptera: Propalticidae). *The Coleopterists Bulletin* 39: 101–102.

Lambert JB, Johnson SC, Poinar GO Jr. 1995. Resin from Africa and South America: Criteria for distinguishing between fossilized and recent resin based on NMR spectroscopy. In: Anderson KB, Crelling JC, eds. *Amber, resinite, and fossil resins*. American Chemical Society Symposium Series 617: 193–202.

Lambert JB, Heckenbach EA, Hurtley AE, Wu Y, Santiago-Blay JA. 2009. Nuclear magnetic resonance spectroscopic characterization of legume exudates. *Journal of Natural Products* 72: 1028–1035.

Lambert JB, Poinar GO Jr. 2002. Amber: The organic gemstone. *Accounts of Chemical Research* 35: 628–636.

Lambert JB, Tsai CY, Shah MC, Hurtley AE, Santiago-Blay JA. 2012. Distinguishing amber and copal classes by proton magnetic resonance spectroscopy. *Archaeometry* 54: 332–348. https://doi.org/10.1111/j.1475-4754.2011.00625.x.

Lambert JB, Wu Y, Santiago-Blay JA. 2002. Modern and ancient resins from Africa and the Americas. In: Jakes KA, ed. *Archeological chemistry. Materials, methods, and meaning*. American Chemical Society Symposium Series 831: 64–83.

Langenheim JH. 1990. Plant resins. *American Sciences* 78: 16–24.

Langenheim JH. 2003. Plant resins: chemistry, evolution, ecology, and ethnobotany. Portland, Oregon: Timber Press.

Langenheim JH, Lee YT, Martin SS. 1973. An evolutionary and ecological perspective of Amazonian *Hylaea* species of Hymeneae (Leguminosae: Caesalpinioideae). *Acta Amazonica* 3: 5–38.

Le Gall P, Silvain JF, Nel A, Lachaise D. 2010. Les insectes actuels témoins des passés de l'Afrique : essai sur l'origine et la singularité de l'entomofaune de la région afrotropicale. *Annales de la Société Entomologique de France* 46: 297–343.

Léonard J. 1950. Etude botanique des copaliers du Congo Belge. *Publications de l'Institut National pour l'Etude Agronomique du Congo Belge, série scientifique* 45: 1–158.

Louis MJ. 1933. L'origine botanique du copal. *Bulletin Agricole du Congo Belge* 19: 838–839.

Lourenço WR. 1996. Premier cas connu d'un sub-fossile de scorpion dans le copal de Madagascar. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, série IIa* 323: 889–891.

Mantell CL. 1950. The natural hard resins: their botany, sources and utilization. *Economic Botany* 4(3): 203–242.

Mays C, Coward AJ, O'Dell LA, Tappert R. 2019. The botanical provenance and taphonomy of Late Cretaceous Chatham amber, Chatham Islands, New Zealand. *Review of Palaeobotany and Palynology* 260: 16–26. https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2018.08.004.

Mazur N, Nagel M, Leppin U, Bierbaum G, Rust J. 2014. The extraction of fossil arthropods from Lower Eocene Cambay amber. *Acta Palaeontologica Polonica* 59: 455–459. https://doi.org/10.4202/app.2012.0018.

McCoy VE, Boom A, Solórzano Kraemer MM, Gabbott SE. 2017. The chemistry of American and African amber, copal, and resin from the genus *Hymenaea*. *Organic Geochemistry* 113: 43–54. https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.2017.08.005.

Mertens E. 1933. Recherches sur le copal du Congo. *Bulletin des séances – Institut Royal Colonial Belge* 4: 268–291.

Meunier F. 1900a. Sur les Mymaridae de l'ambre et du copal (Hymén.). *Bulletin de la Société Entomologique de France* 1900: 364–367.

Meunier F. 1900b. Sur quelques Mymaridae du copal fossile. *Bulletin de la Société Entomologique de France* 1900: 192–195.

Meunier F. 1905. Sur quelques diptères et un hyménoptère du copal récent de Madagascar. *Miscellanea Entomologica* 13: 90–94.

Meunier F. 1906. Sur quelques insectes (Diptères, Hyménoptères, Névroptères, Orthoptères) du copal fossile, sub-fossile et récent de Zanzibar et du copal récent d'Accra, du Togo et de Madagascar. *Annales de la Société Scientifique de Bruxelles* 30: 211–213.

Meunier F. 1909. Quelques considérations sur la faune d'insectes du copal fossile de Zanzibar, du copal récent d'Accra, de Zanzibar et de Madagascar. *Annales de la Société Scientifique de Bruxelles* 33: 141–142.

Meunier F. 1910a. Contribution à la faune des diptères du copal récent de Zanzibar, de Madagascar et d'Accra. *Annales de la Société Scientifique de Bruxelles* 34: 5–13.

Meunier F. 1910b. Contribution à la faune des Phoridae du copal subfossile de Zanzibar, du copal récent de Zanzibar, Accra et de Madagascar. *Annales de la Société Scientifique de Bruxelles* 34: 144–145.

Meunier F. 1910c. Contribution à la faune des Phoridae du copal subfossile de Zanzibar, récent de Zanzibar, de Madagascar et d'Accra. *Le Naturaliste* 32: 18–20.

Meunier F. 1910d. Un Coniopterygidae du copal récent du Togo (Afrique). *Bulletin de la Société Entomologique de France* 1910: 119–120.

Meunier F. 1917. Note complémentaire concernant *Styringomyia venusta* Loew du copal récent de Zanzibar. *Tijdschrift voor Entomologie* 60: 370–375.

Narudeesombat N, Ounorn P, Bupparenoo P, Christopherse A, Pisutha-Arnond V, Sutthirat C. 2014. Update on the characteristics of amber from Indonesia. *Proceedings of the 4th International Gem and Jewelry Conference (GIT 2014), Thailand* 271–276.

Nohra YA, Perrichot V, Jeanneau L, Le Pollès L, Azar D. 2015. Chemical characterization and botanical origin of French ambers. *Journal of Natural Products* 78: 1284–1293. https://doi.org/10.1021/acs.jnatprod.5b00093.

Nunberg M. 1959. Eine fossile Kernkäfer-Art aus der Gattung *Periommatus* Chap. (Platypodidae). *Annales Zoologici* 18: 127–138.

Penney DA. 2016. Sub/fossil resin research in the 21st Century: Trends and perspectives. *Paläontologische Zeitschrift* 90: 425–447.

Pereira R, San Gil RAS, Carvalho IS, Fernandes ACS, Azevedo DA. 2011. Solid state 13C NMR analysis of Brazilian Cretaceous ambers. *Journal of Brazilian Chemical Society* 22: 92–97.

Pérez LM, Panera JPP, Aguilera OA, Ronchi DI, Sánchez R, Manceñido MO, *et al*. 2016. Palaeontology, sedimentology, and biostratigraphy of a fossiliferous outcrop of the Early Miocene Querales Formation, Falcón Basin, Venezuela. *Swiss Journal of Palaeontology* 135: 187–203.

Perrichot V, Boudinot BE, Cole J, Delhaye-Prat V, Esnault J, Goldman Y, *et al.* African fossiliferous amber: A review. In: Penney D, Ross AJ, Eds. *Abstract book of the 7th international conference on fossil insects, arthropods and amber*. Manchester, UK: Siri Scientific Press, 2016, p. 41.

Perrichot V, Boudinot B, Chény C, Cole J, Jeanneau L, Schmidt AR, 2018. The age and paleobiota of Ethiopian amber revisited. In: *5th International Paleontological Congress*, Paris, France. Abstract book: 23.

Poinar G Jr. 1992. Life in amber. Stanford: Stanford University Press.

Poinar G Jr. 2019. Burmese amber: Evidence of Gondwanan origin and Cretaceous dispersion. *Historical Biology* 31: 1304–1309. https://doi.org/10.1080/08912963.2018.1446531.

Pynaert L. 1924. Le copal et son exploitation au Congo belge. *Bulletin Agricole du Congo Belge* 15(2): 334–359.

Quedenfeldt G. 1885. Copal-Insekten aus Africa. *Berliner Entomologische Zeitschrift* 29: 363–365.

Rao VR, Kumaran KPN. 1988. A short survey of palaeobotanic studies (Cretaceous and Tertiary) in Nigeria. *Review of Palaeobotany and Palynology* 54: 151–158.

Rackwitz H. 1907. Über die westafrikanische Copale, speziell den Angola-Copal (rot) und Kamerun-Copal. *Archiv der Pharmazie* 245: 415–426.

Rasnitsyn AP, Öhm-Kühnle C. 2018. Three new female *Aptenoperissus* from mid-Cretaceous Burmese amber (Hymenoptera, Stephanoidea, Aptenoperissidae): unexpected diversity of paradoxical wasps suggests insular features of source biome. *Cretaceous Research* 91: 168–175. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2018.06.004.

Rosen K. von. 1913. Die fossilen Termiten: eine kurze Zusammenfassung der bis jetzt bekannten Funde. *Transactions of the 2nd International Congress of Entomology*, pp. 318–335.

Rust J, Singh H, Rana RS, McCann T, Singh L, Anderson K, *et al*. 2010. Biogeographic and evolutionary implications of a diverse paleobiota in amber from the early Eocene of India. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 107: 18360–18365. https://doi.org/10.1073/pnas.1007407107.

Savkevitch SS, Arua I. 1990. Amekit, a new fossil resin from Nigeria. *Prace Muzeum Ziemi* 41: 156.

Schlüter T, von Gnielinski F. 1987. The East African copal – Its geologic, stratigraphic, palaeontologic significance and comparison with other fossil resins of similar age. *National Museums of Tanzania Occasional Paper* 8: 1–32.

Schmidt C. 2013. Molecular phylogenetics of ponerine ants (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). *Zootaxa* 3647: 201–250.

Schmidt AR, Perrichot V, Svojtka M, Anderson KB, Belete KH, Bussert R, *et al*. 2010a. Cretaceous African life captured in amber. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 107: 7329–7334. https://doi.org/10.1073/pnas.1000948107.

Schmidt AR, Dörfelt H, Struwe S, Perrichot V. 2010b. Evidence for fungivory in Cretaceous amber forests from Gondwana and Laurasia. *Palaeontographica B* 283: 157–173.

Schmidt AR, Kaulfuss U, Bannister JM, Baranov V, Beimforde C, Bleile N, *et al*. 2018. Amber inclusions from New Zealand. *Gondwana Research* 56: 135–146. https://doi.org/10.1016/j.gr.2017.12.003.

Selden PA, Anderson HM, Anderson JM. 2009. A review of the fossil record of spiders (Araneae) with special reference to Africa, and

description of a new specimen from the Triassic Molteno Formation of South Africa. *African Invertebrates* 50: 105–116.
Seyfullah LJ, Beimforde C, Dal Corso J, Perrichot V, Rikkinen J, Schmidt AR. 2018. Production and preservation of resins – Past and present. *Biological Reviews* 93: 1684–1714. https://doi.org/10.1111/brv.12414.
Sonibare OO, Agbaje OB, Jacob DE, Faithfull J, Hoffmann T, Foley SF. 2014. Terpenoid composition and origin of amber from the Cape York Peninsula, Australia. *Australian Journal of Earth Sciences* 61: 979–985. https://doi.org/10.1080/08120099.2014.960897.
Sonibare OO, Hoffmann T, Foley SF. 2012. Molecular composition and chemotaxonomic aspects of Eocene amber from the Ameki Formation, Nigeria. *Organic Geochemistry* 51: 55–62. https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.2012.08.003.
Stilwell JD, Langendam A, Mays C, Sutherland LJM, Arillo A, Bickel D., *et al*. 2020. Amber from the Triassic to Paleogene of Australia and New Zealand as exceptional preservation of poorly known terrestrial ecosystems. *Scientific Reports* 10: 5703. https://doi.org/10.1038/s41598-020-62252-z.
Stroiński A. 2007. *Pochazoides szwedoi* n. sp. from the East African copal (Hemiptera: Fulgoromorpha: Ricaniidae). *Genus* 18: 345–349.
Stroiński A, Szwedo J. 2002. An overview of Fulgoromorpha and Cicadomorpha in East African copal (Hemiptera). *Denisia* 4: 57–66.
Stroiński A, Szwedo J. 2011. *Yuripopoverus africanus* gen. et sp. n. from East African copal (Hemiptera: Fulgoromorpha: Ricaniidae). *Polish Journal of Entomology* 80: 679–688. https://doi.org/10.2478/v10200-011-0052-x.
Sunseri T. 2007. The political ecology of the copal trade in the Tanzanian coastal hinterland, c. 1820–1905. *Journal of African History* 48: 201–220.
Vávra N. 2009. Amber, fossil resins, and copal – Contributions to the terminology of fossil plant resins. *Denisia* 26: 213–222.
Vervloet G. 1932. Le copal du Congo. Paris : Pelissier & Frey.
Ward PS, Brady SG, Fisher BL, Schultz TR. 2010. Phylogeny and biogeography of dolichoderine ants: effects of data partitioning and relict taxa on historical inference. *Systematic Biology* 59: 342–362. https://doi.org/10.1093/sysbio/syq012.
Westerweel J, Roperch P, Licht A, Dupont-Nivet G, Win Z, Poblete F, *et al.* 2019. Burma Terrane part of the Trans-Tethyan arc during collision with India according to palaeomagnetic data. *Nature Geoscience* 12: 863–868. https://doi.org/10.1038/s41561-019-0443-2.
Wilson RC. 1925. The geology of the eastern railway section Port Harcourt to Enugu. *Geological Survey of Nigeria Bulletin* 8: 1–95.
Wunderlich J. 2004. Fossil spiders in amber and copal: Introduction, general findings and conclusions. *Beiträge zur Araneologie* 3: 1–329.
Wunderlich J. 2008. Fossil and extant spiders (Araneae) – Phylogeny, diversifications, extinctions, biogeography, ecology and ethology; with descriptions of new fossils and extant taxa. *Beiträge zur Araneologie* 5: 1–890.
Zeuner FE, Manning FJ. 1976. A monograph on fossil bees (Hymenoptera: Apoidea). *Bulletin of the British Museum of Natural History (Geology)* 27: 151–268.
Zimmerman A. 1908. Der ostafrikanische Copalbaum (*Trachylobium verrucosum*). *Der Pflanzer* 4: 17–23.

Cite this article as: Bouju V, Perrichot V. 2020. A review of amber and copal occurrences in Africa and their paleontological significance, *BSGF - Earth Sciences Bulletin* 191: 17.

View publication stats

III. Définition de l'approche et des problématiques de la thèse

A. Imprévus et organisation de la thèse

L'objectif initial et majeur de la thèse est la définition de la biodiversité et des paléoenvironnements des ambres du Congo et d'Ethiopie de la collection du Département et Musée Géologique de l'Université de Rennes 1 (IGR) (Rennes, France) et en prêt par la collection de l'Institut de Géologie et Paléontologie de la Chinese Academy of Sciences de Nanjing (NIGPAS), (Nanjing, Chine). Grâce aux études menées, ces objectifs ont bels et bien été atteints, découlant d'inventaires différant cependant quelques peu des attentes initiales.

La quantité de matériel brut d'ambre du Congo disponible au sein de la collection laissait en effet espérer la découverte de nombreuses inclusions d'arthropodes, s'ajoutant à celles déjà repérée antérieurement. Cependant, le matériel étant particulièrement opaque, son étude est délicate et beaucoup de pièces ne peuvent être observées à la loupe binoculaire. Une analyse par tomographie des pièces est alors requise et préalablement à la thèse (en 2016), une cinquantaine de pièces avaient ainsi été analysées au synchrotron de Chicago (APS). Cette première analyse a démontré la nature faiblement fossilifère de l'ambre, seules deux pièces ayant finalement révélé des inclusions, suggérant que sur la quantité de matériel restant à analyser, une faible part révélerait réellement des spécimens. De ce fait, et afin d'avoir des résultats significatifs il serait nécessaire d'analyser l'entièreté du matériel restant (plus de milles pièces). Hélas, les sessions supplémentaires d'imagerie synchrotron ou micro-CT scan n'ont pu être réalisées au cours de la thèse, faute d'accès à ces équipements (ESRF en restructuration, ou accès restreint par la pandémie de la Covid-19). D'autres méthodes, plus limitées mais ayant néanmoins permis de découvrir de nouveaux spécimens ont donc été suivies au cours de la thèse, celles-ci et leur résultats sont détaillés par la suite dans le chapitre sur l'ambre du Congo (cf. Chap.II, III.C.2.). Une cinquantaine d'inclusions ont ainsi pu être étudiées et la biodiversité de l'entomofaune de l'ambre du Congo appréhendée et décrite de façon significative en dépit des difficultés d'études rencontrées.

L'assemblage dont découle l'inventaire de biodiversité dressé pour l'ambre d'Ethiopie, est lui bien plus important qu'il n'avait été envisagé au début de la thèse. Face à la quantité limitée d'inclusions dans l'ambre du Congo, et la richesse de celui d'Ethiopie, associé à un état de préservation exceptionnel des inclusions, il a été décidé, en accord avec mon directeur de thèse de redéfinir les objectifs de recherche et de concentrer en priorité et en majorité mes études sur l'ambre d'Ethiopie. Cette décision, accompagnée de deux nouvelles acquisitions de matériel (en 2019), ajoute une centaine de nouvelles inclusions à la trentaine de spécimens déjà disponibles au

sein des collections de l'Université de Rennes (IGR) et de l'Institut de Nanjing (NIGPAS, Chine). En outre, la mise en place d'une collaboration avec Jacek Szwedo (Univ. Gdańsk, Pologne) découle sur la prise en compte du matériel de la collection du Muséum des inclusions de l'ambre de Gdańsk (MAIG), soit environ deux cents inclusions supplémentaires.

B. Les problématiques de la thèse

De nombreux gisements d'ambres fossilifères sont connus aujourd'hui à travers le monde (Fig.2). Cependant leur distribution met en exergue un déséquilibre d'occurrences entre l'hémisphère nord et l'hémisphère sud, entre les régions d'origine laurasienne et celles d'origine gondwanienne (Fig.2). La plupart des occurrences, et la majorité des gisements étudiés actuellement, affleurent en effet dans des pays rattachés au super-continent Laurasia après la dislocation de la Pangée : e.g. Espagne, France, Etats-Unis, région Baltique, République Dominicaine ou encore en Chine avec les ambres de Fushun et de Zhangpu. Le reflet gondwanien de ses enregistrements fossiles est à l'inverse plus limité, avec néanmoins quelques gisements majeurs exploités aujourd'hui tels que ceux du Liban, du Myanmar, d'Inde ou de Nouvelle-Zélande (Fig.2).

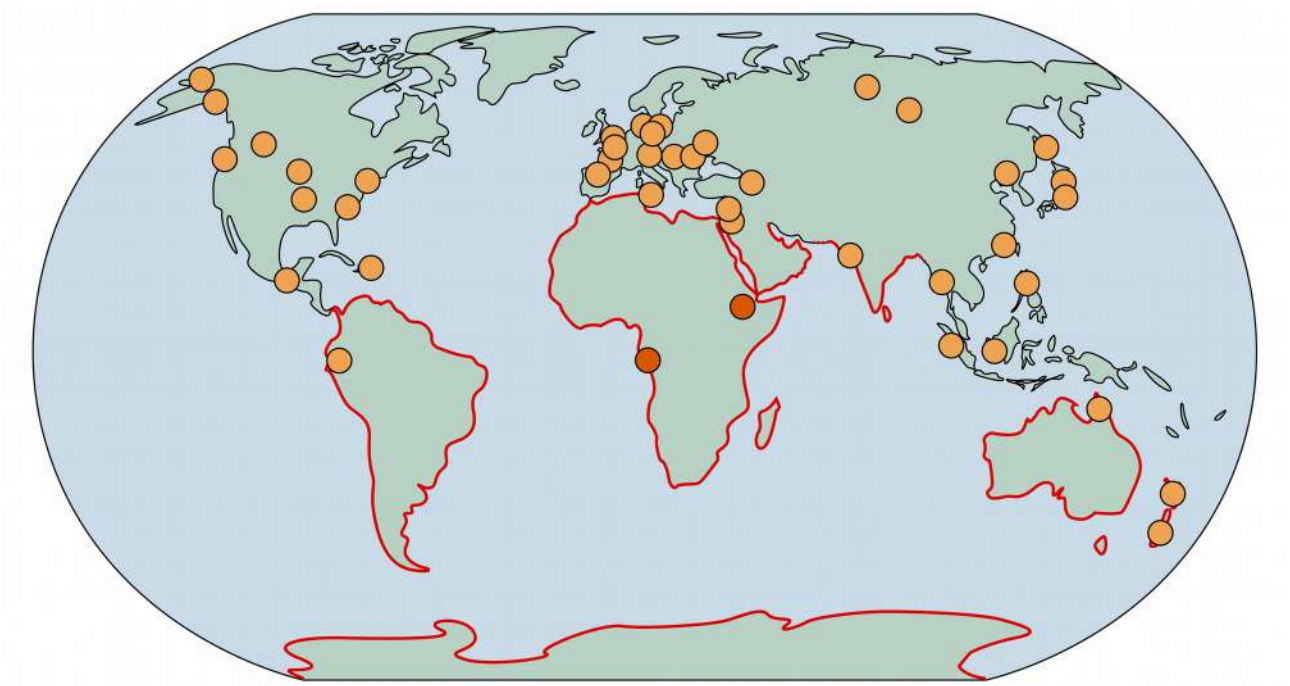


Figure 2 : Localisation des ambres du Congo et d'Ethiopie au sein d'une carte non exhaustive des gisements d'ambres fossilifères connus, crétacés et cénozoïques, du monde (données d'après Martínez-Delclòs et al., 2004). Les contours en rouge indiquent les surfaces continentales correspondant à l'ancien super-continent Gondwana.

La première problématique, à laquelle nous confronte donc l'étude de ces ambres, concerne les raisons de telles lacunes au sein du registre fossile gondwanien et plus particulièrement africain. S'agit-il véritablement d'un différentiel de conditions de préservations entre les résines gondwaniennes et laurasiennes résultant en un contraste d'abondance ? Ou bien ces disparités mettent-elles en lumière une inégalité de prospection et d'accessibilité, ralentissant les découvertes dans certaines régions ? L'état des connaissances des résines fossiles d'Afrique, première approche de la thèse, apporte des éléments de réponses, illustrées plus directement par le contexte des découvertes des ambres du Congo et d'Ethiopie.

A l'échelle du continent africain, ce n'est qu'au cours de cette dernière décennie que des occurrences d'ambre fossilifère ont été mentionnées pour la première fois. La plus ancienne, crétacée, a été découverte au Congo lors d'études cartographiques de terrain. La seconde, dans le Miocène d'Ethiopie, est exploitée localement depuis longtemps mais son intérêt fossilifère n'a été mentionné à la communauté scientifique qu'en 2008. Le contexte et l'historique de ces découvertes démontrent que l'absence ou la rareté d'ambre fossilifère dans certaines régions peut être dûe à un manque de connaissance des ressources, ou une prospection insuffisante et non à une véritable absence de préservation. L'ambre du Congo est ainsi occulté par le couvert végétal dense de la région et n'a été repéré qu'à la faveur de travaux routiers. De même, l'ambre d'Ethiopie nous montre que, bien que déjà connu localement, le manque de connaissances de certaines régions retarde leur découverte à échelle plus large. Si l'on considère ainsi les autres ambres d'Afrique (cf. II.), tous sont soupçonnés non fossilifères mais la trop faible quantité de matériel prospecté pour certaines occurrences (e.g. Niger, Nigeria) ne permet pas en réalité d'en être assuré et à l'image de l'ambre éthiopien, il ne serait pas surprenant d'y découvrir à l'avenir un contenu fossilifère ayant jusqu'alors échappé à nos observations. Ces constats à l'échelle de l'Afrique s'appliquent à l'échelle mondiale, et à l'hémisphère sud plus particulièrement. Les lacunes du registre gondwanien de l'ambre seraient ainsi dûes à des facteurs limitant l'accès ou les capacités de prospection de certaines zones et gisements, allant de l'occultation de terrains par les couverts végétaux particulièrement denses des zones intertropicales, à l'accès limité de certains pays, par exemple en raison de contextes politiques. Quelle qu'en soit la raison, la découverte de nouvelles sources de données paléoécologiques d'origine gondwanienne constitue une opportunité de combler l'une des plus importantes lacunes du registre de l'ambre.

Contrairement à l'ambre du Congo pour lequel les données de terrain sont déjà connues, les contextes géographique et géologique des gisements d'ambre d'Ethiopie étaient eux peu définis au début de la thèse. Bien que des publications mentionnent déjà des localités d'affleurement (Schmidt et al., 2010 ; Coty et al., 2016), aucune n'a véritablement été visitée par

les auteurs. Les connaissances quant au contexte sédimentaire et stratigraphique des dépôts demeurent de ce fait limitées aux données géologiques plus générales (e.g. Kiefert, 2015). De plus, lors de la première mention de l'ambre d'Ethiopie par Schmidt et al. en 2010, le manque de connaissances du terrain et une erreur d'interprétation d'un assemblage palynologique a conduit à une suggestion d'un âge crétacé du dépôt. Si cette datation a été remise en cause par la suite, un age précis n'avait toutefois pu être assigné. L'un des objectifs majeurs de cette thèse était donc de vérifier et affiner cette datation ainsi que le contexte de dépôt de l'ambre d'Ethiopie. Pour cela, les indices provenant de plusieurs sources ont été définis puis corrélés. Un âge minimal peut être estimé au regard de l'assemblage d'arthropode fossilisé et de l'occurrence de certaines lignées (estimation reposant principalement sur l'étude des inclusions Formicidae). Cette première estimation est ensuite précisée par l'étude de la résine (analyse chimique), l'étude stratigraphique du dépôt (datation des couches géologiques), et l'analyse des fossiles associés, en l'occurrence l'assemblage de palynomorphes préservés dans le niveau de dépôt.

Corrélée à cette définition des contextes chronologiques et géologiques des dépôts, la problématique principale de ces recherches concerne la composition des deux écosystèmes, l'un révélateur d'un paysage d'Afrique de l'Ouest à la fin du Mésozoïque (Congo), l'autre d'un paysage de la côte est au Cénozoïque (Ethiopie). Pour décrire celles-ci, des inventaires d'entomofaune et de la flore fossile sont dressés au travers d'études taxinomiques. Ces données sont ensuite interprétées par des analyses taphonomiques et de paléoécologie afin de définir les caractéristiques des anciens environnements occupés. Suivant mon choix de me spécialiser plus particulièrement dans l'étude des inclusions végétales, une attention a été apportée plus spécifiquement à l'analyse et interprétation des cryptogames (bryophytes, hépatiques, lichen) au sein de l'assemblage de l'ambre d'Ethiopie.

Dans un dernier temps, les données obtenues pour les gisements sont confrontés aux caractéristiques environnementales et de biodiversité d'autres ambres du Crétacé inférieur et du Miocène afin d'y rechercher de possibles affinités, mettant en lumière d'éventuels rapprochements entre éléments du domaine gondwanien ou d'origine distincte gondwanienne-laurasienne.

CHAPITRE II

L'AMBRE CRETACE DU CONGO

I. Introduction

Le copal pléistocène du Congo est l'une des résines fossiles les plus abondantes et exploitées d'Afrique avec le copal de Zanzibar (Pynaert, 1924 ; Anonymous, 1942 ; Billing, 1944 ; Bouju & Perrichot, 2020). Le commerce de cette ressource fut particulièrement important pendant l'entre deux guerres et de nombreux écrits de cette époque le mentionnent déjà, souvent sous le nom de *copal du Congo Belge* (future République Démocratique du Congo) (e.g. Pynaert, 1924 ; De Wildeman, 1927, 1933 ; Aubréville, 1933 ; Mertens, 1933). Cependant, aucune bioinclusion n'a été décrite dans ce copal et seule son origine botanique (Fabaceae du genre *Guibourtia*) apporte des informations sur le paléoenvironnement pléistocène d'Afrique de l'Ouest (Louis, 1933). La découverte au Congo d'une résine bien plus ancienne, datée du Crétacé et présentant cette fois de véritables inclusions d'arthropodes, n'est que très récente.

Le Crétacé, d'un point de vue géologique, est une période clé, témoin de la dislocation des super-continents Laurasia et Gondwana. Est associée à cet évènement tectonique majeur une évolution biologique révélée notoirement par l'apparition et rapide diversification des plantes à fleurs, angiospermes, venant concurrencer puis dominer les flores jusqu'alors majoritairement composées de gymnospermes (Doyle & Donoghue, 1993 ; Doyle, 2005 ; Soltis et al., 2008 ; Chaboureau et al., 2014). Les ambres de la fin du Mésozoïque décrivent ainsi des milieux à l'aube de grands changements environnementaux, se répercutant sur les paysages et écosystèmes hébergés (Labandeira et al., 2007 ; Le Gall & Nel, 2013 ; Peris et al., 2017).

Actuellement, la majorité des gisements fossilifères crétacés sont d'origine laurasienne, comprenant les ambres d'Espagne, de France, de Sibérie (Taimyr), des Etats-Unis (New Jersey) ou encore du Canada (McAlpine & Martin, 1969 ; Perrichot, 2003 ; Engel & Grimaldi, 2005 ; Delclòs et al., 2007 ; Perkovsky & Wegierek, 2017). L'ambre contemporain gondwanien est lui représenté par les gisements d'Afrique du Sud, du Niger, du Brésil, d'Equateur, d'Australie, et les ambres fossilifères du Liban, de Jordanie, ainsi que du Myanmar selon plusieurs auteurs argumentant l'origine gondwanienne du terrane ouest birman (« West Burma Block ») (Gomez et al., 2002 ; Martill et al., 2005 ; Azar , 2007 ; Kaddumi, 2007 ; Kirejtshuk et al., 2009 ; Cadena et al., 2018 ; Zhang et al., 2018a ; Poinar, 2019 ; Westerweel et al., 2019 ; Licht et al., 2020).

L'ambre fossilifère du Congo, daté du Crétacé inférieur (Aptien), apporte ainsi une nouvelle occurrence, pouvant encore être considérée comme rare, d'un écosystème gondwanien à la fin du Mésozoïque.

II. Contexte géologique

A. Le Bassin du Congo

Lors de la dislocation du Gondwana, les bassins sédimentaires d'Amérique du Sud, tels que celui du Brésil, et d'Afrique de l'Ouest, avec par exemple le bassin du Gabon ou celui nous intéressant plus particulièrement ici dit bassin du Bas-Congo, sont les témoins de la divergence des blocs africain et sud-américain (rift) (Fig.3). Ceux-ci conservent l'enregistrement d'une succession de dépôts narrant la chronologie de l'ouverture de l'océan Atlantique Sud. De nombreuses études, telles que celles de Jansen et al. (1984), Brownfield & Charpentier (2006), Savoye et al. (2009), Kadima et al. (2011), Poropat & Colin (2012), Chaboureau et al. (2013), ou encore la plus récente Kebi-Tsoumou (2018), décrivent aujourd'hui les évènements et leur enregistrement dans les couches sédimentaires de bassins de rift.

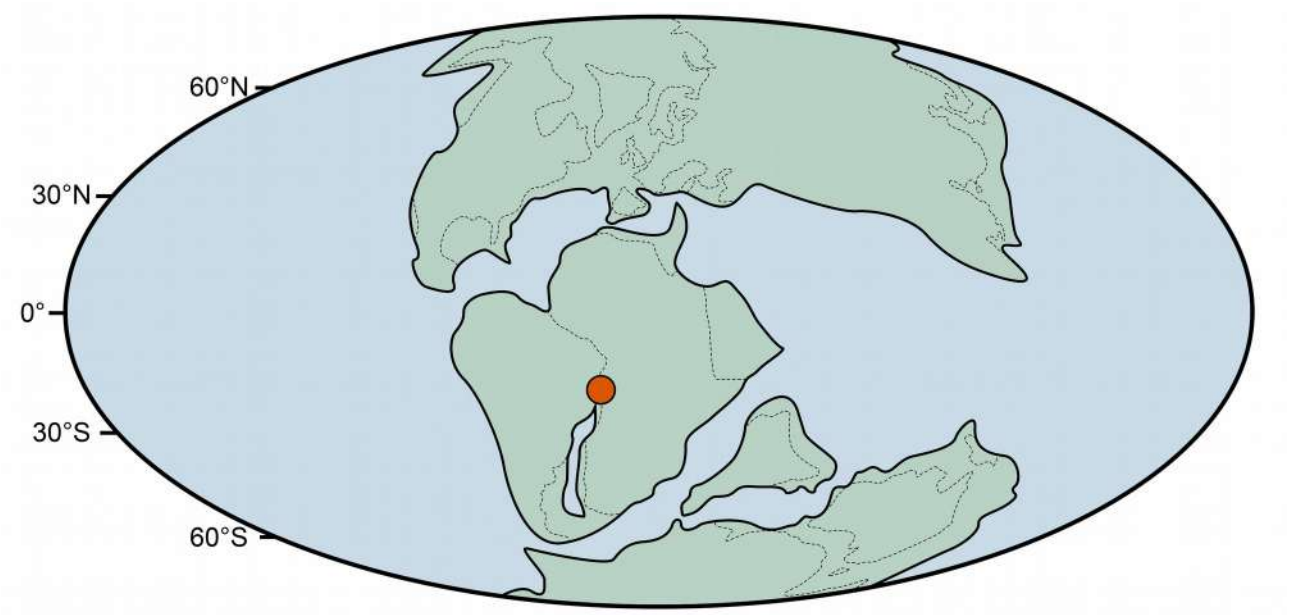


Figure 3 : Stade de dislocation du Gondwana à l'Aptien. Le bassin du Congo indiqué par un point rouge enregistre l'ouverture de l'océan Atlantique Sud déjà en cours plus au sud (d'après Cao et al., 2017).

L'évolution des marges continentales débute par un stade dit de pré-rift, représenté par des dépôts continentaux de type fluvio-lacustres et s'étendant jusqu'à la fin du Jurassique. C'est au début du Crétacé que se déroule véritablement le rift ouest africain, suivant trois épisodes majeurs.

Au Crétacé inférieur, du Berriasien à l'Aptien, les marges continentales subissent un amincissement accommodé par la formation de failles normales sous l'effet desquelles les blocs de croûte continentale basculent (Fig.4B). Dans les bassins ainsi formés, dits bassins d'effondrements, se dépose une succession de grès et marnes (et carbonates épisodiquement)

(Fig.4). L'apport sédimentaire est encore majoritairement fluvio-lacustre. Toutefois, dans les dernières phases de cette période syn-rift il est possible d'observer la mise en place d'une influence marine dans le milieu. Dans le bassin du Congo, ces dépôts à la transition continental-marin correspondent par exemple à la Formation Chéla au sein de laquelle de l'ambre a été préservé (Fig.4). Le stade syn-rift se prolonge jusqu'à la rupture lithosphérique (étirement de la lithosphère jusqu'à la remontée du manteau en surface, formant une dorsale océanique) estimée s'être déroulée au cours de l'Aptien moyen.

Le dernier épisode de cette divergence correspond au stade post-rift ou drift qui se traduit par un changement de régime de subsidence et un contexte sédimentaire désormais marin. Une phase de transition entre syn-rift et post-rift est caractérisée par des dépôts épais d'évaporites traduisant un contexte marin restreint et un climat chaud (Jansen et al., 1984 ; Anka et al., 2009 ; Savoye et al., 2009 ; Kadima et al., 2011). La Formation de Loémé du bassin du Congo représente stratigraphiquement cette courte période nommée Salifère (Kebi-Tsoumou, 2018) (Fig.4). Enfin, les bassins sédimentaires côtiers de l'Afrique de l'Ouest deviennent une véritable marge océanique passive dès la base de l'Albien. Des phases de transgressions et régressions s'observent avec une tendance globale au déconfinement marqué par la disparition progressive des évaporites. Les systèmes mixtes, carbonates et clastiques, caractérisent le bassin côtier congolais pendant tout le Crétacé supérieur et le Paléogène inférieur (Fig.4). De l'Oligocène à l'actuel, la topographie moderne des bassins se met en place avec une prédominance des sédiments clastiques essentiellement liée à l'éventail turbiditique du Congo, encore actif aujourd'hui.

Du fait de son histoire géologique, la zone du bassin du Congo est riche en roches dites roches mères et réservoirs, propices respectivement à la production et au piégeage d'hydrocarbures (Brownfield & Charpentier, 2006). L'importance économique de telles ressources suscite l'intérêt d'industries pétrolières, telles que TotalEnergies (Brownfield & Charpentier, 2006). Depuis le début du XXème siècle, des études sont menées, visant à décrire et analyser les enregistrements sédimentaires et tectoniques de ce bassin de rift, afin de faciliter le repérage et l'exploitation de ces ressources (Salard-Cheboldaeff & Dejax, 1991 ; Brownfield & Charpentier, 2006). C'est dans ce contexte qu'un ambre fossilifère a été découvert pour la première fois il y a une dizaine d'années.

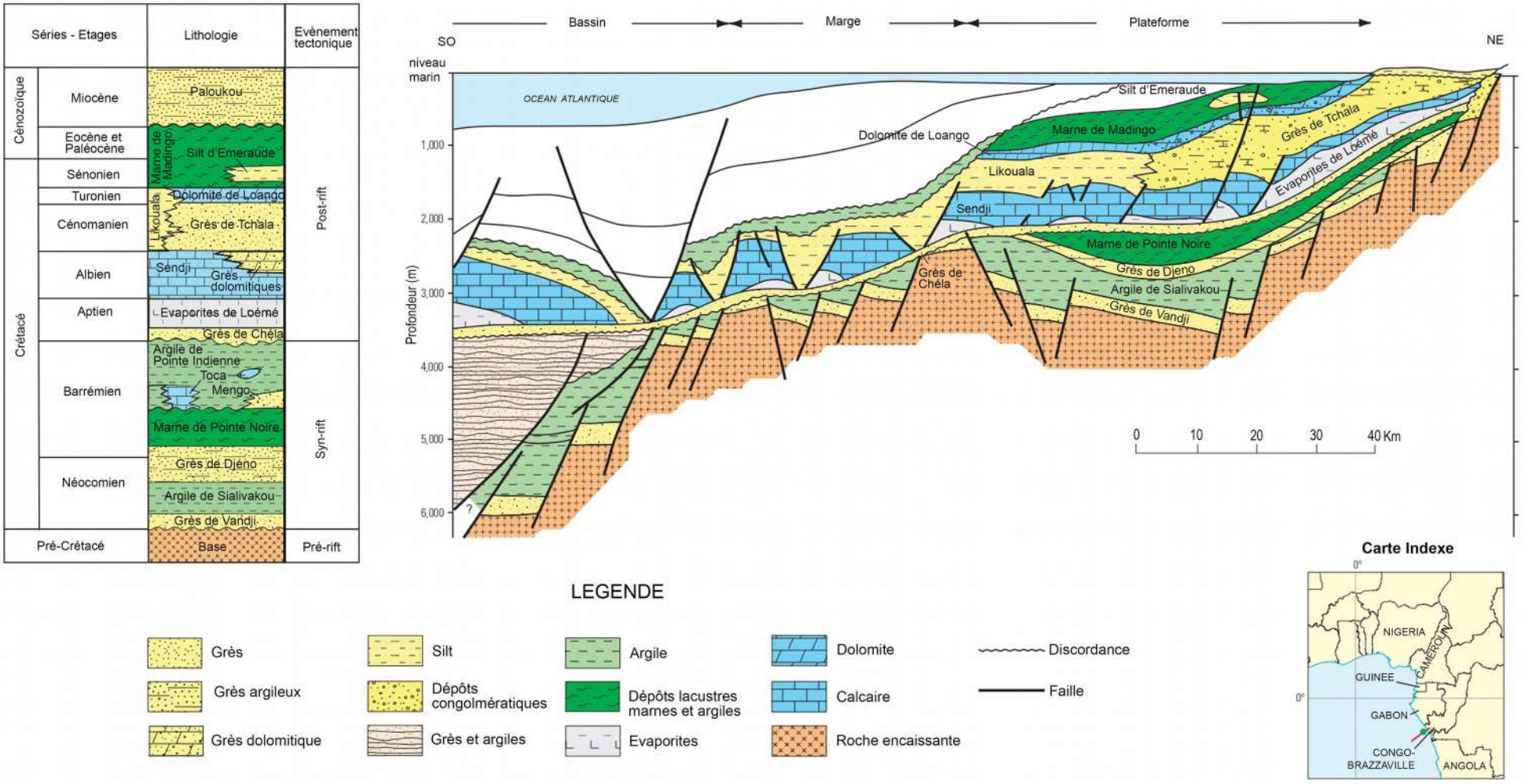

Séries - Etages
Lithologie
Evènement tectonique
Cénozoïque
Crétacé
Miocène
Eocène et Paléocène
Sénonien
Turonien
Cénomanien
Albien
Aptien
Barrémien
Néocomien
Pré-Crétacé
Paloukou
Marne de Madingo
Silt d'Emeraude
Likouala
Dolomite de Loango
Grès de Tchala
Sendji
Grès dolomitiques
Evaporites de Loémé
Grès de Chéla
Argile de Pointe Indienne
Toca
Mengo
Marne de Pointe Noire
Grès de Djeno
Argile de Sialivakou
Grès de Vandji
Base
Post-rift
Syn-rift
Pré-rift
Bassin
Marge
Plateforme
SO
NE
niveau marin
OCEAN ATLANTIQUE
Profondeur (m)
1,000
2,000
3,000
4,000
5,000
6,000
0
10
20
30
40 Km
LEGENDE
Grès
Grès argileux
Grès dolomitique
Silt
Dépôts congolmératiques
Grès et argiles
Argile
Dépôts lacustres marnes et argiles
Evaporites
Dolomite
Calcaire
Roche encaissante
Discordance
Faille
Carte Indexe
NIGERIA
CAMEROUN
GUINEE
GABON
CONGO-BRAZZAVILLE
ANGOLA

Figure 4 : Stratigraphie du bassin du Congo (d'après Brownfield & Charpentier, 2006) : colonne stratigraphique synthétique et coupe stratigraphique des formations majeures de syn-rift et post-rift enregistreés par le bassin du Congo (coupe localisée sur la carte indexe).

B. Les affleurements et la datation de l'ambre du Congo

1. Les localités

En 2011, lors de travaux de cartographie dans le bassin du Congo, conduits par l'équipe *EXPLO* de la mission *Total Exploration & Production Congo*, de l'ambre est repéré pour la première fois au sein de couches mises au jour par des travaux routiers. Les données suivantes relatives aux affleurements, leur stratigraphie et sédimentologie, ont été recueillies sur le terrain et transmises par V. Delhaye-Prat (Total E&P Americas, LLC).

L'occurrence d'ambre au Congo dans la chaîne du Mayombe, aux alentours de Doumanga, entre Pointe Noire et Dolisie (Fig.5A). Un premier niveau est découvert en 2011 sur les bords de la route nationale RN1, alors en travaux, affleurant au dessus de la route (V. Perrichot *comm. pers.*). En 2012, un deuxième niveau est mis en évidence un peu plus haut sur la bordure opposée. Les deux sites, sont respectivement numérotés A-D2b et A-D2a (Fig.5B). L'ambre d'A-D2a est plus accessible et présente des accumulations de galets d'ambre plus importantes que pour A-D2b. Au sein de ce niveau sont également présents des débris végétaux charbonneux.

Un troisième site, référencé PK11 (ou A-M3a) est documenté plus au sud, découvert le long de la voie ferrée à proximité de la ville de Nkougni lors de travaux de cartographie réalisés par le BRGM pour le compte de TotalEnergies (Fig.5B). De petites quantités d'ambres affleurent sur deux lits argileux, accompagnés d'empreintes de feuilles et de bois fossilisé.

Au nord, la couche décrite précédemment est également retrouvée au niveau de deux sites : PK78 et PK79 (Fig.5B). Aucune pièce d'ambre n'y a été repérée pour le moment, en revanche, le premier site (PK78) présente un niveau d'argiles à plantes et le second (PK79) du fusain.

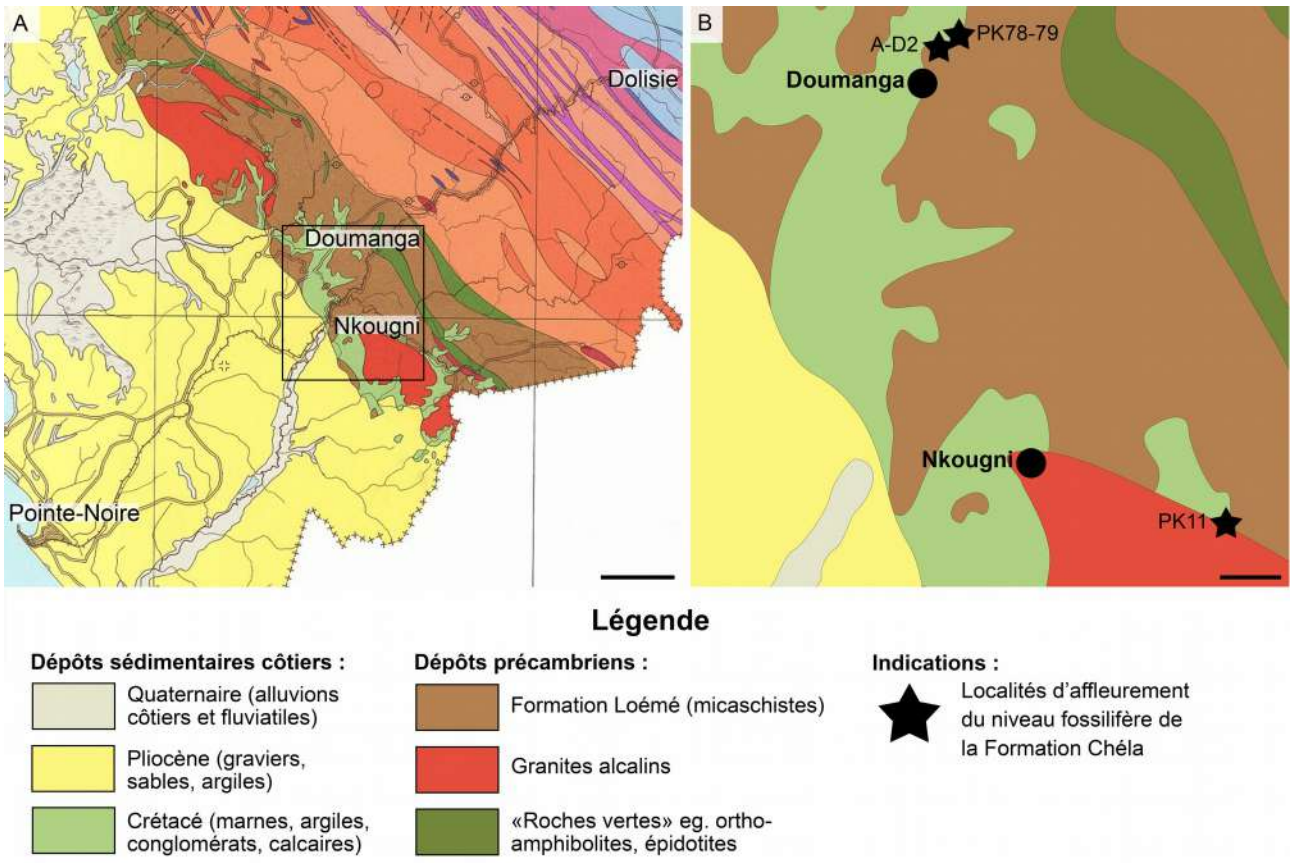


Figure 5 : Localisation des affleurements signalés du niveau fossilifère de la Formation Chéla au Congo : **A.** Extrait de la carte géologique au 1/500 000ème de Dadet (1966) positionnant la zone d'intérêt, **B.** Localisation des affleurement connus au sein de la zone (d'après Dadet, 1966). (Echelles : A=10km, B=2km).

2. Stratigraphie et datation des affleurements

Au niveau des affleurements A-D2a, A-D2b, et PK11, l'ambre se présente sous forme de galets et de graviers, déposés au sein d'une couche essentiellement composée d'argile noire à silts et micas, retrouvée sur l'ensemble des localités mentionnée plus tôt (Fig.6).

Des datations relatives des formations sédimentaires du bassin du Congo ont été réalisées au cours de plusieurs études via l'analyse des microfossiles associés : ostracodes et palynomorphes (e.g. Grosdidier et al., 1996, Dejax, 1987). Au sein du premier assemblage, la présence des genres *Kroemmelbeincypris* (espèces *K. symmetric*a et *K. angulata*) et *Pattersoncypris* (*P. salitrensis*) est caractéristique de la zone AS12. L'assemblage de spores et pollens comprenant les palynomorphes *Cicatricosisporites orbiculatus*, *Sergipea naviformis* et *Araucariacites australis* correspondent eux à la palynozone CIX. D'après l'échelle biostratigraphique régionale et du bassin brésilien (cf. Grosdidier et al., 1996 ; Poropat & Colin, 2012) ces deux biozones indiquent un âge aptien des dépôts. Les analyses de prélèvements du groupe TotalEnergies (rapport interne TotalEnergie, 2011), et les travaux réalisés dans le cadre de la thèse de S. Kebi-Tsoumou (2018) sur

le niveau à ambre de Doumanga et le niveau inférieur de l'affleurement PK11, ont révélés les fossiles types de ces biozones AS12 et CIX (Biozonation composite AP3) et indiquent donc une datation Aptien moyen (113-117Ma) du faciès et de l'ambre y étant déposé.



Figure 6 : Affleurement d'ambre A-D2a (*photo. V. Perrichot*) : **A**. Aperçu de l'affleurement, **B**. Coupe de l'affleurement, le niveau d'argile noire révélant de l'ambre est indiqué par le marteau, **C**. Galets d'ambre dégagés du niveau d'argile noire. (Echelles : B=30cm, C=5cm).

Les niveaux très argileux présentent un litage fin à laminations sub-parallèles (Fig.7, faciès 3 et 4). Le lit de galets d'ambre est déposé au-dessus d'un niveau plus grossier de type dépôt gravitaire (faciès à tendance conglomératique, non granoclassé, présence de sable grossier, nombreux micas et particules charbonneuses) (Fig.7, faciès 1). Ces faciès traduisent des apports fluvio-lacustres de la bordure de zone de rift. Les dépôts argileux correspondent plus précisément au terme supérieur de la Formation Chéla, dépôt transitoire entre les stades de rift et drift (phase de rupture lithosphérique) (Kebi-Tsoumou, 2018 ; V. Delhaye-Prat *comm. pers.*). Une influence marine commence à apparaître dans ces dépôts jusqu'alors purement continentaux, enregistrée par exemple avec la présence de dinoflagellés ou suspectée par l'occurrence d'ostracodes du genre *Kroemmelbeincypris* de milieu lacustre à marin.

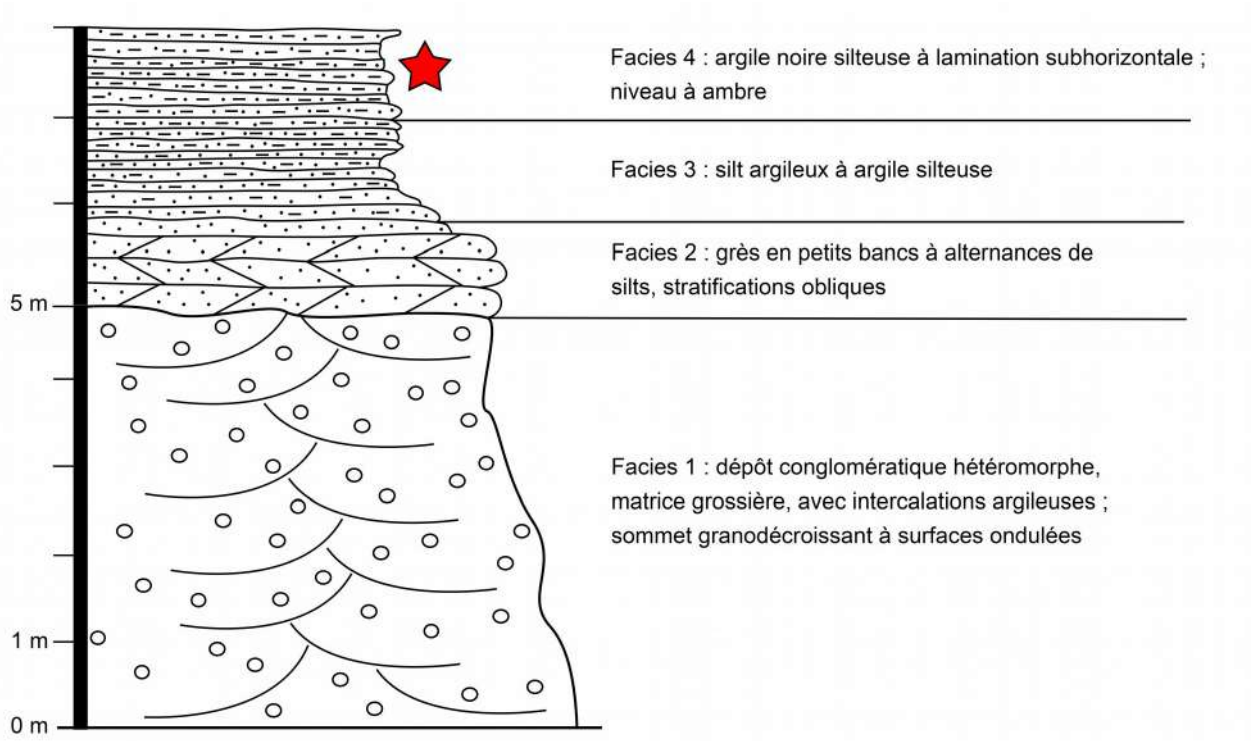


Figure 7 : Coupe stratigraphique synthétique des faciès observés sur les affleurements d'ambre A-D2a-b et PK11. d'après les observations de V. Delhaye-Prat).

III. Matériel et méthode

A. Collection institutionnelle

La collection d'ambre du Congo étudiée au cours de la thèse provient de deux phases de prélèvements. La première a été réalisée en 2012 par V. Delhaye-Prat et déposée pour étude au sein de la collection du Département et Musée Géologiques de l'Université de Rennes 1 (IGR) (Rennes, France). A la suite d'un premier aperçu du matériel, une mission menée en 2013 par V. Perrichot a permis le nouveau prélèvement de plus de 2kg d'ambre, également déposés au sein de la collection IGR. Ce dernier échantillon provient presque exclusivement du site A-D2a et correspond à une seule accumulation lenticulaire sur une dizaine de mètres carrés environ. Une nouvelle mission de terrain permettant d'obtenir du nouveau matériel n'a pu être envisagée au cours de la thèse en raison des conditions de fermeture des frontières face à la pandémie de la Covid 19 et de l'absence de notre collaborateur sur place.

L'ensemble du matériel disponible à Rennes se compose de plus de cinq milles morceaux d'ambre prélevés au cours des deux missions, représentant environ 2.5 kg d'ambre, provenant presque exclusivement du niveau A-D2a. Les pièces varient en taille allant d'infra-centimétrique à une dizaine de centimètres, et en opacité. Celles n'ayant pu être étudiées jusqu'ici sans risquer la dégradation d'inclusions (près d'un tiers de la collection), sont conservées sans numérotation de référence spécifique, en attendant de pouvoir être analysées de façon plus viable par tomographie. Les trois milles fragments restant ont été observés préalablement (Esnault, 2015) et au cours de la thèse. Au total, cinquante inclusions ont été révélées et répertoriées sous le numéro de référence IGR.CO-. Le détails des pièces et leurs inclusions sont listée en Annexe 1.

B. Les propriétés physiques de l'ambre du Congo

La plupart des pièces d'ambre du Congo, centimétriques, présentent une forme arrondie irrégulière, pouvant être caractérisée sous le terme de *gravier* ; certaines ont une forme en galette, pouvant atteindre jusqu'à 12 cm de diamètre, et quelques pièces ont quant à elles conservé la forme cylindrique de la coulée et sont retrouvées en tronçons de quelques centimètres de long (cylindre probablement brisé lors du transport de la résine solidifiée vers son milieu de dépôt) (Fig.8).



Figure 8 : Aperçu des variétés de formes observées pour l'ambre du Congo a l'état brut : quatre « graviers » d'ambre (à gauche), galette d'ambre (au centre), portion d'ambre en coulée (à droite). (Echelle=3cm) :

A l'état brut, la résine est très sombre, presque noire. En section elle présente des teintes demeurant presque exclusivement sombres allant du rouge, à l'orangé, avec des zones plus ou moins marbrées de traînées plus sombres ou bien laiteuses. Ces alternances de phases au sein d'une même pièce peuvent indiquer une succession de coulées dont la séparation est marquée par une ligne de teinte différente traduisant une surface exposée aux conditions lumineuses et oxydantes. Beaucoup de morceaux, rouges sombres sont difficiles à observer et la teinte laiteuse recouvrant plus ou moins entièrement certaines pièces les rendent opaques ou quasi opaques (Fig.9).



Figure 9 : Aperçu de pièces rendues opaques par un cortex laiteux : à gauche, exemple de pièces opaques non polies, à droite, aperçu de pièces dont le possible contenu est occulté par le cortex laiteux. (Echelle=2cm) :

Cet assombrissement de la résine pourrait trouver son origine dans la longue diagénèse subie par l'ambre crétacé du Congo (forte pression et haute température), le mauvais état de préservation constaté pour la plupart des inclusions d'arthropodes (corps déformés sous l'effet de déshydratation, compression) pouvant également témoigner de ces conditions d'enfouissement

(Martínez-Delclòs et al., 2004). Toutefois un tel processus n'est pas le seul à pouvoir expliquer ces observations et la nature botanique même peut tout aussi bien, si ce n'est plus probablement, être à l'origine des couleurs de la résine.

C. La préparation des pièces d'ambre

1. La difficulté de l'étude de l'ambre du Congo

Les morceaux bruts d'ambre du Congo sont, partiellement, à entièrement, enveloppés d'une gangue argileuse plus ou moins épaisse et solide. Celle-ci constitue le premier obstacle à l'observation de l'ambre du Congo. Cette gangue peut être partiellement retirée par immersion dans une cuve à ultrasons et/ou passage dans un tonneau, accompagnée d'eau et d'abrasifs, tournant pendant plusieurs heures à plusieurs jours en fonction de l'épaisseur de la gangue et de sa résistance. Cependant, même une fois débarrassée de cette gangue, la surface de la plupart des morceaux reste résolument opaque du fait d'altérations diagénétiques allant parfois jusqu'à la formation d'un cortex de quelques millimètres d'épaisseur. Une polisseuse (Buehler Metaserv 3000) est alors utilisée pour dégager une surface sur la pièce, pouvant servir de fenêtre d'observation.

Une fois la pièce dégagée, les observations n'en demeurent, souvent, pour autant, pas moins difficiles. En raison de la teinte sombre ou de l'aspect laiteux de la résine, il est parfois impossible de distinguer à la loupe binoculaire le contenu des pièces. La densité de matière influençant l'obscurcissement du contenu (Fig.10), il a été envisagé de découper les pièces sombres en plusieurs fragments moins épais, laissant plus facilement traverser la lumière. Cependant, en raison du manque de visibilité, la possibilité de dégrader une inclusion non repérée est jugée trop risquée pour tenter une telle approche.



Figure 10 : Aperçu des nuances de teintes de l'ambre du Congo en fonction de la densité de matière. Pièces ordonnées des plus sombres (dont la densité empêche la traversée de la lumière) aux plus fines et translucides (pièces moins denses). (Echelle=1.5cm).

Une méthode permettant d'observer l'ambre et ses possibles inclusions sans les abîmer est l'analyse par tomographie. En 2016, cinquante-deux pièces d'ambre du Congo ont ainsi été analysées au synchrotron de Chicago (APS) par V. Perrichot et C. Soriano. Il s'agirait de l'approche la plus adaptée pour l'étude de la plus grande part de la collection restante. Cependant, celle-ci n'a pu être de nouveau utilisée au cours de la thèse pour les raisons évoquées en Chapitre I (cf. Chap.I, III.A.).

Les pièces d'opacité laiteuse et celles de trop grande taille (observations en surface rendues impossibles par l'effet opacifiant de l'épaisseur de l'ambre) ont donc été mises de côté dans l'attente de futures opportunités d'analyses par tomographie. Parmi les pièces d'ambre restantes, les plus petites (moins de 4cm de long et 2cm d'épaisseur) et les moins sombres ont été préparées en priorité, polies et étudiées à la loupe binoculaire à la recherche d'inclusions. Bien que ces éléments soient moins opaques, la distinction à l'œil nu d'une éventuelle inclusion reste difficile et la progression du dégagement doit être surveillée régulièrement sous loupe binoculaire, rendant la préparation et recherche d'inclusions très lente et précautionneuse (ca. 10h de polissage et observation pour étudier 100g d'ambre, après environ 24h dans le tonneau).

Le polissage est utilisé pour aplanir et lisser la surface des pièces d'ambre, afin d'y distinguer d'éventuelles inclusions. En fonction de la quantité de matière à polir et de la dureté de la résine, un ou plusieurs disques de papier abrasifs au carbure de silicium sont utilisés, d'une valeur de grain allant de quelques micromètres à une centaine de micromètres. Cette méthode pouvant laisser des micro-rayures à la surface de l'ambre il est parfois ensuite nécessaire de lisser plus finement la surface de la pièce à l'aide d'une brosse et d'un disque de feutre. Une fois la surface préparée, la pièce d'ambre est observée à la loupe binoculaire Leica M80 ou M205C, afin d'y rechercher une ou plusieurs inclusions. Ce sont plus de 1000 nouvelles pièces, qui ont été observées au cours de la thèse sans que de nouvelles inclusions n'aient été repérées. Ceci étant, lors de la préparation des spécimens détectés auparavant au synchrotron, une dizaine de syn-inclusions ont été découvertes. A la trentaine de spécimens repérés avant ma thèse, et aux quatre détectés par synchrotron, s'ajoute donc treize nouveaux spécimens, formant un total de cinquante inclusions à étudier.

2. La préparation des inclusions

Lorsqu'un spécimen est repéré, la pièce doit de nouveau être travaillée par polissage pour que la couche de résine séparant l'inclusion de la surface soit la plus fine possible. En effet, si cette première étape préparatoire permet de dégager la surface de la pièce pour y distinguer

l'emplacement d'une possible inclusion, la distinction des structures et détails à la loupe binoculaire nécessite de laisser passer le maximum de lumière dans l'ambre. De plus, la résine entourant le spécimen peut être trouble et la diminution de matière permet alors de réduire cette zone de flou altérant autrement les observations. Lorsque la matière en surplus est conséquente, la plus grande part est ôtée à l'aide d'une tronçonneuse de précision (IsoMet™). Cette méthode permet de conserver la part vide d'inclusion pouvant servir par la suite, par exemple pour des analyses chimiques de la résine. Le reste de la matière en surplus, plus fine, est enlevée par polissage.

La découpe d'une pièce est également utilisée pour séparer plusieurs inclusions d'un même morceau d'ambre, du moins lorsque l'écart entre les spécimens le permet. Dans ce cas, un numéro de collection est attribué à la pièce entière et une lettre est ajoutée pour en distinguer les différents fragments. Par exemple, les deux hyménoptères de la pièce IGR.CO/005 ont été séparés en divisant la pièce en deux fragments numérotés IGR.CO/005a et IGR.CO/005b.

D. Etude des spécimens

1. La méthode d'étude des spécimens

Le niveau de préservation des spécimens variant d'un individu à un autre, les structures permettant la détermination des inclusions ne sont pas toujours distinguables.La diagénèse de l'ambre du Congo est illustrée par des craquelures observées en surface (oxydation et chaleur). Sous l'effet de la hausse de pression et température découlant de l'enfouissement, une compression ou deshydratation peut s'observer altérant les inclusions, les rendant plus difficilement identifiables.

Une détermination au rang de genre ou de famille ne pouvant être menée pour l'ensemble des inclusions, celles-ci ont été déterminées jusqu'au rang d'ordre puis une attention plus particulière a été portée aux spécimens d'hyménoptères et de diptères, ordres dominants au sein de l'assemblage. L'étude de certains taxons a débouché sur diverses collaborations avec des spécialistes. Ces contributions sont détaillées ci-après (cf. D.3.) et précisées pour chaque taxon concerné dans la partie de systématique (cf. IV.).

Des photographies sont réalisées à l'aide d'un appareil Canon EOS250D ou du boîtier photo Leica DMC4500 afin de rendre compte des observations et d'offrir un aperçu des spécimens. L'inclusion étant préservée en trois dimensions, une compilation de plusieurs photographies est nécessaire pour obtenir une image nette. Pour cela, une série de photographies

est prise à différents degrés de netteté en conservant un unique point de vue. La série est ensuite compilée sous le logiciel dit de stalking : HeliconFocus 6.7. Lorsque cela est nécessaire, afin de faciliter l'interprétation d'une photographie ou pour mettre en évidence certaines structures déterminantes, une illustration complémentaire peut être réalisée. Les contours et structures taxinomiques sont dessinés via le logiciel Adobe Illustrator CC2019, les motifs et les ombrages sont ajoutés via le logiciel Adobe Photoshop CC2019 suivant la méthode proposée en 2018 par Coleman.

2. Les données associées

2.1. Les données géologiques et sédimentaires

Les gisements d'ambre du Congo sont étudiés en partenariat avec TotalEnergies. Les études géologiques de terrain : stratigraphie et sédimentologie des affleurements, sont réalisées par V. Delhaye-Prat et R. Hautier (TotalEnergies E&P Congo). Le détail de ces études n'ayant pu être publié et donc utilisées au cours de la thèse, les données récentes et spécifiques de l'affleurement d'ambre proviennent de communications dans le cadre de congrès, tels que le 35ème International Geological Congress (Delhaye-Prat et al., 2016), ainsi que d'échanges avec V. Delhaye-Prat. Ces informations ont également été complétées par des données de géologie et d'analyses micropaléontologiques plus générales au bassin du Congo (e.g. Giresse, 2005 ; Chaboureau et al., 2013 ; Poropat & Colin, 2012 ; Kebi-Tsoumou, 2018).

2.2. L'analyse de la résine

L'analyse chimique de la résine de l'ambre du Congo a été menée en 2013-2014 par Y. Nohra, L. Jeanneau, L. Le Polles et J. Esnault (Univ. Rennes 1 et Géosciences Rennes, France). Plusieurs méthodes ont été combinées afin d'obtenir des résultats les plus viables possibles : spectroscopie infrarouge à transformée de Fourier (IF-TR), spectroscopie par résonance magnétique nucléaire en phase solide (RMN ^{13}C) et thermochimiolyse par chromatographie en phase gazeuse (THM-CPGSM). L'interprétation des résultats présentée dans ce manuscrit est détaillée dans la thèse de Nohra (2015).

2.3. L'étude du bois fossile

Des mésorestes de bois homoxylés ont été trouvés en association avec l'ambre, fossilisés sous forme de lignite ou bien de fusain. Des échantillons ont été prélevés sur les affleurements A-D2b (ou DOL-0057b) et PK-79. L'analyse et l'identification des bois fossiles mentionnées dans ce manuscrit ont été réalisées en 2014 par J. Esnault (Univ. Rennes 1, France) et A. Boura (UPMC/MNHN, France) (Esnault, 2015).

3. Collaborations et communications des résultats

Une communication de congrès est réalisée dans le cadre de la Réunion des Sciences de la Terre (RST) en novembre 2021 à Lyon (France). L'ambre du Congo, encore peu connu de la communauté scientifique, y est présenté au travers d'une synthèse introduisant les données de datation, géologie, taxinomie ainsi que les résultats d'interprétation paléoenvironnementales.

Le gisement d'ambre ayant été découvert par le groupe TotalEnergies, les données géologiques associées aux gisements sont partiellement soumises à embargo. Ce n'est que récemment que nous avons reçu l'autorisation de publier des résultats taxinomiques. De ce fait, les études réalisées ont été auparavant limitées et les articles en découlant sont actuellement en cours.

Une attention particulière a été portée à l'assemblage de diptères, ordre majoritaire dans l'échantillon étudié. Les différents taxons ont été déterminés avec l'aide de spécialistes : A. Borkent (Royal Bristish Columbia & American Natural History museums, Canada), V. Baranov (Univ. Munich, Allemagne) et D. Amorim (Univ. São Paulo, Brésil). Les résultats de l'étude sont présentés dans l'article en cours Bouju et al., *en cours*–1 (cf. IV.).

Un spécimen d'hyménoptère Evaniidae (Evanioidea), particulièrement bien préservé au sein de l'assemblage, a été analysé avec C. Jouault (Univ. Rennes 1 & ISYEB, MNHN, France). La description et analyse sont présentées dans l'article Bouju et al., *en cours*–2 (cf. Annexe 2).

IV. Identification et systématique des inclusions d'arthropodes

Classe Arachnida Lamarck, 1801

Ordre Opiliones Sundevall, 1833

Figure 11A

Spécimens observés. IGR.CO/002 et IGR.CO/007

Les opilions sont des composants majeurs des litières, leurs pattes particulièrement longues leur permettant de s'y déplacer agilement (Almeida-Neto et al., 2006 ; Proud et al., 2011). L'ordre Opiliones est majoritairement présent en milieux humides de type forêts, avec une diversité maximale observée en forêt tropicale humide (Almeida-Neto et al., 2006 ; Proud et al., 2011). Dans l'ambre du Congo, deux spécimens ont été associés à cet ordre, sans plus de précisions systématiques.

Sous-Classe Acari Leach, 1817

Les acariens occupent préférentiellement les milieux humides où ils s'observent principalement dans le sol et au niveau de l'écorce des arbres (Schatz & Behan-Pelletier, 2008 ; Hense, 2016). En raison de ce type d'habitat et de leur taille infra-millimétrique à millimétrique, les acariens sont fortement susceptibles d'être piégés par les coulées de résine. Cela se confirme par leur relative abondance dans l'ambre, principalement cénozoïque, bien que le registre le plus riche en individus soit celui de l'ambre crétacé du Myanmar avec près de 400 spécimens d'acariens identifiés jusqu'ici (Selden & Ren, 2017).

Certaines larves d'acariens des deux sous-ordres identifiés dans l'ambre du Congo, Oribatida et Prostigmata, se développent par le parasitisme d'autres arthropodes, tels que les diptères Chironomidae, dont deux spécimens ont également été retrouvés dans l'ambre du Congo (Smith, 1978 ; Pérez-Gelabert, 1999 ; Hense, 2016). Bien que les acariens identifiés soient uniquement des adultes et qu'aucune relation proie/parasite n'ait été mise en évidence, on peut imaginer qu'un parasitisme similaire à celui constaté actuellement ait pu déjà exister au Crétacé. Ceci étant, aucune des super-familles (Hygrobatoidea, Lebertioidea ou Arrenuroidea) dont les larves peuvent être aujourd'hui associées aux chironomides n'a été identifiée (Smith, 1988 ; Smith et al., 2010 ; Shatrov, 2012 ; Stryjecki et al., 2015).

L'identification des spécimens d'acariens dans l'ambre est particulièrement ardue en raison de leur taille de moins d'un millimètre. Les identifications des spécimens ont été réalisées par E. Sidorchuk (Paleontological Institute, Moscou, Russie) en 2014 dans le cadre des recherches sur l'ambre du Congo menées par J. Esnault. Sur les six spécimens acariens révélés, quatre ont été déterminés au rang de super-famille, un au rang d'ordre et un dernier demeure indéterminé (IGR.CO/009b).

Sous-Ordre Oribatida Dugès, 1833

Figure 11B

Spécimens observés. IGR.CO/009b, IGR.CO/009c et IGR.CO/010

Oribatida est l'un des sous-ordres les plus importants au sein des Acariformes, avec près de 10 000 espèces connues dans le monde (Ezhova & Kostyashova, 1997 ; Arillo et al., 2016 ; Hense, 2016). Les oribatides jouent un rôle majeur dans la décomposition de la matière organique et la formation du sol et sont ainsi particulièrement représentés au sein des assemblages d'arthropodes de litière (Franklin et al., 2007 ; Solórzano Kraemer, 2007 ; Schatz & Behan-Pelletier, 2008 ; Hasegawa et al., 2013 ; Hense, 2016). Leur présence est d'autant plus importante en forêt, où le sol est riche en matière organique (jusqu'à plus de 100 000 spécimens par mètre carré dans certains milieux) (Ezhova & Kostyashova, 1997 ; Schatz & Behan-Pelletier, 2008 ; Hense, 2016).

Si la distribution géographique des Oribatida est relativement vaste, le sous-ordre est principalement caractéristique d'environnements tempérés chauds à subtropicaux et compte actuellement plus de 2 000 espèces inféodées à la biorégion néotropicale, s'étendant du Mexique à l'extrémité de l'Amérique du Sud (Ghezali & Fekkoum, 2012 ; Hense, 2016 ; Schmidt et al., 2018). Dès le Miocène, on retrouve d'ailleurs des représentants de cette biorégion dans les ambres de République Dominicaine et du Mexique (Solórzano Kraemer, 2007 ; Arillo et al., 2019). Et déjà au Crétacé, les oribatides sont représentés dans le registre fossile de l'ambre avec l'ambre du Liban (les plus anciens oribatides décrits dans l'ambre), d'Espagne ou encore du Myanmar (da Rocha & da Serra-Freire, 2014 ; Selden & Ren, 2017 ; Arillo et al., 2016, 2019).

Trois spécimens ont été identifiés dans l'ambre du Congo, appartenant plus précisément à la super-famille Gustavioidea Oudemans, 1900. Jusqu'alors celle-ci n'était connue que de l'ambre cénozoïque (Eocène) de la Baltique, il s'agit de la première occurrence mésozoïque dans l'ambre (e.g. Koch & Berendt, 1854 ; Sellnick, 1919)

Sous-Ordre Prostigmata Kramer, 1877

Figures 11C-D

Spécimens observés. IGR.CO/013 et IGR.CO/015

Les représentants actuels du sous-ordre Prostigmata occupent une grande variété de milieux et contrairement à la plupart des acariformes, certains se développent dans des environnements secs à arides, au point d'être présents dans certains déserts (Steinberger & Wallwork, 1985). Du fait de cette particularité, la proportion de Prostigmata dans un assemblage d'acariens témoigne des conditions d'humidité ou d'aridité du milieu : plus l'environnement est sec plus le nombre d'individus Prostigmata est élevé, au détriment des autres acariens souffrant du manque d'humidité (Steinberger & Wallwork, 1985). Dans l'ambre du Congo, deux Prostigmata ont été identifiés. La proportion de représentants ne peut être interprétée ici comme indicatrice des conditions environnementales puisque l'assemblage total d'acarien est trop restreint, avec seulement six individus découverts jusqu'ici.

L'un des spécimens (IGR.CO/013) appartient plus précisément à la super-famille Anystoidea Oudemans, 1936, jusqu'alors uniquement connue de l'ambre éocène de la Baltique (Sayre et al., 1992) (Fig.11D).

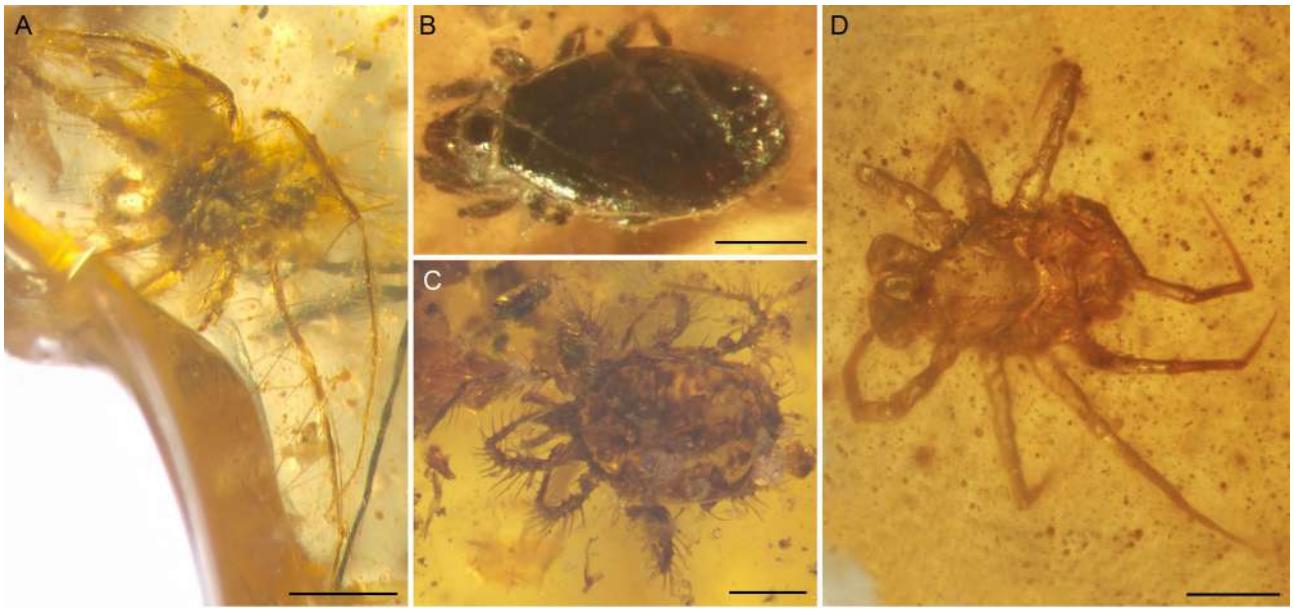


Figure 11 : **A**. Opiliones IGR.CO/007 ; Aperçu des spécimens Acari de l'ambre du Congo : **B.** Oribatida Gustavioidea IGR.CO/010, **C**. Prostigmata indet. IGR.CO/015, **D.** Prostigmata Anystoidea IGR.CO/013. (Echelles : A=0.25mm, B=0.10mm, C-D=0.5mm).

Classe Insecta Linnaeus, 1758

Trois spécimens n'ont pu être déterminés plus précisément en raison de leur état dégradé : IGR.CO/006, IGR.CO/009b et IGR.CO/030.

Sous-Classe Pterygota

Super-Ordre Hemipteroidea

Ordre Hemiptera Linnaeus, 1758

Famille Aleyrodidae Westwood, 1840

Figure 12A

Spécimen observé. IGR.CO/007

Aleyrodidae est une famille d'hémiptères cosmopolite, présente dans le registre fossile crétacé comme cénozoïque de l'ambre (e.g. Liban, France (Oise), Espagne, Myanmar, Mexique ou encore République Dominicaine) (Drohojowska & Szwedo, 2011a-b, 2015). Des spécimens gondwaniens d'âge hautérivien ou barrémien ont été décrits dans les résines du Liban et de Jordanie (Drohojowska & Szwedo, 2011b).

Ordre Psocoptera Shipley, 1904

Figure 12B

Spécimens observés. IGR.CO/003

Avec environ 5000 espèces décrites aujourd'hui, Psocoptera est un ordre relativement petit par rapport aux autres taxons d'hexapodes (Perrichot et al., 2003 ; Planche-Chocué et al., 2020). Les psocoptères sont principalement retrouvés en milieux forestiers et particulièrement bien représentés dans les assemblages d'arthropodes de canopées. Ceci étant, ils se nourrissent majoritairement de lichens, mousses, hépatiques, poussant sur le tronc des arbres (Solórzano Kraemer, 2007 ; Kanervo & Kozlov, 2014). De ce fait, les psocoptères sont susceptibles d'être régulièrement confrontés aux coulées de résines, expliquant leur présence fréquente dans l'ambre (Solórzano Kraemer, 2007 ; Kanervo & Kozlov, 2014). Plusieurs genres fossiles ont déjà pu être décrits dans les résines crétacées du Liban, Myanmar, des Charentes (France), ou encore

d'Espagne (Perrichot et al., 2003 ; Azar & Nel, 2004 ; Mockford et al., 2013). Un seul individu Psocoptera a été observé dans l'ambre du Congo, restant indéterminé à ce jour.

Super-Ordre Holometabola

Ordre Coleoptera Linnaeus, 1758

Figures 12C-D

Spécimen observé. IGR.CO/001

Avec près de 400 000 espèces actuelles décrites, Coleoptera représente près de la moitié des espèces d'hexapodes et le quart des espèces animales, et constitue de ce fait l'ordre le plus diversifié des insectes et du règne animal (Leschen et al., 2003 ; Zhang et al., 2018b ; Peris, 2020). Dans l'ambre, les représentants fossiles sont fréquents voire sur-abondants (e.g. ambre du Myanmar), constituant l'un des ordres majeurs de plusieurs assemblages crétacés (e.g. ambre d'Espagne, des Charentes (France), du Liban ; Pérez-Gelabert, 1999 ; Kirejtshuk & Azar, 2013 ; Peris et al., 2016 ; Peris, 2020). D'après Zhang et al. (2018b), plus de 60 % des familles seraient d'ailleurs apparues à cet époque. Dans l'ambre du Congo, l'ordre Coleoptera n'est actuellement représenté que par un unique spécimen n'ayant pu être identifié plus précisément jusqu'ici.

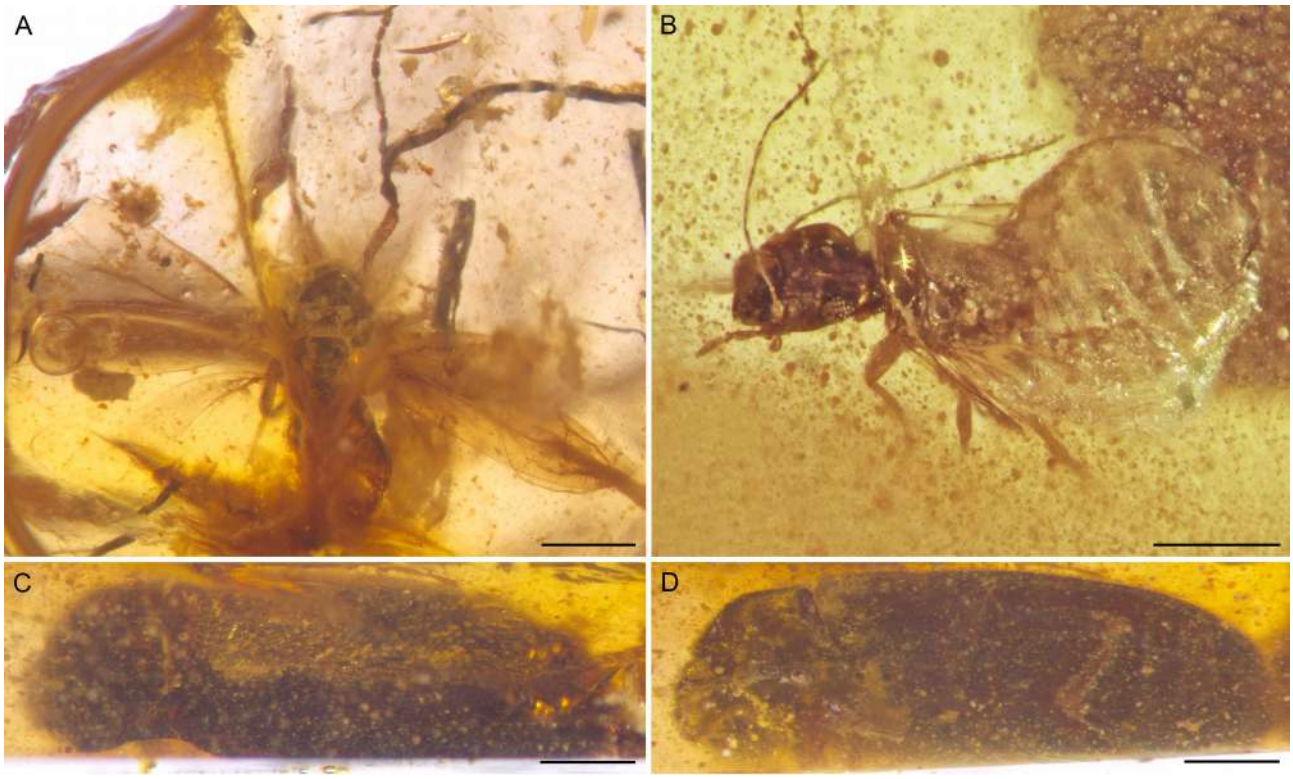


Figure 12 : **A.** Hemiptera Aleyrodidae IGR.CO/007, en vue dorsale ; **B.** Psocoptera IGR.CO/003, en vue latérale ; Coleoptera IGR.CO/001 en vue dorsale (**C.**), en vue latérale (**D.**). (Echelles : A=0.5mm, B-D=0.25mm).

Ordre Diptera Linnaeus, 1758

Diptera est l'ordre le plus abondant au sein des inclusions de résines fossiles crétacées et cénozoïques du monde (Perrichot, 2003 ; Solórzano Kraemer, 2007). Dans l'ambre du Congo, les diptères constituent 40 % des inclusions identifiées. Vingt spécimens ont été repérés, tous nématocères à l'exception d'un brachycère (IGR.CO/010) et d'un individu n'ayant pu être déterminé plus précisément (IGR.CO/018).

L'assemblage de diptères de l'ambre du Congo est en cours d'étude en collaboration avec A. Borkent, V. Baranov et D. Amorim. Les résultats sont détaillés dans l'article Bouju et al., *en cours*-1 dont un résumé et un extrait sont présentés ci-dessous :

Résumé : *Aptian Congo amber (Africa), a new record for fossil diptera / L'ambre aptien du Congo (Afrique), une nouvelle source de diptères fossiles.*

Systématique.

Famille Anisopodidae (IGR.CO/020a). Dans le registre fossile, une dizaine de genres, majoritairement fossiles, ont été décrits. Des inclusions Anisopodidae ont été mentionnées dans les ambres crétacés gondwaniens (e.g. Myanmar) et laurasiens (e.g. Canada). Le spécimen de l'ambre du Congo constitue le plus ancien représentant fossile dans l'ambre connu.

Famille Ceratopogonidae (IGR.CO/017, IGR.CO/020b). Ceratopogonidae est l'une des familles les plus diverses de l'ordre des diptères et des plus représentée dans le registre fossile, décrite dans la plupart des ambres crétacés et cénozoïques du monde. Dans l'ambre du Congo, deux genres ont été plus précisément déterminés : *Leptoconops* Skuse, 1889 et *Lebanoculicoides* Szadziewski, 1996. Le premier est connu de plusieurs ambres crétacés et éocènes dont ceux gondwaniens du Liban, du Myanmar, et de l'Inde. Le spécimen de l'ambre du Congo diffère des espèces précédemment décrites mais présente des ressemblances avec l'espèce *L. zherikhini* de l'ambre albien d'Espagne. *Lebanoculicoides* n'est lui connu que de deux ambres crétacés : celui laurasien d'Espagne (Albien) et gondwanien du Liban (Barrémien). Différant des espèces précédemment décrites, les spécimens représentent de nouvelles espèces. La co-occurrence de ces genres dans les ambres du Proche-Orient suggère une affinité arabo-africaine des assemblages. Et la présence d'un assemblage similaire dans l'ambre d'Espagne soulève également la possibilité d'une évolution biogéographique des taxons d'origine gondwanienne vers les environnement laurasien d'Espagne, pouvant se justifier par la proximité de ceux-ci par rapport à la côte nord-ouest africaine déjà durant le Crétacé.

Famille Chironomidae (IGR.CO/011). Avec plus de 7 000 espèces décrites, la famille Chironomidae est l'une des plus diverses de l'ordre des diptères. Avec Ceratopogonidae, il s'agit également de l'une des plus fréquemment retrouvées dans l'ambre. Dans l'Aptien du Congo, le spécimen a été déterminé comme appartenant à la sous-famille Buchonomyiinae, groupe frère des autres Chironomidae. Le registre fossile de la sous-famille est jusqu'ici limité aux ambres du Crétacé du Myanmar et de l'Eocène de la Baltique. La découverte d'un nouveau représentant fossile dans l'ambre du Congo constitue ainsi la plus ancienne occurrence dans l'ambre connue.

Famille Mycetophilidae (IGR.CO/020c x13 specimens). Mycetophilidae est l'une des familles de diptères les plus fréquentes dans l'ambre. Elle présente une distribution cosmopolite mais est aujourd'hui retrouvée majoritairement en régions tempérées à tropicales. Les individus y sont observés principalement en environnements forestiers à proximité de cours d'eau, sur les troncs, les racines d'arbres, ou encore dans le bois en décomposition. Le spécimen dans l'ambre du Congo semble correspondre plus particulièrement à un Sciophilidae.

Implications paléoenvironnementales. Les représentants actuels des taxons identifiés dans l'ambre du Congo suivent une distribution globale cosmopolite. Ceci étant, la famille Anisopodidae semble plus spécifique aux forêts de régions tropicales à subtropicales et Chironomidae et Mycetophilidae aux régions sub-tropicales à tempérées, plus sèches, suggérant ensemble un climat chaud avec saisonnalités ou une zone humide au sein d'un climat global chaud et sec. L'assemblage traduit d'ailleurs la proximité d'un milieu aquatique, puisque les familles Ceratopogonidae, Chironomidae et Mycetophilidae sont aujourd'hui associées aux berges de cours d'eau.

Participation :

L'étude des spécimens est toujours en cours, notamment via de nouvelles analyses par microtomographie menées au synchrotron DESY (Berlin, Allemagne), et en collaboration avec A. Borkent, V. Baranov et D. Amorim. Les diagnoses, descriptions et discussions sont en cours de rédaction. Un extrait est transmis ci-après, présentant l'étude des Ceratopogonidae ainsi que certaines planches.

APTIAN CONGO AMBER (AFRICA), A NEW RECORD FOR FOSSIL DIPTERA
(EXTRAIT de l'article en cours)

Bouju Valentine[1*], Baranov Viktor, Borkent Art, Amorim Dalton, Perrichot Vincent[1]

[1] Univ Rennes, CNRS, Géosciences Rennes, UMR 6118, 263 avenue du Général Leclerc, 35000 Rennes, France

* corresponding authors: valentine.bouju@gmail.com

Abstract

Diptera is one of the most abundant hexapod order in most environment of the world. When trapped by resin and preserved as amber, the order usually forms the main component of the fossilized ecosystem. The record of dipteran inclusions is well established for most of the main amber outcrops excavated from over the world, aged Cretaceous to Cenozoic. However, only few sources are known from the southern hemisphere and therefore there is a gap on the fossil dipteran record regarding Gondwanan ecosystems. The discovery in the last decade of the very first amber outcrop bearing bioinclusion from a middle Aptian Formation in Congo, Africa is a crucial new source of fossil diptera diversity. Here we report an overview of diverse dipteran inclusions from Congolese amber with four families described: Anisopodidae, Ceratopogonidae, Chironomidae, and Mycetophilidae. The assemblage seems to illustrate a rather hot and humid sub-tropical environment.

Systematic palaeontology

Superfamily Chironomoidea Macquart, 1838

Family Ceratopogonidae Newman, 1834

Subfamily Lebanoculicoidinae Borkent, 2000

Genus *Lebanoculicoides* Szadziewski, 1996

Species *Lebanoculicoides* sp. nov.

Specimen examined. IGR.CO/017, female (Fig. X).

Remarks.

Specimen IGR.CO/017 can be confidently assigned to the genus *Lebanoculicoides* in having vein R4+5 well developed. Though the palpal segments are not visible on our specimen so the diagnostic morphology could not be compared, *Lebanoculicoides* sp. nov. can be distinguished from the four other species previously described for the genus: *L. bloudani* Choufani et al., 2015, *L.*

daheri Choufani et al., 2015 and *L. mesozoicus* Szadziewski, 1996 from Lebanese amber, and *L. excantabris* Pérez-de la Fuente et al., 2011 from Spanish amber.

Lebanoculicoides sp. nov. differs from all lebanese species in having ovoid flagellomeres (vs. cylindrical for *L. mesozoicus*), not gradually increasing in length (vs. *L. bloudani* and *L. daheri*). and wings with vein R4+5 reaching wing margin well before wing apex. The broad separation of eyes and the absence of distinct spines on first tarsomere in *Lebanoculicoides* sp. nov. show contrast with the description of *L. mesozoicus*. The spanish species *L. excantabris* display similar caracters e.g. ovoid shape of flagellomeres, vein R4+5 reaching wing margin before wing apex, first radial cell 1.5 times longer than second, or r-m oblique. However, it diverge from the congolese species *Lebanoculicoides* sp. nov. in having eyes not distinctly separated and costa vein ending at vein R4+5.

Subfamily Leptoconopinae Noe, 1907

Genus *Leptoconops* Skuse, 1889

Specimen examined. IGR.CO/020, female

Remarks. Specimen IGR.CO/017 can be confidently assigned to the subfamily Leptoconopinae and the genus *Leptoconops* in having eyes broadly separated, palpus 4 segmented, 12 flagellomeres with terminal one elongated, vein R2+3 fused with R1 into stigma, costa short and cerci elongate. Following Szadziewski & Poinar (2005) key to fossil *Leptoconops*, our specimen shares a combination of caracters with fossil species *L. zherikhini* Szadziewski & Arillo, 2003 described from Spanish amber.

Discussion

Ceratopogonidae. Ceratopogonids are one of the most diverse family of Diptera (Stebner et al., 2017; Borkent, 2019). It is also one of the most frequently encountered in the fossil record, described from Cretaceous as well as Cenozoic ambers (e.g. Perrichot, 2003; Pérez-de-la-Fuente, 2011; Choufani, 2014; Choufani et al., 2015; Szadziewski et al., 2015; Stebner et al., 2017). Among those reports the genus *Leptoconops* is itself rather well represented, mostly from laurasian origin outcrops but also known from Lebanese and Burmese Cretaceous ambers as well as Eocene Indian amber (e.g. Borkent, 2001; Szadziewski et al., 2015; Stebner et al., 2017). Resemblance have been spotted with the Spanish species *L. zherikhini*, however the specimen discovered in the Congo amber could not be confidently assigned to this species or distinguished from some other and therefore remains as *Leptoconops* indet. The fossil genus *Lebanoculicoides* on the other hand has a scarce fossil record, previously only described from Lebanese and Spanish amber from Lower Cretaceous (e.g. Pérez-de la Fuente et al., 2011; Choufani, 2014; Choufani et al., 2015). The

specimen from Congo amber differ from all previously described species and is therefore defined as a new species *Lebanoculicoides* sp. nov.

Extant representants Ceratopogonidae, including *Leptoconops*, are mostly diversified in tropical to subtropical regions (Borkent, 2001; Choufani et al., 2011). They are reported from varied habitats, associated to the bank of aquatic running or standing freshwater environments (Perrichot, 2003; Solórzano Kraemer, 2007; Pérez-de-la-Fuente, 2011; Szadziewski, 2008, 2017). Their abundance in amber can be correlated to swarming flights during reproductive period or their risk of being trapped by resin drops or flows while resting on the litter, low vegetation or in sandy banks (Wirth & Atchley, 1973; Choufani et al., 2011)

Conclusion

Specimens discovered in African amber offer a first overview of the past diversity of the dipteran assemblage from Aptian Congo with four families, among which two genera, are described and a new specie is defined. Most of them are the first afrotropical report of the taxa and the Anisopodidae et Buchonomyiinae are the oldest known from amber. Congo amber constitute a major new source of fossil dipteran, filling one of the main gaps of the fossil record by providing crucial biogeographical reports from Gondwana.

The defined genus *Leptoconops* and new specie *Lebanoculicoides* sp. nov. suggest an Arabo-african affinity of the fauna based on similarities with the Lebanese and Jordan fossil dipteras. A more unexpected affinity with Spanish amber might also suggest the biogeographical evolution of some taxa from Gondwana to Laurasia during at the dawn of continental drift.

Regarding palaeoenvironmental implications, the Diptera determinations suggest a tropical to subropical climate of a humid forest environment, but with dryer condition locally or seasonally as shown by the presence of arctic Sciaroidea and temperate Chironomidae. Most of the determination do nonetheless indicate the proximity of a fluvial or lacustrine influence, favouring the development of the dipteran families.

Acknowledgements

We thank Carmen Soriano for the initial tomographic analysis of the material.

References

Borkent A., 2001. Leptoconops (Diptera: Ceratopohonidae), the earliest extant lineage of biting midge, discovered in 120-122 million-year-old Lebanese amber. *American Museum Novitates*, 3328, 1-11.

Borkent A., 2019. The phylogenetic relationships of Cretaceous biting midges, with a key to all known genera (Diptera: Ceratopogonidae). *American Museum Novitates*, 3921, 1-48.

Choufani J., 2014. Origine, taxinomie, évolution et systématique des Ceratopogonidae (Diptera). *Unpublished thesis*, Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, 147pp.

Choufani J., El-Halabi W., Azar D., Nel A., 2015. First fossil insect from Lower Cretaceous Lebanese amber in Syria (Diptera: Ceratopogonidae). Cretaceous Research, 54, 106-116. doi : 10.1016/j.cretres.2014.12.006.

Choufani J., Azar N., Perrichot V., Soriano C., Tafforeau P., Nel A., 2011. The genus *Leptoconops* Skuse (Diptera: Ceratopogonidae) in Early Cretaceous Charentese amber. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 91, 285-291. doi : 10.1007/s12549-011-0057-1.

Pérez-de-la-Fuente R., Delclòs X., Peñalver E., Arillo A., 2011. Biting midges (Diptera: Ceratopogonidae) from the Early Cretaceous El Soplao amber (N Spain). Cretaceous Research, 32, 750-761. doi : 10.1016/j.cretres.2011.05.003.

Perrichot V., 2003. Environnements paraliques à ambre et à végétaux du Crétacé Nord-Aquitain (Charentes, Sud-Ouest de la France). Unpublished thesis, University of Rennes 1, 191pp.

Solórzano Kraemer M.M., 2007. Systematic, palaeoecology, and palaeobiogeography of the insect fauna from Mexican amber. Palaeontographica Abteilung A Band, 282(1-6), 1-133. doi : 10.1127/pala/282/2007/1.

Stebner F., Szadziewski R., Singh H., Gunkel S., Rust J., 2017. Biting midges (Diptera: Ceratopogonidae) from Cambay amber indicate that the Eocene fauna of the Indian subcontinent was not isolated. *PLoS One*, 12(1), e0169144.

Szadziewski R., 2008. Age and recent distribution of extant genera of Ceratopogonidae (Diptera) present in the fossil record. Alavesia, 2, 87-99.

Szadziewski R., 2017. Biting midges (Diptera: Ceratopogonidae) as indicators of biostratigraphy, ecological reconstructions and identification of amber deposits. Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh, 1-12. doi : 10.1017/S1755691017000378.

Szadziewski R. & Poinar G.O.J., 2005. Additional biting midge (Diptera: Ceratopogonidae) from Burmese amber. *Polish Journal of Entomology*, 74, 349-362.

Szadziewski R., Giłka W., Urbanek A., 2015. A blood sucking biting midge from Upper Cretaceous Burmese amber with a key to the determination of fossil species in the relictual genus Leptoconops Skuse (Diptera: Ceratopogonidae). *Cretaceous Research*, 54, 255-259.

Wirth W.W., Atchley W.R., 1973. A review of the North American Leptoconops (Diptera: Ceratopogonidae). Graduate Studies, Texas Technical University 5.

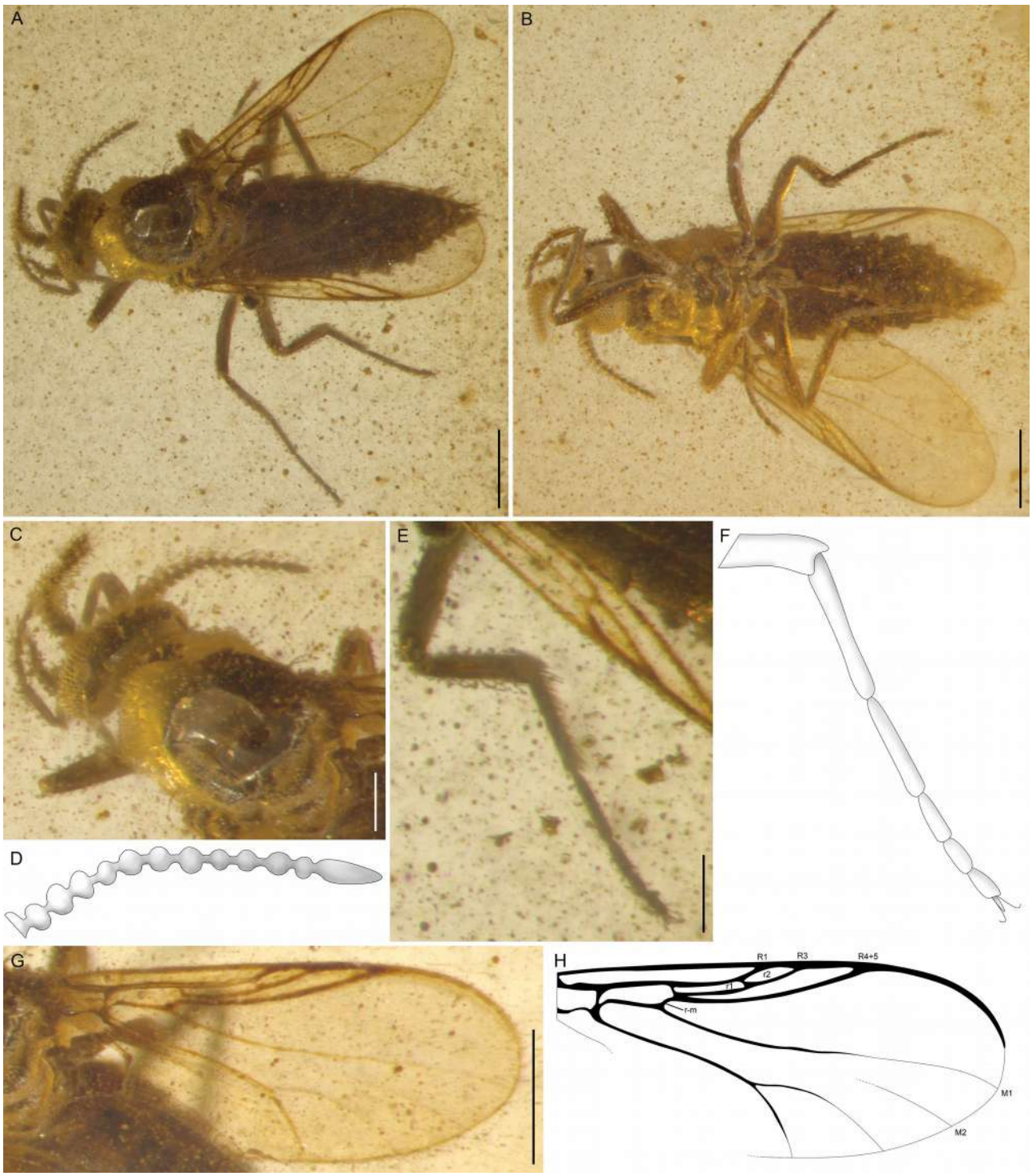


Figure X1: *Lebanoculicoides* sp. nov. from Aptian Congo amber, holotype IGR.CO/017 (photo. V. Bouju). **A.** Dorsal view, **B.** Ventral view, **C.** Head and scutum in dorsal view, **D.** Outline of antenna, **E.** Left hide leg, **F.** Outline of tarsal segments, **G.** Right wing, **H.** Drawing with indication of venation. Scale bars **A, B, G** = 0.25 mm; **C, E** = 0.10 mm.

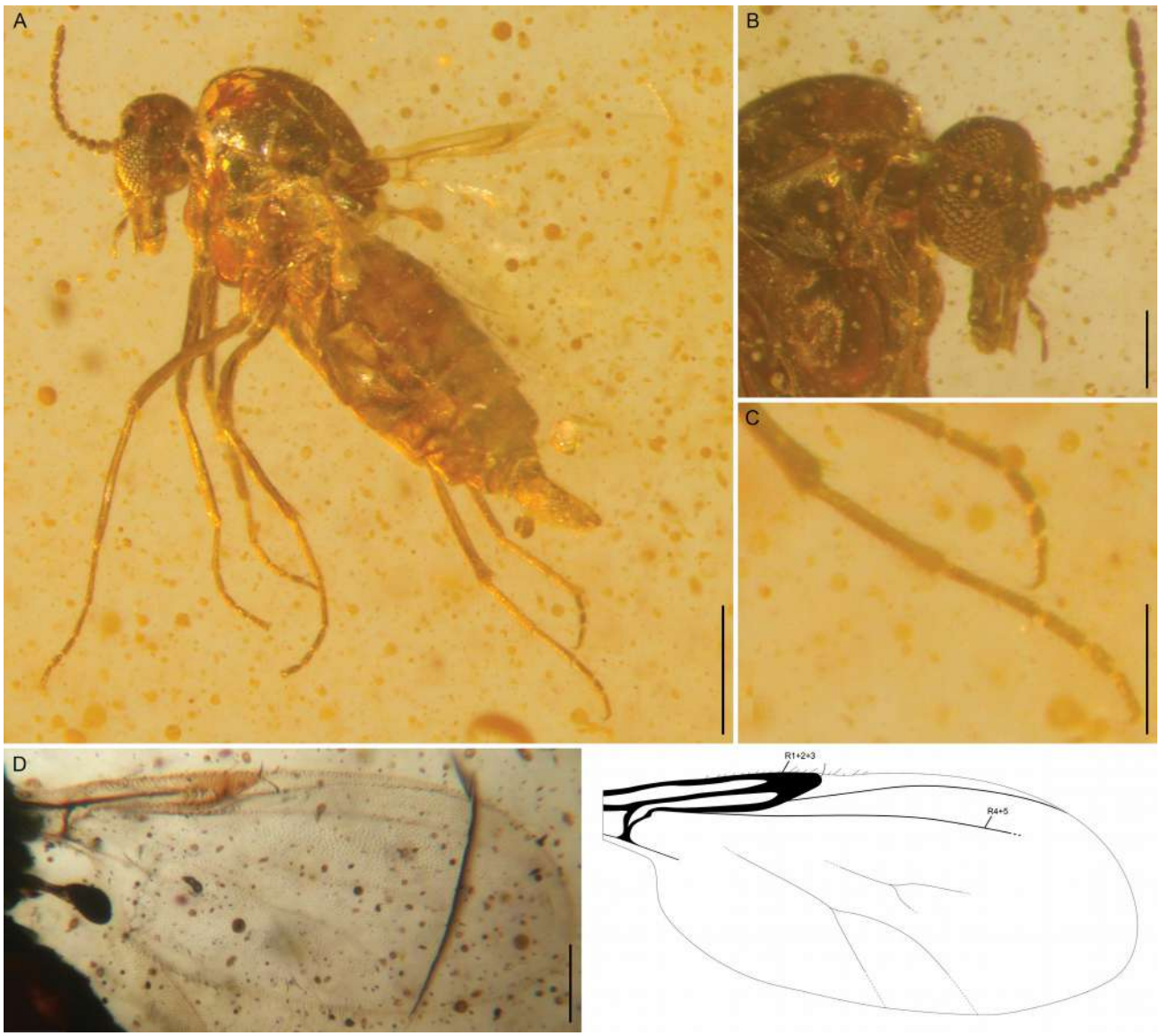


Figure X2: *Leptoconops* sp. nov. from Aptian Congo amber, specimen IGR.CO/020b (photo. V. Bouju). **A.** Lateral view, **B.** Head in lateral view, **C.** Hide leg tarsal segments, **F.** Outline of tarsal segments, **D.** Left wing, **E.** Drawing with indication of venation. Scale bars **A** = 0.25 mm; **B-D** = 0.10 mm.

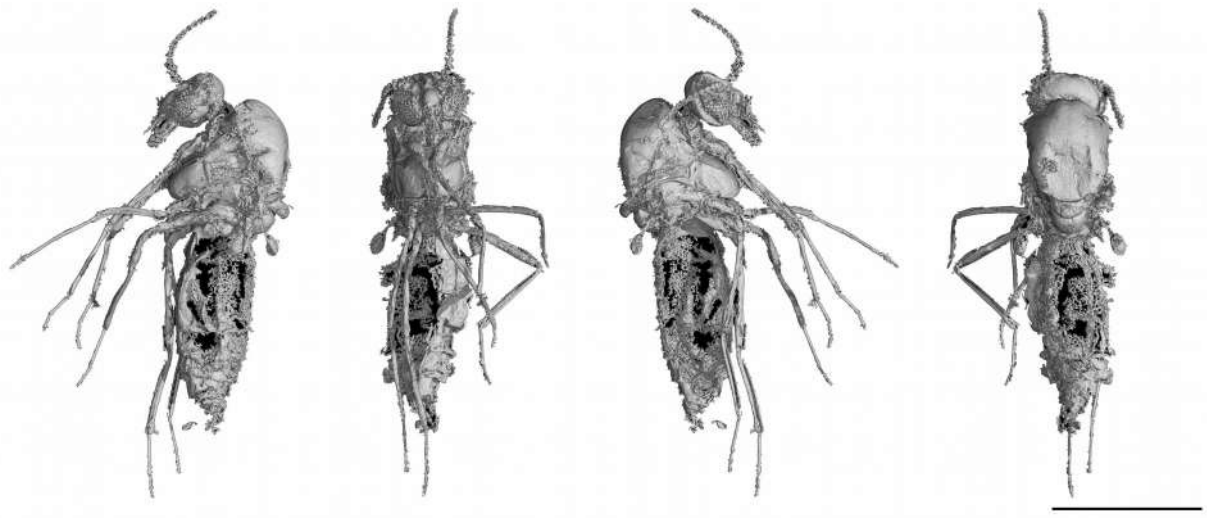


Figure X3: Tomographic view of *Leptoconops* indet. from Aptian Congo amber, specimen IGR.CO/020b (photo. C. Soriano). Scale bar = 0.5 mm.



Figure X4: Two Chironomidae indet. from Aptian Congo amber, specimens IGR.CO/011 (photo. V. Perrichot). Scale bar = 1mm.

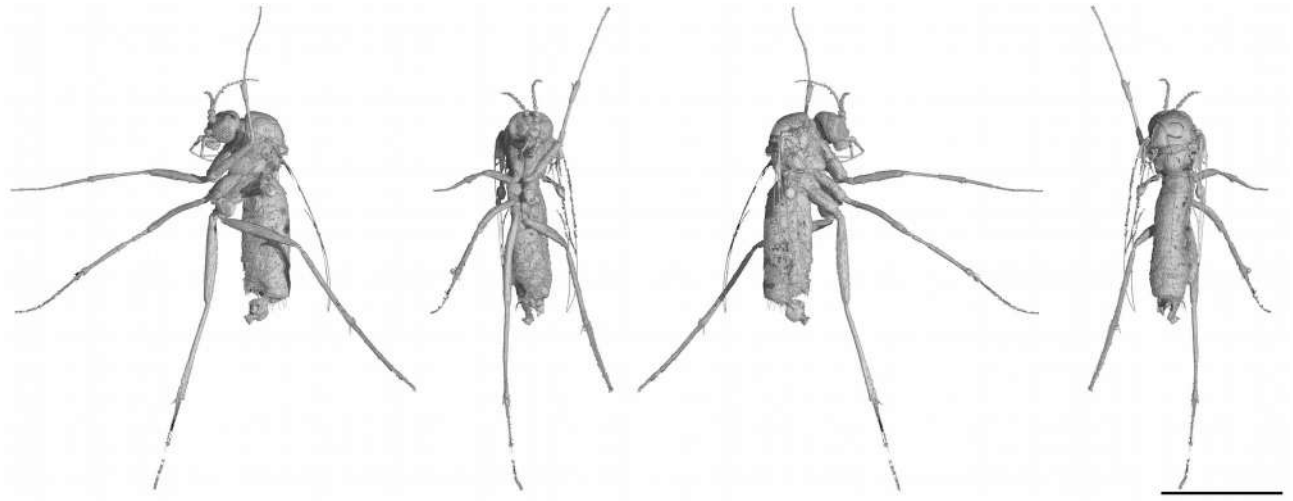


Figure X5: Tomographic view of a Mycetophilidae indet. from Aptian Congo amber, specimen IGR.CO/011 (photo. C. Soriano). Scale bar = 1.5 mm.

Ordre Hymenoptera Linnaeus, 1758

Après Coleoptera, Hymenoptera est aujourd'hui l'ordre le plus diversifié des hexapodes. Il s'agit également de l'ordre le plus abondant dans la plupart des gisements d'ambre après Diptera (Perrichot, 2003 ; Solórzano Kraemer, 2007). Dans l'assemblage du Congo, treize individus ont été identifiés, représentant près de 30 % des bioinclusions. L'un des individus (IGR.CO/018) présente un état de préservation ne permettant pas d'en préciser la détermination.

Super-Famille Evanioidea Latreille, 1802

Famille Evaniidae Latreille, 1802

Figures Annexe 2 article Bouju et al., *en cours*–2

Spécimen observé. IGR.CO/015

Les Evanioidea sont bien connus du registre fossile dès le Jurassique (Peñalver et al., 2010 ; Engel, 2017 ; Turrisi & Ellenberger, 2019 ; Jouault et al., 2020a, 2021). La famille Evaniidae, elle, n'est que relativement peu représentée avant le Crétacé (e.g. Perrichot, 2003 ; Basibuyuk et al., 2000 ; Peñalver et al., 2010 ; Engel, 2017). Le spécimen de l'ambre du Congo appartient plus précisément à une nouvelle espèce du genre *Cretevania* déjà connu dans les ambres gondwaniens du Liban, de Jordanie et du Myanmar. La description et analyse de la nouvelle espèce sont détaillées dans l'article Bouju et al. *en cours*–2 (cf. résumé et extrait en Annexe 2).

Super-Famille Platygastroidea Haliday 1833

Famille Scelionidae Linnaeus, 1758

Sous-Famille Scelioninae Haliday, 1839

Figure 13

Spécimens observés. IGR.CO/005a, IGR.CO/005b, IGR.CO/008, IGR.CO/009a, IGR.CO/012a, IGR.CO/012b, IGR.CO/015, IGR.CO/016, IGR.CO/017, IGR.CO/018 (deux spécimens), IGR.CO/030

Les représentants Scelionidae sont nombreux dans les ambres crétacés, la famille y dominants souvent l'assemblage d'hyménoptères voire l'ensemble des inclusions d'arthropodes (e.g. Perrichot et al., 2014 ; Ortega-Blanco et al., 2014 ; Engel et al., 2017). Une telle dominance,

n'est pas retrouvée dans les ambres cénozoïques et semble de ce fait être plus caractéristique du Mésozoïque (Perrichot et al., 2014 ; Engel et al., 2017). Dans le cas de l'ambre du Congo la famille Scelionidae et sous-famille Scelioninae correspondent de fait à la quasi totalité des spécimens d'hyménoptères identifiés.

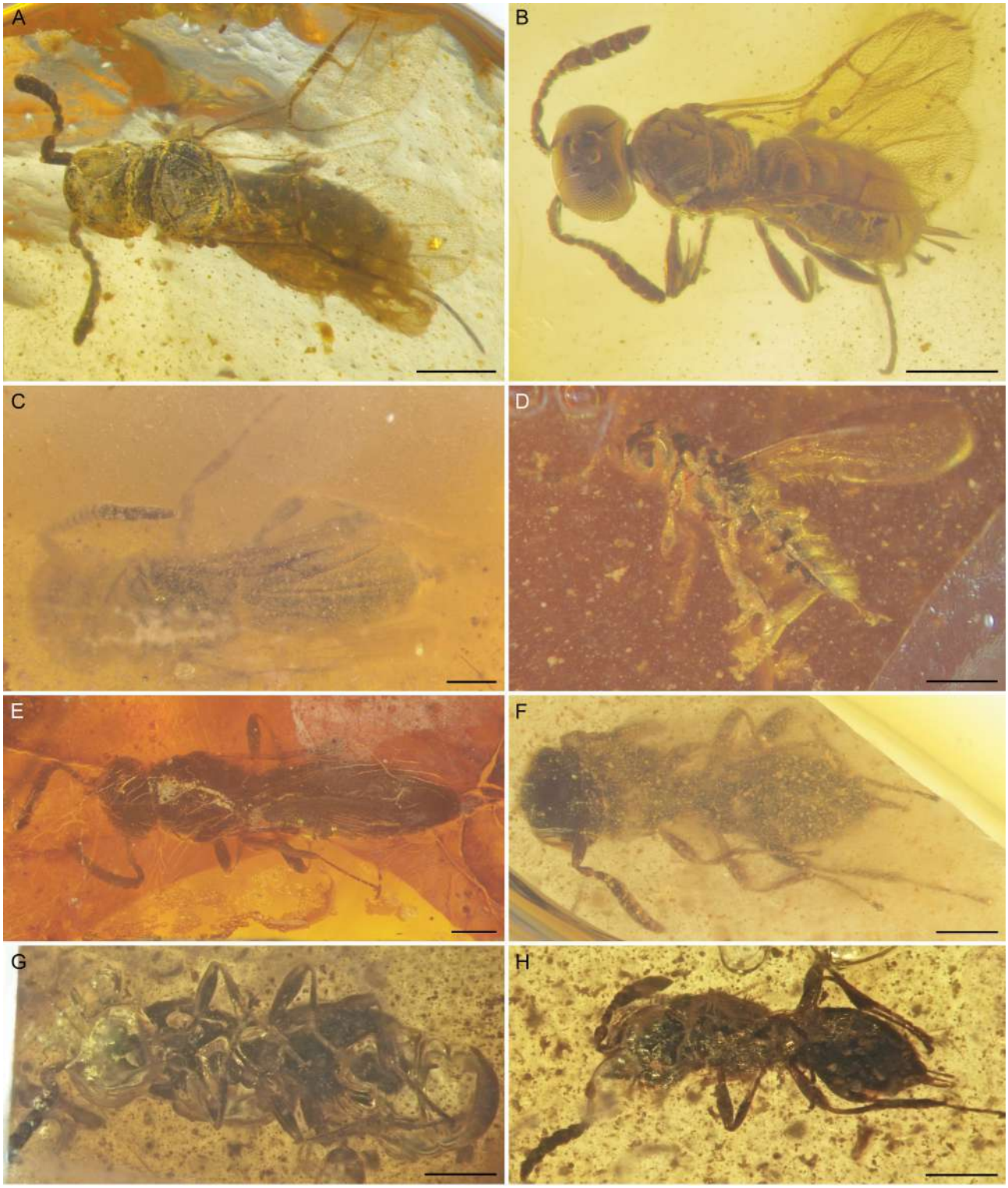


Figure 13 : Aperçu des spécimens Scelioninae (Hymenoptera, Platygastroidea, Scelionidae) de l'ambre du Congo : **A.** IGR.CO/009a, **B.** IGR.CO/017, **C.** IGR.CO/005b, **D.** IGR.CO/018, **E.** IGR.CO/015, **F.** IGR.CO/012a, **G.** IGR.CO/005a, **H.** 012b. (Echelles : A-H=0.25mm)

V. Paléoenvironnement

A. Le milieu de dépôt

La reconstitution du paléoenvironnement nécessite l'interprétation de l'ensemble des indices disponibles, en l'occurrence ambre, bois fossile, palynomorphes, ostracodes. Cependant, ces différents éléments peuvent provenir d'environnements différents et avoir été regroupés en un même milieu de dépôt (cf. dépôts autochtones vs allochtones : Chap.I, I.B.1.). En ce cas, la reconstitution environnementale sera biaisée par la corrélation d'éléments d'origine distinctes. Afin de vérifier la fiabilité d'une corrélation des indices, il est donc nécessaire de définir si les éléments peuvent ou non être considérés comme provenant d'un même environnement (milieu de dépôt autochtone).

Les conditions de transport des éléments de la couche à ambre du Congo peut être reflétée par différentes observations. La première concerne la gamme de taille des éléments de l'assemblage. Un objet de grande taille, plus dense et donc plus lourd qu'un objet de petite taille, est plus difficile à mettre en suspension. Dans le cas d'un transport de fort hydrodynamisme, les petits éléments, légers, sont maintenus en suspension plus longtemps que les éléments plus gros et sont de ce fait déposés plus loin. Un gradient de taille s'observe alors dans le dépôt, regroupant entre eux les éléments de densité comparable. Dans le faciès contenant l'ambre du Congo, on constate au contraire le dépôt de pièces de résine de tailles variées, centimétriques à décimétriques, indiquant un transport de faible hydrodynamisme (courant de faible énergie), donc probablement court. De plus, le faciès sédimentaire du niveau à ambre décrit les conditions ayant accompagné son dépôt. En l'occurrence, le niveau argileux présente un litage fin avec une lamination parallèle à ondulée confirmant un dépôt calme.

La forme des éléments peut également refléter la durée de leur transport. Le déplacement par l'eau altère la forme initiale des éléments transportés. Plus le transport est long, plus les éléments mobilisés sont roulés (usure). Un ambre en galet traduit ainsi un transport long, tandis qu'un ambre conservant des formes angulaires va indiquer un transport court et un courant faible. Parmi les pièces d'ambre du Congo plusieurs ont conservé leur forme en stalactite. De même, le bois fossile ne montre pas de traces de roulement et les grains de pollen sont trouvés encore en tétrades (*Classopolis*). Si certaines pièces d'ambre présentent une forme lenticulaire, celle ci décrit un type de coulée de résine et non un effet du transport car si l'altération hydraulique était en cause les pièces présenteraient préférentiellement une forme ovoïde et non cylindrique. Ces observations appuyent donc l'hypothèse d'un transport court et de faible hydrodynamisme. L'ambre et les différents éléments déposés en association semblent ainsi

n'avoir été déplacés que brièvement, suggérant un milieu de dépôt sub ou para-allochtone, et une corrélation des différents indices révélés peut donc être raisonnablement considérée viable, car représentative d'un unique environnement.

B. L'origine de l'ambre du Congo

Les résultats de l'analyse chimique de l'ambre du Congo ont été détaillés par Nohra (2015) et Nohra et al. (2015), l'interprétation du chromatogramme (THM-CPGSM) présenté en figure 14 m'a été détaillée par L. Jeanneau. La configuration du signal de l'ambre du Congo indique une résine de classe Ib caractéristique de conifères (Fig.14). Certaines molécules dont la présence est signalée par le chromatogrammes sont retrouvées pour les résines actuelles d'Araucariaceae, cependant elles sont habituellement accompagnées d'éléments semblant ici absents (Fig.14). La configuration du signal ressemble fortement à celle observée pour l'ambre aptien d'Espagne ayant été associé à un producteur Cheirolepidiaceae (Fig.14). En l'absence de représentants actuels témoins cette origine Cheirolepidiaceae ne peut cependant être confirmée.

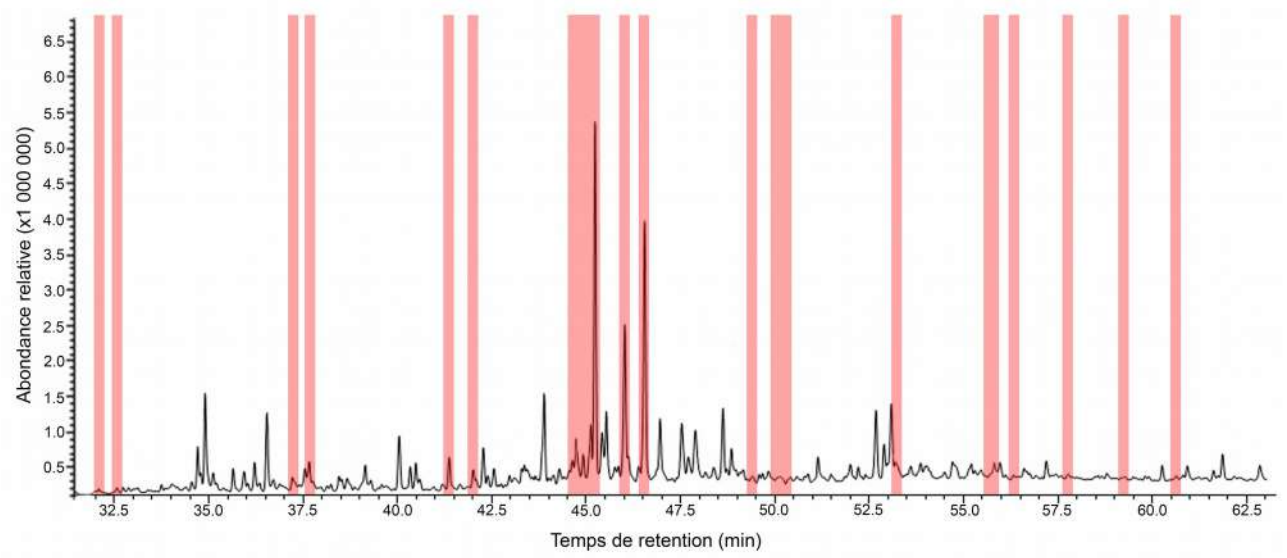


Figure 14 : Chromatogramme (THM-CPGSM) de l'ambre du Congo (*transmis par L. Jeanneau*) ; les bandes rouges indiquent les signaux de molécules indicatrices de la nature de la résine.

L'hypothèse d'une origine multiple Cheirolepidiaceae et Araucariaceae semble peu vraisemblable compte-tenu de l'homogénéité des teintes et dureté des pièces d'ambre du Congo. Si les analyses chimiques ne peuvent à elles seules discriminer avec assurance les essences potentielles de la résine, d'autres pistes peuvent été explorées.

L'étude du bois fossile et celle des palynomorphes associés au niveau à ambre ont permis de vérifier la présence des deux familles avec l'identification des genres *Agathoxylon* (Araucariaceae ou Cheirolepidiaceae[1]) et *Brachyoxylon* (Cheirolepidiaceae) pour les bois, et avec la prédominance de *Classopollis* (Cheirolepidiaceae) suivi *d'Araucariacites* (Araucariaceae) dans l'assemblage palynologique (Esnault, 2015). Là encore, il est impossible de trancher en faveur d'une origine ou d'une autre. Si le différentiel d'abondance des spores *Classopollis* et *Araucariacites* peut à première vue apparaître comme un argument en faveur de Cheirolepidiaceae, il faut cependant noter que celui-ci n'est pas nécessairement représentatif de la réelle occupation du milieu. En effet, dans un milieu donné la quantité de spores retrouvées ne reflète pas de façon proportionnelle la quantité d'arbres présents. Le nombre de spores produits peut varier d'un spécimen ou d'une essence à une autre, biaisant ainsi toute comparaison quantitative.

Un débat similaire concernant une origine Araucariaceae ou Cheirolepidiaceae existe également pour la résine crétacée du Brésil, homologue de l'ambre du Congo. Du moins des arguments sont avancés pour soutenir les deux hypothèses (cf. Pereira et al., 2009, 2011a, 2011b, Seyfullah et al., 2020), a ceci près qu'en 2020, Pereira et al. remarquent pour une résine du bassin Araripe l'absence de certains composés (callitrisates, kauranes, phyllocladanes). Suivant cette observation ils excluent la possibilité d'une signature Araucariaceae et suggérent l'origine Cheirolepidiaceae des ambres du bassin brésilien.

Les ambres du Brésil et du Congo, tous deux datés du Crétacé inférieur, ont été produits antérieurement à l'ouverture de l'actuel océan Atlantique, soit du temps où les deux forêts entouraient encore un seul et même bassin intracratonique (Dejax, 1987 ; Martill et al., 2005 ; Delhaye-Prat et al., 2016). De ce fait, les environnements enregistrés peuvent être considérés similaires (Dejax, 1987 ; Delhaye-Prat et al., 2016). Les connaissances tirées de l'étude de l'un pourraient ainsi être extrapolées, bien qu'avec précaution, à l'étude de l'autre. Par rapprochement géographique et temporel, il est donc possible d'envisager que les caractéristiques de composition observées par Pereira et al. (absence de certaines molécules indicatrices d'une résine Araucariaceae) puissent être interprétés de la même façon pour la résine congolaise. Cheirolepidiaceae est ainsi envisagé comme producteur de la résine du Congo bien qu'une origine Araucariaceae ne puisse être exclue.

1 Cheirolepidiaceae étant exclusivement fossile, les comparaisons avec des spécimens actuels sont impossibles et empêchent d'associer avec assurance certains genres à cette famille.

C. Les conditions climatiques

L'impossibilité, dans la plupart des cas, de préciser les déterminations des inclusions de l'ambre du Congo résulte en une biodiversité n'étant définie, presque exclusivement, qu'en lignées communes dans l'ambre. L'entomofaune décrite n'apparaît donc pas caractéristique d'un milieu ou climat en particulier. Ceci étant dit, la plupart des taxons, bien que cosmopolites, présentent aujourd'hui un centre de richesse et diversité au niveau des zones intertropicales, sous climat tempéré chaud à subtropical (e.g. Oribatida dont Gustavioidea (Acari), Prostigmata (Acari), Chironomidae (Diptera) et Evaniidae (Hymenoptera)). Une occurrence au Congo au Crétacé d'une forêt chaude et humide concorderait par ailleurs avec la préservation d'ambre puisque de telles conditions sont connues pour être favorables à la sécrétion de résine en quantité (c.f. Chap.I, I.A.).

Les données apportées par les inclusions dans l'ambre demeurant peu précises, il est nécessaire de se tourner vers les autres indices disponibles afin d'établir de plus amples conclusions paléoclimatiques et environnementales. La composition de la flore, connue au travers des études de la résine, des bois fossiles et des palynomorphes, permet elle aussi de décrire ces conditions. La présence de coniférales et Ephedrales (familles Cheirolepidiacées, Araucariacées et d'Ephedraceae) dans le milieu indique ainsi des conditions arides à semi-arides (xérique) (Salard-Cheboldaeff & Dejax, 1991 ; Bouju & Perrichot, 2020). La présence marquée du genre *Classopolis* (Cheirolepidiaceae) dans les couches sédimentaires de l'Aptien traduit plus précisément un climat général chaud et sec (Dejax, 1987 ; Salard-Cheboldaeff & Dejax, 1991). Pourtant, l'identification de Pteridophyta et Cycadophyta au sein de l'assemblage palynologique dénote à l'inverse des conditions humides (Dejax, 1987 ; Salard-Cheboldaeff & Dejax, 1991). Si ces données semblent à première vue contradictoires, elles ne sont pourtant pas pour autant incohérentes. L'association de conditions arides et humides peut en effet être interprétée ici comme indicatrice d'une saisonnalité, avec une alternance de périodes sèches et de précipitations, dans un climat global chaud.

D. La proximité d'un milieu d'eau douce

Parmi les arthropodes identifiés dans l'ambre du Congo, plusieurs sont observés sur les berges de rivières ou lacs, et présentent un stade larvaire aquatique à sub-aquatique (e.g. Ceratopogonidae et Sciaroidea (Diptera)). L'occurrence dans l'ambre de ces taxons indique donc la présence d'un milieu d'eau douce à proximité des arbres producteurs de résine.

Au sein de l'assemblage palynologique, la présence de ptéridophytes et cycadophytes corroborent cette interprétation et décrit plus particulièrement une occupation de sols de zones inondables ou à proximité de points d'eau (Dejax, 1987 ; Salard-Cheboldaeff & Dejax, 1991).

Le mode de transport et le type de dépôt des fossiles, détaillés plus tôt (cf. V.A.), indiquent l'influence d'un système aquatique calme, proche de la zone de production (mise en suspension). De plus, certaines pièces rouges sombres et sans inclusions, ou encore recouvertes d'une couche d'altération terreuse pâle, semblent traduire une oxydation ou action bactérienne. Celles-ci peuvent subvenir lors d'un recouvrement protecteur tardif, dû à un apport sédimentaire lent. Ces observations s'accordent là encore pour attester d'un cours d'eau relativement calme. Le véritable recouvrement du dépôt a dû avoir lieu suite à un évènement de type crue, durant lequel une forte quantité de sédiment est déposée rapidement (apport sédimentaire brutal), protégeant la résine et les fossiles associés des agents extérieurs de dégradations. L'occurrence de tels épisodes est démontrée stratigraphiquement par l'observation de variations de force du courant (dépôts gravitaires, cf. II.B.2.). L'ensemble des informations environnementales décrites semble ainsi dépeindre un milieu d'eau douce de type lacustre.

Dans les couches sédimentaires, les ostracodes *Darwinula* et *Paracypria* caractéristiques de ce milieu d'eau douce sont accompagnés des genres *Kroemmelbeincypris* et *Pattersoncypris* dénotant une eau saline à hyposaline (e.g. Arai, 2009, Poropat & Colin, 2012 ; Kebi-Tsoumou, 2018). Cet assemblage indique une influence marine dans l'environnement lacustre de système continental. Celle-ci découle de la progression du rift et du début de l'ouverture de ce qui viendra former l'actuel océan Atlantique.

E. Un ambre de litière

Des inclusions de filaments et fibres sont observés dans de nombreux morceaux d'ambre du Congo. Ces éléments forment des réseaux plus ou moins étendus, couvrant parfois l'entièreté de la pièce de résine. Des fragments de pièces contenant de telles inclusions ont été analysés au microscope électronique à balayage (MEB) à l'Université de Göttingen (Allemagne) par A.R. Schmidt (Fig.15). Suivant l'interprétation des structures imagées, les éléments les plus fins semblent correspondre à des réseaux bactériens (Fig.15A) ou d'hyphes mycéliens (Fig.15B) et les fibres plus épaisses à des fragments de réseaux racinaires (Fig.15C&D). Ces éléments sont trouvés principalement au niveau du sol et peuvent être considérés comme des débris composant la litière de forêt.

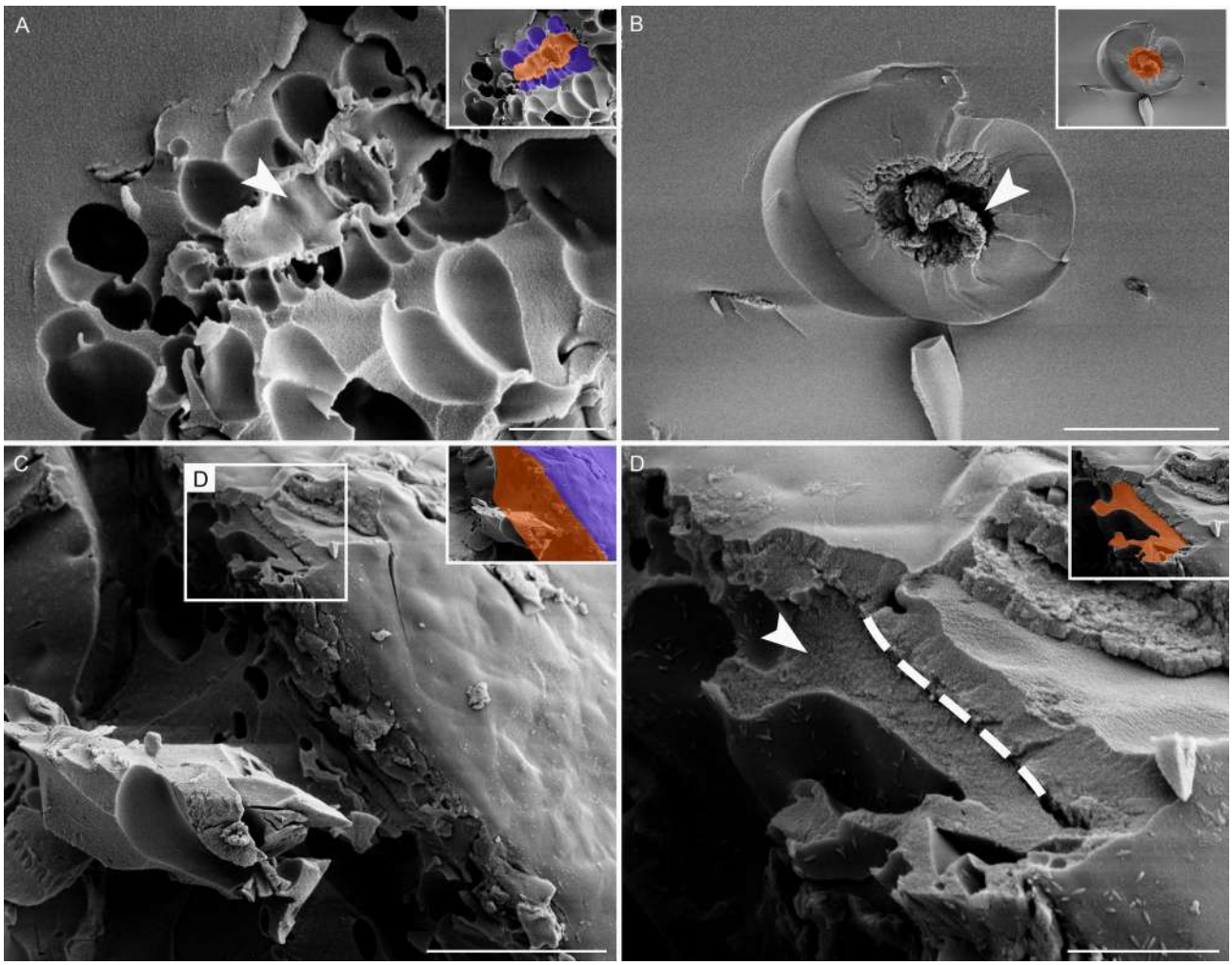


Figure 15 : Exemple d'éléments observés dans une pièce d'ambre du Congo au microscope électronique à balayage avec encarts interprétatifs (*photo. A.R. Schmidt*) : **A.** Reste de filament bactérien (en rouge dans l'encart), entouré de bulles (en bleu dans l'encart) provenant possiblement d'un dégagements de CO_2 par les bactéries, **B.** Hyphe mycélien en section (en rouge dans l'encart), **C.** Reste de racine (en rouge dans l'encart), en contact avec la surface de l'ambre (en bleu dans l'encart), **D.** Grossissement montrant la couche cellulaire racinaire externe (en rouge dans l'encart). (Echelles : A&D=0.02mm ; B-C=0.10mm) :

Ces débris, représentent parfois plus de 80 % de la densité de pièces d'ambre du Congo. Une telle proportion pourrait s'expliquer par une coulée de résine au sol ou bien encore une sécrétion directement au niveau des racines de l'arbre. Un tel scénario taphonomique est d'ailleurs corroboré par la forme en galette de plusieurs pièces : la résine en coulée ou stalactite est produite en hauteur et soumise à la gravité, à l'inverse, une sécrétion au sol peut conserver une forme statique lenticulaire. De plus, des inclusions sédimentaires semblent également être présentes, appuyant l'hypothèse d'une production directement au niveau du sol.

Ceci étant, si une sécrétion a effectivement eu lieu au niveau des racines, la résine va entrer en contact direct avec la litière (ambre avec débris) tandis qu'une partie peut demeurer au dessus du sol, sur la racine ou sur une précédente coulée. Celle-ci ne recouvre donc pas (ou moins) d'éléments du sol tout en demeurant un piège pour les organismes de litière se déplaçant

à proximité. De fait, près d'un tiers des inclusions d'arthropodes identifiées dans l'ambre du Congo sont des taxons bien représentés au sein des faune d'arthropodes de litières (Acari, Opiliones, Diptera Ceratopogonidae).

En 2003, Perrichot introduit pour la première fois le terme d'ambre de litière pour décrire l'ambre crétacé français des Charentes. Il y associe des observations similaires à celles présentée ici dans l'ambre du Congo : la présence de plusieurs pièces présentant un aspect lenticulaire, des inclusions de sol telles que des fibres végétales et un assemblage d'arthropodes comprenant des organismes de litière (Perrichot, 2003). Du fait de ces similitudes entre les deux ambres, certains morceaux d'ambre du Congo peuvent également être considérés comme ambre de litière.

VI. Conclusion

L'ambre du Congo est l'un des rares ambres fossilifères datés du Crétacé inférieur (Aptien), et le seul ambre crétacé fossilifère africain connu aujourd'hui. Il rejoint les ambres fossilifères crétacés gondwaniens, comptant déjà principalement ceux du Liban, de Jordanie et du Myanmar.

Limitée à un échantillon encore relativement réduit à cinquante inclusions, l'entomofaune de l'ambre du Congo montre déjà l'abondance de l'ordre des diptères avec des genres communs aux autres ambres gondwaniens, surtout celui du Liban. A l'image de la plupart des entomofaunes de l'ambre, les hyménoptères sont également les seconds plus représentés, avec une quasi totalité d'individus Platygastroidea, et surtout Scelionidae, mais également un Evaniidae, correspondant probablement à des espèces locales de lignées largement distribuées au Crétacé dans le monde.

La forte présence de composants d'habitats de litières (e.g. acariens, opilions, coleoptera) semble préciser un piégeage essentiellement au niveau du sol. Ce scénario taphonomique est corroboré par la forme lenticulaire d'un grand nombre de pièces et par la densité de débris de sols (réseau mycélien, racinaire) et décrit une chute au sol de coulées de résines, ayant pu favorisé le piégeage de certains taxons de litière, mais provoquant également un rempart pouvant occulter le contenu fossilifère de nombreux éléments.

Le bassin du Congo est le témoin de grands changements environnementaux de la fin du Mésozoïque. Avec la dislocation du Gondwana, le milieu continental aride, devient marge passive côtière, séparée de l'Amérique du Sud par l'océan Atlantique Sud. Les niveaux à ambres et végétaux fossilisés semblent affleurer d'une couche argileuse d'apport encore continental fluviatile mais présentant déjà le début d'une influence marine. Ce milieu (Formation Chéla), est estimé aptien et marque le début du rift. L'écosystème préservé dans l'ambre est ainsi l'enregistrement d'un stade environnemental et climatique intermédiaire. L'ouverture de l'océan Atlantique au Crétacé induit la formation de vallées à système lacustre, favorisant le développement de forêts en bordure de lacs comme celle à l'origine de l'ambre. Ces zones d'humidité, au sein d'un milieu au climat global chaud et encore aride continental (démontré par la présence de Cheirolepidiceae et Ephedraceae), constituent des niches écologiques, ou habitats privilégiés. C'est au sein de cet environnement que se développe l'entomofaune décrite dans l'ambre du Congo.

CHAPITRE III

L'AMBRE MIOCENE D'ETHIOPIE

I. Introduction

L'ambre d'Ethiopie est exploité probablement depuis plusieurs siècles mais n'a été révélé à la communauté scientifique que très récemment. Autrefois, la résine fossile fut récoltée et brûlée par les villageois, avant d'être utilisée dans la fabrication de bijoux et d'ornements. Cette dernière propriété lui confère un intérêt commercial dont tirent profit les vendeurs gemmologues. Bien que le marché principal soit celui de la joaillerie, l'existence d'inclusions fossiles dans l'ambre éthiopien est mentionnée en 2008 à A.R. Schmidt. Un premier échantillon est alors étudié, confirmant l'intérêt paléontologique du matériel (Schmidt et al., 2010). L'ambre est richement fossilifère, la plupart des pièces examinées renfermant d'une à une dizaine d'inclusions, végétales ou d'arthropodes. La couleur translucide de la résine, et le détail de fossilisation des spécimens, en font un ambre aux propriétés de préservation particulièrement exceptionnelles, comparables à l'ambre de République Dominicaine (McCoy et al., 2017).

La première analyse de la résine en 2010 avait conduit à une estimation d'un âge crétacé, préalablement suggéré par quelques données de terrain incertaines. Un ré-examen des assemblages palynologiques, provenant du sédiment associé aux pièces d'ambre, a depuis permis de corriger cette première estimation par un âge miocène, plus concordant avec les occurrences dans la flore et faune fossiles de certains taxons n'apparaissant qu'au Cénozoïque (e.g. Coty et al., 2016 ; Perrichot et al., 2016, 2018 ; Bouju et al., 2021). En 2019, la première étude de terrain de l'un des affleurements a confirmé le dépôt de la couche à ambre au sein de niveaux cénozoïques, (pré-oligocènes à miocènes), et non crétacés.

Les paléoécosytèmes cénozoïques sont particulièrement intéressants dans l'étude de l'évolution des taxons puisqu'il s'agit d'une période d'apparition et de radiation de lignées actuelles majeures. Comme constaté pour l'ensemble des ambres crétacés à cénozoïques, les gisements gondwaniens sont particulièrement rares dans le monde. Seuls deux autres ambres gondwaniens miocènes peuvent être considérés véritablement fossilifères aujourd'hui : celui du Pérou et celui de Nouvelle-Zélande (e.g. Antoine et al., 2006 ; Schmidt et al., 2018 ; Stilwell et al., 2020). Par ailleurs, en raison d'un manque d'accessibilité ou de moyens, les signalements biogéographiques et écologiques en région afrotropicale sont limités pour de nombreux arthropodes et végétaux. L'ambre éthiopien est ainsi le premier ambre cénozoïque fossilifère d'Afrique, et les occurrences fossiles dans l'ambre d'Ethiopie constituent un apport notoire de données taxinomiques et biogéographiques.

II. Contexte géologique

A. Les localités

Quatre gisements d'ambre d'Ethiopie sont actuellement connus, tous dans la zone du Shewa du Nord des régions de l'Amhara et de l'Oromia (NSZ dans la suite du texte) (Fig.16). Les affluents de la rivière principale du Nil Bleu : les rivières Jama, Wenchit et leurs affluents, y entaillent les couches de couvertures, laissant affleurer sur les flancs et au fond des gorges des dépôts mésozoïques à cénozoïques.

Le premier affleurement d'ambre d'Ethiopie a être mentionné est celui dont provient le matériel décrit en 2010 par Schmidt et al. Cette première localité se situe au niveau de la rivière Wenchit, à proximité du village d'Alem Ketema, au nord nord-est d'Addis Abeba (Fig.16 localité 1).

En 2016, Coty et al. font état d'un second gisement, situé quelques kilomètres en amont le long de la même rivière. La localisation précise n'est hélas pas connue, son occurrence étant seulement rapportée par des villageois. L'affleurement semble être situé à proximité du village Jema (Fig.16 localité 2). Les auteurs mentionnent également la présence d'anciennes mines dans une zone plus à l'ouest, aux alentours de la ville de Mehal Medha, sans pouvoir apporter plus de précisions.

Quelques années plus tard, au moins un gisement est en effet rapporté à V. Perrichot pour cette zone au nord est d'Addis Abeba. En 2019, au cours d'une mission de terrain, V. Perrichot et moi-même avons pu visiter cet affleurement, au fond des gorges d'un affluent saisonnièrement asséché de la rivière Jama. Cette localité, nommée Woll, se situe à quelques kilomètres à l'est du village de Zemero (Fig.16 localité 3). Il semblerait qu'il ne s'agisse pas de l'unique affleurement exploité dans cette zone mais aucune information complémentaire n'a pu être obtenue.

Durant cette même mission, une quatrième localité nous a été signalée. Il s'agirait d'une mine, aujourd'hui encore exploitée, à proximité de la ville de Fiche, se situant cette fois-ci au sud-ouest des précédents affleurements, dans la région de l'Oromia (Fig.16 localité 4). La position précise du gisement n'a pas été communiquée. Néanmoins, un affluent sud de la rivière Jama borde la ville, ce qui laisse envisager que le niveau à ambre puisse être mis au jour de la même manière que les autres : le long des gorges creusées par la rivière même ou par l'un de ses affluents.

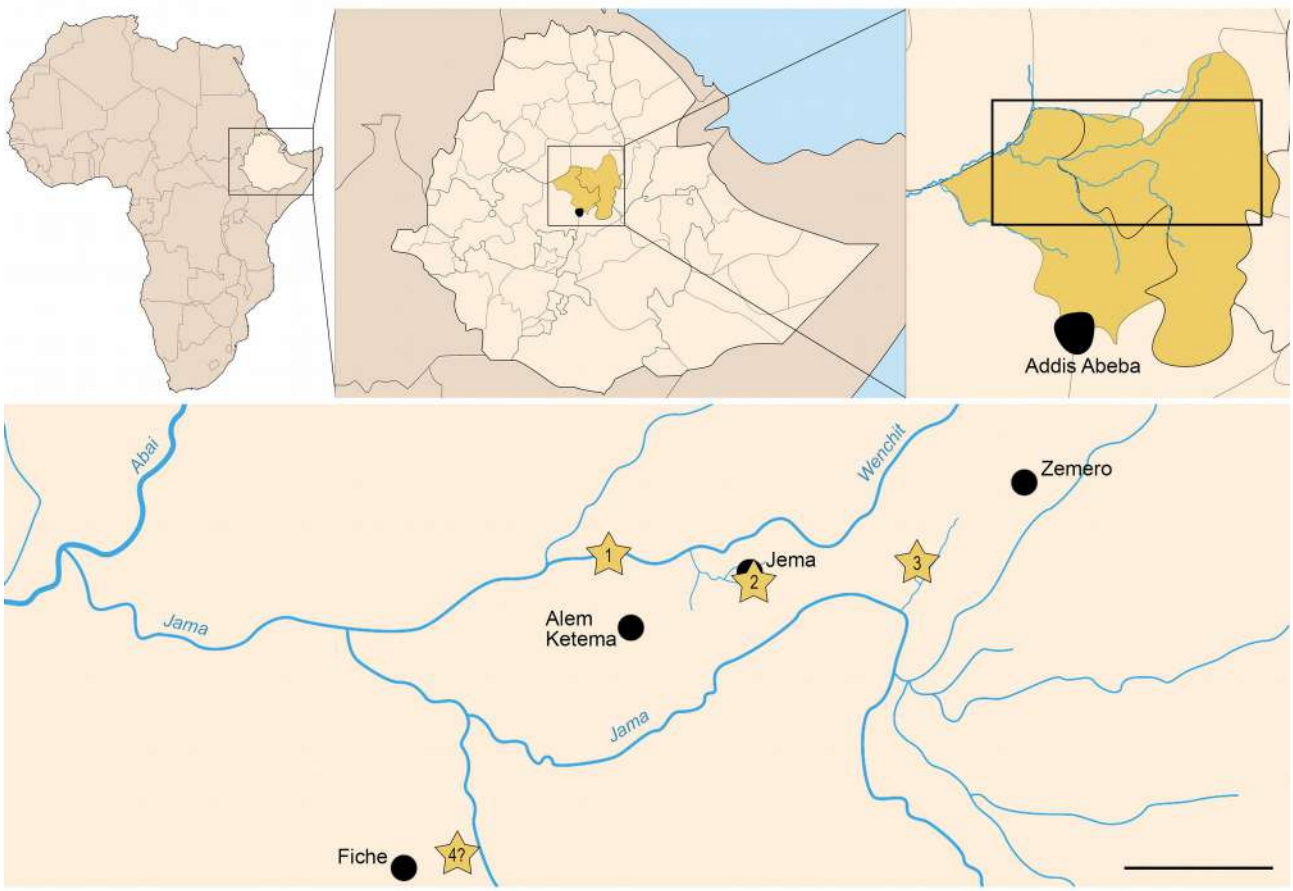


Figure 16: Carte situant les affleurements d'ambre d'Ethiopie dans la NSZ (Bouju et al., 2021). Région de l'Amhara : (1) localité proche d'Alem Ketema, (2) localité proche de Jema, (3) localité Woll, proche de Zemero ; région Oromia : (4) localité proche de Fiche (placement subjectif le long d'un affluent secondaire de la Jama). (Echelle = 20km).

B. La géologie des affleurements

1. Géologie de la zone à affleurements

La zone où affleurent les gisements d'ambre de la NSZ recoupe quatre aires dont les cartes et descriptions géologiques ont été réalisées par différents auteurs, à différentes époques, et avec différents niveaux de résolution dans la distinction des formations géologiques : l'aire de Debre Markos au nord-ouest (carte NC37-6 : Abiy et al., 2009), celle de Were-Ilu au nord-est (carte NC37-7 : Tigil et al., 2009a), l'aire d'Addis Abeba au sud-ouest (carte NC37-10 : Ilfios et al., 2011), et l'aire de Debre Birhan pour la partie sud-est (carte :NC37-11 : Abrham et al., 2009).

A cause de ces variations, les formations décrites dans les études stratigraphiques et sédimentaires sont parfois définies différemment d'une aire à une autre. Certains dépôts distingués pour une aire sont ainsi regroupés sous un même nom de formation pour une autre. Par exemple, la Formation d'Alajae, définie pour l'aire de Were Ilu, correspond au regroupement des formations de Yejube et de Debremarkos définies pour l'aire de Debre Markos ; ou encore, la

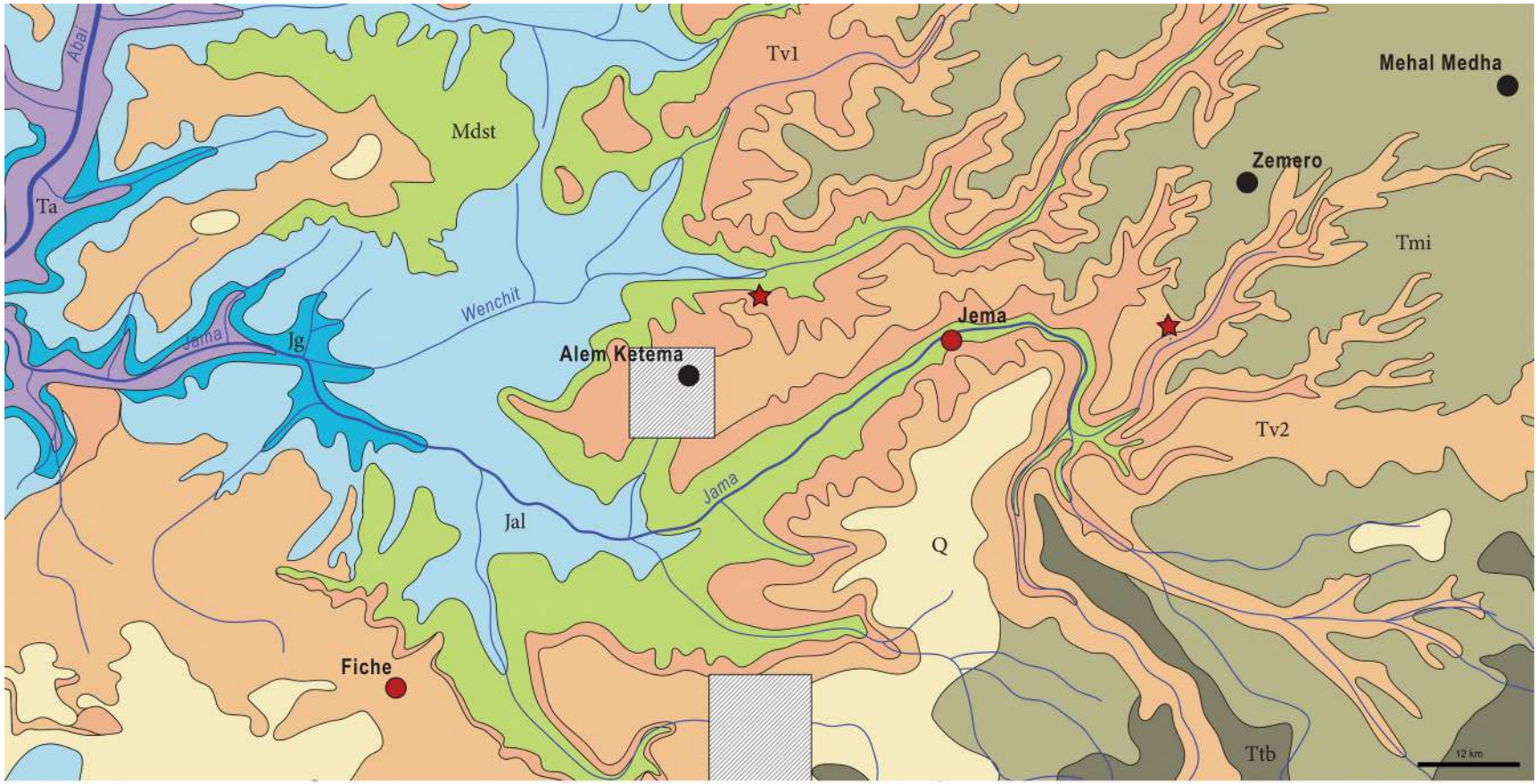
Formation d'Ashangi de l'aire de Were Ilu correspond à celle Arero Gidabo de l'aire de Debre Markos (cf. Tigil et al., 2009a ; Abiy et al., 2009). Ces distinctions peuvent s'expliquer par une véritable différence de dépôts, par exemple des niveaux basaltiques déposés contemporainement en deux endroits provenant de deux évènements éruptifs distincts. Mais il peut également tout simplement s'agir de changements locaux de nominations, désignant pourtant un même dépôt.

Quoi qu'en soit la raison, afin de faciliter la lecture et description stratigraphique, j'ai choisi de regrouper sous une carte synthétique unique les données des quatre cartes au 1/250 000ème de la zone à affleurements (Fig.17). Pour pallier aux variations de nomination et de distinction des formations, j'ai comparé les différentes couches, leurs âges et caractères lithologiques, afin de distinguer les continuités de tracés. Seuls les contours des couches délimitées sur chaque cartes ont pu être suivies pour la conception de la carte synthétique. Les formations représentées sur chacune des quatre cartes étudiées y restent ainsi distinguées (e.g. Formation des grès d'Adigrat). En revanche, les différentes formations basaltiques cénozoïques affleurant le long des gorges des rivières ont dû être regroupées suivant deux ensembles principaux : les dépôts pré-oligocènes à oligocènes sont réunis sous le nom de *coulées basaltiques inférieures à moyennes* (Fig.17), et ceux oligocènes à miocènes sous le nom de *coulées basaltiques moyennes à supérieures*. Ce dernier ensemble comprend les formations basaltiques des gorges de rivière et reste distinct, sur la carte synthétique, des dépôts contemporains de plateau, tels que les formations d'ignimbrites ou la Formation basaltique de Tarmaber-Megeze.

Plusieurs études décrivent les successions de dépôts géologiques mis au jour par les rivières de la NSZ, et représentés sur la carte en figure 17 (e.g. Hofman et al., 1997; Kieffer et al., 2004; Abiy et al., 2009; Abrham et al., 2009; Tigil et al., 2009a–b; Ilfios et al., 2011 ; Ermias, 2014 ; Wondemneh, 2020).

Les rivières majeures : Jama et Wenchit, creusent en aval les gorges les plus profondes de la zone, révélant les couches les plus anciennes telles que la Formation gréseuse d'Adigrat du Trias, celle calcaire d'Antalo du Jurassique ou encore les dépôts de gypses jurassiques. En amont de ces mêmes rivières, et le long des lits de leurs affluents, les gorges sont moins profondes et l'eau s'écoule sur les dépôts de grès crétacés de la Formation Upper Sandstone.

Les couches reposant sur ces formations mésozoïques sont quant à elles constituées de niveaux basaltiques, déposées successivement au gré d'épisodes volcaniques au Cénozoïque. Ces épisodes éruptifs débutent avant l'Oligocène et se poursuivent jusqu'au Quaternaire, traduisant en Ethiopie l'activité tectonique de la marge active du rift Ouest Afar.



LEGENDE DE LA CARTE

FORMATIONS CENOZOIQUES

- Q — Quaternaire
- Ttb — Oligocène-Miocène, Basaltes Tarmaber-Megeze. *Basalte à grain épais.*
- Tmi — Oligocène-Miocène. *Ignimbrites à grain fin à moyen, tuffs rhyolitiques et basaltes.*
- Tv2 — Oligocène-Miocène, Coulées basaltiques moyennes à supérieures. *Basaltes phyriques et tuffs pyroclastiques.*
- Tv1 — Eocène-Oligocène, Coulées basaltiques inférieures à moyennes. *Basaltes phyriques et tuffs pyroclastiques.*

FORMATIONS MESOZOIQUES

- Mdst — Crétacé, Grès Upper Sandsone. Grès fins à moyens et conglomérats (eg. intercalations silteuses).
- Jal — Jurassique, Calcalires d'Antalo. *Calcarénites et grès oolithiques, à intercalations mudstone et wackestone.*
- Jg — Jurassique. *Niveaux de gypses à intercalations calcaires, dolomitiques et grèseuses.*
- Ta — Trias, Grès d'Adigrat. *Grès fins à grossiers à conglomérats et intercalations mudstones et siltites.*
- Limites de formations inconnues

AFFLEUREMENTS D'AMBRE

- Localité d'affleurement
- Ville à proximité d'une localité d'affleurement dont la position précise est inconnue

Figure 17 : Carte géologique synthétique des formations majeures de la zone au sein de laquelle ont été localisés les affleurements d'ambre d'Ethiopie, NSZ, Ethiopie (d'après Bouju et al., *en cours*–3).

2. Stratigraphie de l'affleurement de la localité Woll

La connaissance de l'intérêt paléontologique de l'ambre d'Ethiopie étant récente, les études stratigraphiques des affleurements sont encore limitées à une littérature de géologie globale de la zone. Les articles de Schmidt et al. (2010) et Coty et al. (2016) mentionnent le contexte sédimentaire des affleurements mais sans pouvoir s'appuyer sur de véritables constatations de terrain, pourtant essentielles à la compréhension des dépôts. En 2019, la mission menée dans la zone de Zemero a permis d'appréhender la position stratigraphique du niveau à ambre de la localité Woll, au fond de la gorge d'un affluent asséché de la rivière Jama (cf. Fig.17).

Les gorges de la localité Woll sont constituées de couches basaltiques formant une succession de pentes abruptes et de terrasses sur environ mille mètres de dénivelé (Fig.18). Ces dépôts correspondent, d'après l'étude de la carte géologique de la zone, à la Formation basaltique pré-oligocène d'Ashangi, et/ou celle oligo-miocène d'Alajae (Tigil et al., 2009a–b; Ermias, 2014).

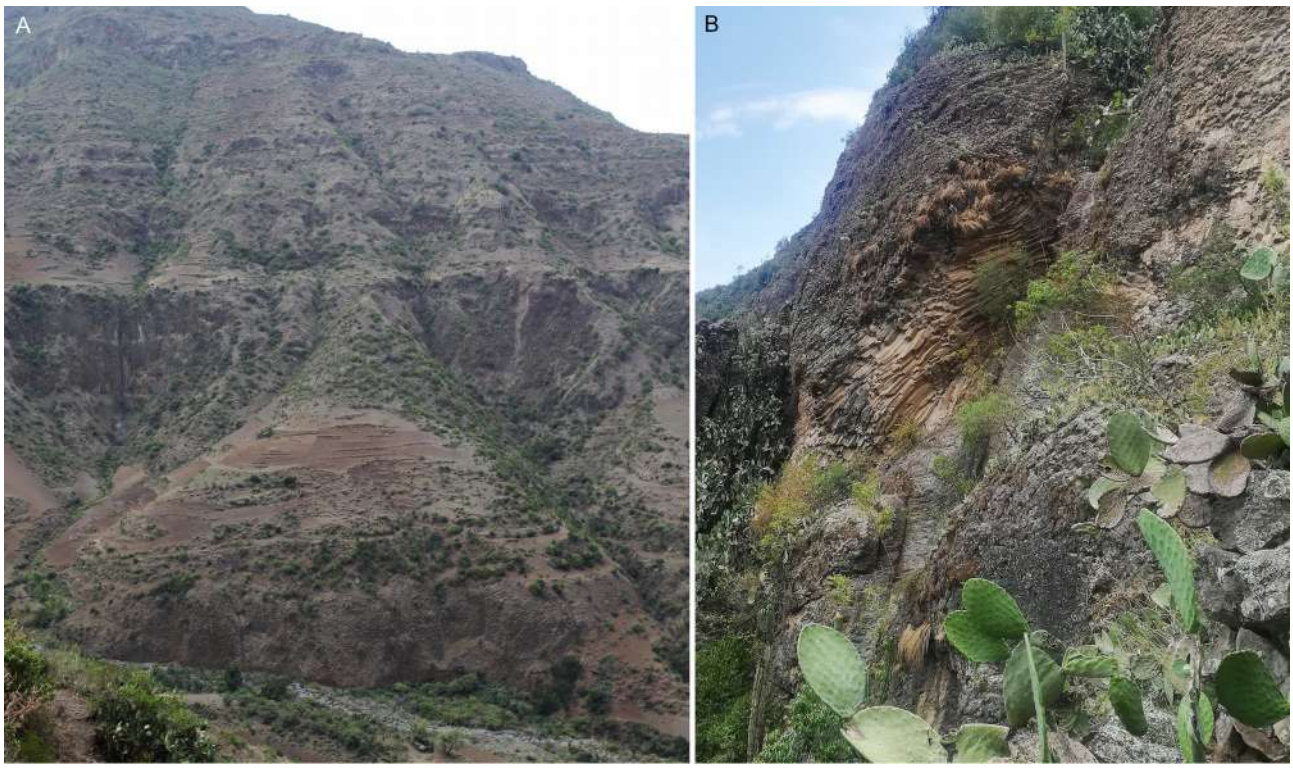


Figure 18 : Aperçu des gorges basaltiques de l'affluent asséché de la localité Woll aux alentours de Zemero.

Le niveau sédimentaire, révélant des fragments centimétriques à millimétriques d'ambre vert, affleure au fond de la gorge et marque une rupture de pente entre deux successions de roches basaltiques (Fig.19). Les dépôts supérieurs sont verticaux à sub-verticaux, tandis que ceux inférieurs présentent un pendage bien plus faible et sont recouverts de blocs et plaques de basaltes, provenant probablement de l'érosion des niveaux supérieurs (Fig.19). Ce recouvrement et celui de la végétation sur l'une des deux rives de la rivière, compromettent l'analyse sédimentologique du niveau. Un front de coupe naturel de quelques mètres de hauteur est néanmoins trouvé et permet de distinguer un gradient croissant des clastes basaltiques. Ceux-ci vont d'une matrice, plus ou moins grossière, à des éléments pluri-centimétriques à décimétriques lorsque l'on se rapproche de la surface du dépôt, se confondant rapidement avec ceux provenant de l'érosion des niveaux supérieurs. Ce premier aperçu permet d'attester de la nature basaltique de la couche précédant le niveau à ambre, et non gréseuse comme il avait pu être faussement indiqué à Schmidt et *al.* en 2010.

Les couches basaltiques supérieures sont quant à elles constituées d'au moins deux types de dépôts distincts. Le premier, d'environ deux mètres de puissance, est formé de blocs de basaltes, parfois fracturés mais peu altérés (Fig.19). Ceux-ci sont surmontés d'un faciès d'orgues basaltiques, formés sur plusieurs niveaux d'un à deux mètres de hauteur (Fig.19). L'ambre affleure d'un niveau intermédiaire sableux, sa partie supérieure comprenant des clastes et blocs altérés de la base de la couche recouvrante (Fig.19). Une coupe stratigraphique synthétisant les observations stratigraphiques est présentée dans l'article Bouju et al. *en cours*–3 ci-après (cf. C.).

Les difficultés d'accessibilité ou le recouvrement des différentes couches n'ont pu permettre de distinguer plus précisément la lithologie et la nature des dépôts et il demeure impossible de les associer à une formation particulière (Ashangi ou Alajae). Ceci étant, si les deux Foramtions sont représentées dans la zone, il semblerait que seule la celle d'Alajae soit accessible le long des gorges moins profondes, ce qui concernerait potentiellement celle décrite ici (Tigil et al., 2009a-b).

Si d'autres gisements n'ont pu être visités, il nous a été indiqué que les niveaux à ambre sont à chaque fois retrouvés suivant la même succession stratigraphique, et que cette unique étude est donc bien représentative de l'ensemble des affleurements connus. Ceci étant, ces indications ne provenaient pas de géologues et l'étude des autres localités demeure à l'avenir nécessaire afin de confirmer cette continuité stratigraphique des dépôts.



Figure 19 : Localité Woll : deux zones d'affleurement du niveau à ambre de part et d'autre du cours d'eau asséché. Le niveau à ambre (signalé par l'étoile rouge) est déposé au dessus d'une couche basaltique, recouverte de roches provenant de l'érosion des niveaux supérieurs (A) et couverte par la végétation sur la rive ouest sud-ouest (B). Le niveau est surmonté de blocs basaltiques peu altérés, puis de plusieurs niveaux d'orgues basaltiques, au pendage sub-vertical (A) à vertical (B). (Echelles=1m).

C. La datation de l'ambre d'Ethiopie : Bouju et al., *en cours*–3

Résumé : *Miocene microfossils and arthropods from Ethiopian amber* / Les microfossiles et arthropodes de l'ambre d'Ethiopie.

Lors de la première publication mentionnant l'ambre d'Ethiopie, Schmidt et al. (2010) indiquent un âge crétacé, suggéré par des informations transmises lors de l'acquisition du matériel étudié, et d'une détermination erronée de palynomorphes d'un échantillon sédimentaire associé. Depuis, cette première estimation a été corrigée pour un âge miocène moyen (16-23Ma) indiqué par de nouvelles études palynologiques, une meilleure connaissance des dépôts sédimentaires d'affleurements, et l'analyse de plus amples échantillons d'ambres d'Ethiopie. Les différents arguments permettant de démontrer cette nouvelle datation sont détaillés ici.

Géologie.

Lors de la première mention de l'ambre en 2010 par Schmidt et al., le niveau à ambre était indiqué provenir de la formation Upper Sandstone, déposée au Crétacé. Il semblerait que cette information provienne d'une mauvaise lecture stratigraphique. La couche au dessus de laquelle repose le niveau à ambre est souvent peu visible du fait d'un recouvrement d'érosion de blocs supérieurs et semble proche du véritable dépôt gréseux au fond de certaines gorges ce qui pourrait avoir conduit à une interprétation stratigraphique erronée. L'ambre d'Ethiopie affleure au sein d'un niveau sédimentaire déposé entre différentes couches basaltiques. Ces formations encadrant le dépôt proviennent d'épisodes volcaniques s'étant déroulés dans la NSZ au Cénozoïque, du Pré-Oligocène au Miocène.

Palynologie.

Des assemblages de palynomorphes ont été analysés, provenant de sédiments prélevés directement sur l'affleurement ou associés aux échantillons d'ambre. Le genre *Striatricolpites*, avec les espèces *S. catatumbus* et *S. variabilis,* confirme un âge cénozoïque de l'assemblage et suggère plus particulièrement des dépôts oligocènes à miocènes. Bien qu'en moins grande quantité, les pollens *Alnipollenites verus* appuient une estimation miocène, voire début miocène.

La plante source.

Les analyses de l'ambre par THM-GC-MS indiquent une résine de classe Ic et une origine botanique au sein des Fabacées. Le genre *Hymenaea* est plus particulièrement suspecté. Ce dernier est à l'origine des copals pléistocènes à récents d'Afrique de l'Est ainsi que des ambres miocènes de République Dominicaine et du Mexique. Du fait d'une telle origine botanique, un âge cénozoïque est de nouveau appuyé, possiblement miocène au vu des similitudes avec les ambres contemporains d'Amérique.

Inclusions de Fourmis (Insecta : Formicidae).

Au sein de l'entomofaune décrite dans l'ambre d'Ethiopie, la famille Formicidae est particulièrement représentée. La grande majorité des spécimens ont pu être déterminés jusqu'au genre et montrent la présence de taxons dont l'origine est actuellement suspectée d'avoir eu lieu aux alentours du Miocène, ou antérieurement, en Afrique ou dans une autre biozone (e.g. *Melissotarsus*, *Rhopalomastix, Technomyrmex*). L'assemblage de fourmis correspond également aux compositions des entomofaunes cénozoïques (, concordant avec les précédentes estimations de datation.

Participation :

L'article introduisant les informations de datation de l'ambre était déjà en ébauche au début de ma thèse. J'ai pu reprendre la version la plus avancée afin d'y ajouter et de détailler les nouvelles données acquises au cours de mes recherches. J'ai ainsi précisé les informations quant aux localités des gisements d'ambre. Une partie discutait des analyses de l'assemblage palynologique réalisées par J. Cole (Tie-Point Géosciences Ltd.), j'y ai incorporé les résultats des analyses des prélèvements de 2019, et ajouté une partie de discussion quant au paléoenvironnement. J'ai ajouté une description géologique des affleurements, permettant de discuter des contextes sédimentaires appuyant la nouvelle datation proposée. Pour illustrer au mieux ces informations, j'ai créé une coupe stratigraphique de la zone étudiée, et repris les différentes cartes géologiques des régions concernées, les regroupant en une carte synthétique permettant de montrer les positions des localités à ambre quant aux couches géologiques mentionnées.

Miocene microfossils and arthropods from Ethiopian amber

(en cours)

Valentine Bouju [a], Vincent Perrichot[a], Alexander R. Schmidt[b], Brendon E. Boudinot[c], Jim Cole[d], Yale Goldman[e], Laurent Jeanneau[a], Youssef A. Nohra[a,f], Matthias Svojtka[g], Bo Wang[h]

[a]UMR CNRS 6118 Géosciences & OSUR, Université Rennes 1, Campus de Beaulieu, bât. 15, 263 avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes, France; [b]Courant Research Centre Geobiology, Georg-August-Universität Göttingen, Goldschmidtstrasse 3, 37077 Göttingen, Germany; [c] Department of Entomology and Nematology, University of California, One Shields Avenue, Davis, CA 95616, USA; [d]Tie-Point Geoscience Ltd, Corwen, North Wales, UK; [g]De ; [f]Lebanon; [g]Department of Paleontology, Geozentrum, Universität Wien, Althanstrasse 14, 1090 Wien, Austria; [h]State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, No.39, East Beijing Road, Nanjing 210008, China.

Abstract

A fossiliferous amber was reported a few years ago from Ethiopia, and was considered to be early Late Cretaceous in age (Cenomanian, ca. 93–95 Ma). Subsequent discovery of several extant genera among the arthropod inclusions, as well as erroneous identification within the palynomorphs has now questioned the previously assumed Cretaceous age. An investigation of additional amber and associated sediment is presented here, which provides compelling evidence that the material is much younger in age, datable to the Cenozoic, early Miocene (16–23 Ma). This dating is based on both new and revised palynological and paleoentomological data.

Palynomorphs from the samples have yielded large numbers of typically long ranging Cenozoic pollen, some of which are known within nearby basins in South Sudan to be particularly common in terms of a climate controlled regional plexus of abundance in the early Miocene.

The studied insect fossils mostly belong to extant families and genera. A particular reference to ants (Hymenoptera: Formicidae) is made here with the report of extant genera of Dolichoderinae (e.g., *Ravavy*, *Technomyrmex*), Myrmicinae (e.g., *Carebara*, *Melissotarsus*, *Monomorium*, *Pheidole, Rhopalomastix, Trichomyrmex*), Ponerinae (e.g., *Cryptopone*, *Hypoponera*), and Pseudomyrmecinae (e.g., *Tetraponera*), but also some undetermined, possibly extinct genera.

Chemical analysis indicates that Ethiopian amber belongs to the Class Ic ambers that were produced by the Fabaceae (Legume family of flowering plants). This may have been allied to the genus *Hymenaea* that is well known in the prolific East African Zanzibar copal trade, and other Neotropical ambers. It is noteworthy that one of the more common pollen types of the genus *Striatricolpites, (=Striatopollis)* plus much rarer *Margocolporires* spp., recovered from the amber containing sediments, come from within the order Fabales, that includes the Fabaceae family.

Although much younger than previously estimated, fossils documented herein remain of great interest. Miocene insects, both extinct or strongly form-generically associated with extant taxa, are exceedingly rare in Africa.

Key words: amber, Miocene, Africa, palynology, THM-GC-MS, myrmecology, Formicidae

Introduction

Amber from Ethiopia, is to date the only known true fossiliferous resin from Africa, together with the reported Congo amber. Material used in the first study of Schmidt et al. derive from pieces of yellowish resinite discovered near the town of Alem Ketema in the Amhara Region. The material purportedly comes from the Debre Libanos Sandstone (Schmidt et al., 2010: fig. 1), a geologic unit traditionally dated to the Cretaceous. However this dating has hitherto been based not on good

index fossils but physicochemical characteristics of the amber, coupled with some earlier rather sparse palynomorph evidence. An age of early Late Cretaceous age (Late Cenomanian, ca 93–95 Ma [million years before present]) was proposed by Schmidt et al., 2010.

Diverse inclusions of arthropods, microorganisms and plant remains were reported from the resin most of which, though of moderately good preservation, were not sufficient to permit precise identification other than to family level and therefore of limited or no value in age resolution. A Cretaceous age would have made the following arthropod fossils among the oldest records of their group: Araneae, Linyphiidae; Collembola, Isotomidae; Thysanoptera, Merothripidae; Hymenoptera, Eulophidae, Mymaridae, Mymarommatidae, Trichogrammatidae, and Formicidae. None of these groups preclude a Cretaceous age as most of these families have already been reported from another Cretaceous deposit (see Schmidt et al., 2010a: fig. 3). However, it is worth noting that the previous records of Linyphiidae, in Cretaceous amber from Lebanon, New Jersey, and Canada, were considered dubious by Wunderlich (2008). The presence of this spider family in the Ethiopian amber subsequently led Wunderlich (2015) to further question its Cretaceous age. Indeed, this fossil spider, as well as several other arthropods originally recorded in Ethiopian amber, closely resemble extant genera though preservation denied a definitive taxonomic placement at generic level.

In addition microinclusions in the amber that include remnants of the fungus ascomycetes, closely resemble the extant *Curvularia,* although slight differences allowed for the diagnosis of a distinct genus, namely *Palaeocurvularia* (Schmidt et al., 2010b). All together, these observations even in the absence of more definitive palynology data, had raised questions about the Cretaceous age.

Following the original account given by Schmidt et al. (2010a), further investigations at higher resolution, including X-ray synchrotron imaging, have now been performed on some hymenopteran inclusions from the amber by one of us. One wasp of the family Mymaridae is indistinguishable

from the extant genus *Alaptus* (V. Perrichot, unpubl. data). A microtomographic reconstruction of the only ant specimen revealed a worker that undoubtedly belongs to the extant subfamily Dolichoderinae (see LaPolla et al., 2013: suppl. fig. 5). Integration in a phylogenetic analysis confirmed placement in the tribe Tapinomini and the extant genus *Technomyrmex* (V. Perrichot, unpubl. data). In a molecular phylogenetic study of the Dolichoderinae (Ward et al., 2010), divergence dating analyses suggested that the crown-group Tapinomini arose in the Late Paleocene or Eocene, less than 60 Ma, and that *Technomyrmex* originated less than 25 Ma. Therefore, the finding of a fossil *Technomyrmex* in the Cretaceous appears highly unlikely, which further challenges the Mesozoic age of the Ethiopian amber.

In addition to the new perspective from the amber inclusions, support for a younger, Cenozoic age arose from a re-evaluation, by one of us (J.C.), of the palynomorphs used to estimate the age of the amber-bearing sediment: the original identification of pollen grains as *Corollina* (Cheirolepidiaceae – in Schmidt et al., 2010a: fig. S9K) and ?*Oculopollis* (Normapolles complex – in Schmidt et al., 2010a: fig. S9M) could not be confirmed; and a tricolpate pollen grain originally left as undetermined (Schmidt et al., 2010a: fig. S9N) was identified as *Margocolporites* (Fabaceae), a genus ranging from Eocene to early Miocene and well documented from the Lower Miocene of the nearby Melut Basin of South Sudan Eisawi (2007).

Finally, in addition to the unique deposit which was reported from the Wenchit (or Wechit, Uacit) River valley in the 2010's study, amber is now excavated from several other localities in the Amhara and Oromia Regions: amber are dug from several deposits in the Shewa Zone, the amber-bearing limestones or siltstones being exposed not only in the Wenchit River valley but also in the Jama (or Jamma, Jema, Zhema) River valleys, near the towns of Alem Ketema, Jema, Zemero and Fiche (Kiefert et al., 2015; Bouju & Perrichot, 2020). From there, green amber has been reported "within Cretaceous age sandy limestones just under the contact with Cenozoic volcanic rocks"

(Kiefert, 2015; Kiefert et al., 2015). However, a winged insect which is figured from this green amber (Kiefert, 2015: fig. 2) undoubtedly is a crown-group ant (Hymenoptera: Formicidae*)*, probably of the subfamily Myrmicinae (V. Perrichot, pers. obs.), which challenges the purported Cretaceous age again.

Based on these latest developments, the need for a complete re-evaluation of the Ethiopian amber became obvious. Some additional material was thus obtained on the market from Ethiopian collectors. This comprised a selection of yellowish and green amber pieces, some with inclusions of ants and with the surrounding sediment still attached, as well as sediment sampled directly from one of the amber deposit (Woll locality). Investigation of the new material focused on the palynomorphs from the associated and excavated sediments, the molecular composition of the amber using thermochemolysis gas chromatography− mass spectrometry (THM-GC-MS) and detailed taxonomy of the fossil ant inclusions.

Material and methods

***Origin of the material*.** The new samples were obtained on the market from four different sources, unfortunately without precise mention of the localities except for the sample labelled IGR.ET/2019 deriving from the outcrop of Fiche. One amber piece and the sediment from the 2010's study were also re-analyzed. A list of all material considered in the present study is given in Table 1.

***Palynomorphs*.** Samples of sediment were detached from the surface of different amber pieces using a scalpel. Each sample was assigned the number of its corresponding piece of amber for individual analyses following standard palynological preparation of strong acid rock matrix digestion with HCl and HF, followed by fine mesh (10 µm) sieving. The sample #2015.1 was provided with the amber pieces already washed by one of us (Y.G.) and with all retrieved sediments mixed together. It is unknown if the 300+ pieces of both yellowish and green amber that composed this sample were collected from a single deposit or several ones. Therefore, the palynomorph of

sample #2015.1 could be a mixture of several original palynomorphs and its age determination should be considered with caution. The sample Woll-2019.6 were directly and exclusively excavated from the amber deposit of the Woll locality near Zemero.

Amber chemistry. A thermochemolysis-GC-MS analysis was performed on seven pieces of yellowish amber and two pieces of green amber. Small portions of amber were extracted from the original pieces using a scalpel, and crushed manually in an agate mortar. Each sample (~0.1 mg) was flash heated with TMAH (Tetra Methyl Ammonium Hydroxide) at 400°C. Pyrolysis was carried out using a Frontier LabPY-2020iD pyrolyser coupled with a GCMS-QP2010 Plus system. Separation was achieved using a capillary column SLB-5MS (60m x 0.25mm ID, 0.25 µm film thickness) with the carrier gas He with a flow of 1.1 ml/min. The operating conditions were as follows: initial temperature held at 50 °C for 2 minutes, increased to 310 °C at a rate of 4 °C/min for 34 minutes. Individual compounds were identified based on comparison of MS data with literature and NIST MS Library data.

***Ant inclusions*.** Fossils of ca. 60 ants preserved in ca. 50 pieces of amber were examined for the present study. The amber was generally colorful and translucent, but most pieces were of large size and specimens that were preserved deep into the amber nuggets were not clearly visible for study. Similarly, the presence of multiple inclusions in a single piece (= syninclusions) sometimes limited their visibility. The amber pieces were thus cut and polished to remove excess material and separate some syninclusions when necessary for an optimal view. The polishing was done using a series of silicon carbide abrasive papers (grits P 600 to 4000) mounted on a water fed disc to remove the weathered opaque surface and to minimize light scattering for the investigation. Observations were made under reflected and transmitted lights using a stereomicroscope Leica MZ APO equipped with a Canon 5D Mark II digital camera for photographs. Series of pictures taken at various focal lengths were combined using Helicon Focus software for an increased depth of field.

***Repository*.** The material discussed herein is deposited in the Geological Department and Museum of the University of Rennes 1, France (IGR); the Nanjing Institute of Geology and Paleontology, China (NIGPAS); and the Natural History Museum of Vienna, Austria (NHMW).

Results and Discussion

***Palynomorphs*.** The presence of resin (or using coal lithofacies terminology, resinite) in sedimentary rocks is well known back at least as far as the Late Palaeozoic (Devonian and Carboniferous eras). This inert organic material, derived as a secretion from woody plants, turns up regularly in the microscopic kerogen constituents of the organic debris that is isolated during palynological preparation. It is usually easy to identify from its clear homogeneous yellow to orange colour and shard like appearance. It lacks cellular structure as characterizes most other plant derived kerogen constituent fragments such as vitrinite (lignified elongated woody particles) and cutinite (thin sheet like particles derived from a waxy film that covers the surfaces of leaves that is usually imprinted with the pattern of leaf surface cells that it once covered).

If the sedimentary rock is of low thermal maturation, then the high hydrogen index of resinite can render it autofluorescent under incident fluorescent illumination on the microscope stage and therefore very easy to identify. There are other types of non-autofluorescent kerogen derived from humic acid gels that can look superficially similar to resinite fragments in normal transmitted light. Autofluorescence colour of resinite particles varies with stratigraphical age and thermal maturation from bright white with freshest material to dull red with older or more thermally mature debris.

Normal palynological preparation as outlined above dissolves inorganic rock matrix, leaving organic material unaffected to be isolated using very fine mesh sieve for study at the high power light microscope. Palynomorphs are therefore not being released from pieces of amber that remain intact during acid digestion, but from the clastic sedimentary material that encloses or is closely

associated with the amber fragments. Incidentally, it is not uncommon for the palynological assemblage of sedimentary rocks to yield chitinous arthropod fragments together with much more abundant terrestrial spores and pollen from plants. Arthropod fragments such as cuticular scales, wing membranes, parts of epidermus, fragments of antennas and limbs and rarely, compounds eye fragments can be recognized. These are not known to be suitable for generic or species identification.

Several samples analysed of #2014.1, #2016.1 and Woll-2019.6 have all yielded an assemblage characterized by abundant angiosperm pollen of *Striatricolpites catatumbus/Striatopollis variabilis* with *Retitrescolpites typicus* and *Palaquium* spp. (Sapotaceae) and rare occurrences of *Alnipollenites verus* and *Praedopollis flexibilis*. Pteridophyte (fern) spores include *Retibrevisporites obodoensis, Nephrolepis* sp., *Laevigatosporites* sp., and *Verrucatosporites usmensis.*

The pollen *S. catatumbus/S. variabilis* is a long ranging Tertiary taxon but it is known to be particularly characteristic of the Oligocene to early Miocene in South Sudan, Melut and Muglad basins (Eisawi 2007; Stead and Awad, 2005). The pollen *A. verus* is also known to be typical of the early Miocene. There were no age restricted Oligocene taxa, hence an early Miocene age has been suggested.

A single analysis of sample # 2015.1 yielded a different palynological assemblage with very large numbers of very fresh looking form generic pollen *Psilatricolpites* spp and *Psilatriporites spp* with rare *?Peregrinipollis nigericus, Palaquium* sp and *Magnastriatites howardi.* This assemblage might suggest a much younger age, not older than Pliocene. However there has been a strong indication of the possibility of modern contamination after the material was left exposed to the air for a prolonged period in Connecticut, USA.

The age information given above all comes from a now quite extensive published palynostratigraphic database available in peer reviewed journals. These studies largely arise from work carried out in the Muglad and Melut basins of South Sudan in association with extensive oil industry exploration programs that have been continuous since the 1970's. Oil drilling has been done to sequences as old as Early Cretaceous (Barremian) in these basins and the Late Cretaceous (Cenomanian to Maastrichtian) section is particularly well documented.

Most pertinent to the material yielded in samples of the current study is the work of Stead & Awad, (2005) and Eisawi (2007) on the Cenozoic section. The Muglad and Melut basins accumulated an almost exclusive non-marine sequence throughout the Cretaceous and Tertiary eras and they continue into the western part of Ethiopia. In the absence of known published work on the Cenozoic of Ethiopia they provide a valid nearest representative stratigraphy of that country.

***Amber characteristics and plant source*.** The chromatograms obtained by THM-GC-MS are given in Figure xx. The nine amber pieces that were analyzed have their chromatograms highly similar to each other and also to that of the sample previously analyzed (see Schmidt et al., 2010a: fig. S7). All the samples are defined by polylabdanoid diterpenes with an enantio configuration, i.e., odic acid, ozol and enantio biformenes, which typically correspond to Class Ic ambers (sensu Anderson et al., 1992). While the earliest record of a Class Ic amber dates back to the Carboniferous and is from an unknown plant (Bray & Anderson, 2009), all other known Ic ambers are Cenozoic and are typically attributed to angiosperms of the family Fabaceae (Langenheim, 2003; Lambert et al., 2008; Nohra et al., 2015; van der Werf et al., 2016), particularly the genus *Hymenaea* that produced Neotropical Miocene ambers from the Dominican Republic, Mexico, and probably Peru. Pollen grains of Fabaceae (i.e., *Margocolporites*) are abundant in the amber-bearing sediment, which supports this angiosperm family as the plant source of Ethiopian amber. In Africa, resin exudates of Fabaceae that commonly fossilize into copals (and therefore possibly into amber) are primarily

produced by members of the tribe Detarieae in the subfamily Caesalpinioideae (Langenheim, 2003; Lambert et al., 2009): *Hymenaea* has produced Malagasy and East African copals (Kenya, Somalia, Tanzania, Zanzibar), whereas *Copaifera*, *Daniellia*, *Guibourtia*, or *Tessmannia* are known to have produced West African copals from Angola, Cameroon, Congo, Gabon, or Sierra Leone (Howes, 1949; Langenheim, 1972, 2003; Schlüter & von Gnielinski, 1987). Therefore, it is likely that Ethiopian Miocene amber was produced by *Hymenaea*, similarly to East African copals, rather than any of the other fabacean genera.

***Arthropod inclusions - Formicidae*.** During the former study by Schmidt et al. (2010), the finding of a single ant among 32 arthropod fossils suggested a relatively low frequency of Formicidae in Ethiopian amber (3%), as is commonly observed in Cretaceous ambers (<2% – see LaPolla et al., 2013: fig. 1 and table 1). But the sample was obviously small, thus with no significant statistical value. Ants seem distinctly more abundant in the new material studied herein, although the amber we have had access to was selected for its fossiliferous content prior to acquisition, and it was not possible to assess the relative abundance of inclusions. A total of 153 ant specimens was found preserved in 50 of the new studied pieces, which surpasses the total number of ant fossils known from all Cretaceous amber deposits combined, with the exception of Burmese amber (LaPolla et al., 2013). Ants are not only abundant but also well diversified, comprising at least 13 genera in six modern subfamilies (Table 2). This is typical of Cenozoic ant assemblages (Dlussky & Rasnitsyn, 2007; LaPolla et al., 2013) and, along with the absence of stem group such as Sphecomyrminae, clearly excludes a Cretaceous myrmecofauna. Three of the "big four" (most speciose) extant subfamilies are present, and the absence of Formicinae, although remarkable for a Cenozoic amber, is almost certainly due to the small size of the sample. The assemblage comprises xx% of extant genera and n male morphotypes that could not be attributed to any known genus. However, it is worth noting that males remain undescribed for several extant Afrotropical genera, so it is possible that their extant relatives will ultimately be discovered among Recent collections, as Miocene ant

faunas essentially comprise modern genera (Wilson, 1985; Arillo & Ortuño, 2005; Solórzano Kraemer, 2007; Durán-Ruiz et al., 2014; Guénard et al., 2015).

In addition to *Technomyrmex* found previously, Dolichoderinae is represented by two males of *Ravavy*, a genus only known today from Madagascar (Fisher, 2009; Yoshimura & Fisher, 2011) and the Republic Democratic of Congo (B.E. Boudinot, unpubl. data). Myrmicinae comprises eight genera, among which extinct species of *Carebara*, *Melissotarsus*, *Monomorium*, *Pheidole*, *Rhopalomastix* and *Trichomyrmex*, but also a stem-lineage of the *Melissotarsus* genus group within the Crematogastrini (i.e., the former Melissotarsini) with strong affinities with *Rhopalomastix*. Ponerinae are represented by males only and belong in the extant genera *Cryptopone*, *Hypoponera*, and two other genera unknown among the males of extant Afrotropical ants; Pseudomyrmecinae includes a single specimen assignable to *Tetraponera*.

Myrmicinae are distinctly dominant, particularly the genus *Trichomyrmex*, but this may be biased as 10 and 13 out of the 44 specimens identified to this genus were syninclusions (fossilized in a single piece), thus possibly from a same nest.

Several specimens represent the first and only known fossil record of extant genera, and the newly discovered ants might aid in resolving the phylogeography and timescale of ant lineages. For instance, both *Melissotarsus* and *Rhopalomastix* are poorly diversified genera that likely represent two stages on a single adaptive line, although the latter is now restricted to Australasian, Indomalayan, and East Palaearctic (China, Japan) regions whereas the former is distributed throughout Africa and Madagascar. The finding of both genera as well as a melissotarsine stem-lineage in the Miocene of Ethiopia supports the origin of this clade in the Afrotropics. Their use as calibration points in molecular phylogenetic analyses may also support the origin of the clade around 55-60 Ma and the divergence time estimate for both genera around 35-40 Ma, as estimated by Ward et al. (2015).

Paleoenvironment.

Tropical climate. The palynomorph study drawn by one of us (J.C.) revealed an assemblage mostly found under hot and humid tropical to subtropical habitats (e.g. Behi et al., 2016; Ikegwuonu & Umeji, 2016; Gangbot et al., 2019). Associated microplants: liverworts, mosses and lichens, rather common in Ethiopian amber, are largely recorded under humid conditions, inspite of their rather large range of habitat (Gradstein, 1992; Gradstein et al., 2001; Frahm, 2003; Bouju et al., 2021). A high diversity and richness is further noticed in tropical rainforests where bryophytes sensu largo constitute key element of the ecosystem as water storage and suitable substrate for plants and micro-organisms (Gradstein, 1992; Gradstein et al., 2001; Frahm, 2003). Moreover, in forest environments, the most humid area, favoring mosses and liverworts growth being the soil litter or tree trunk (especially for the Frullaniaceae and Lejeuneaceae), cryptogams are further likely to be embedded and preserved in resin flow, as demonstrated by their amber record (e.g. Dominican and Mexican ambers) (Gradstein, 1992; Frahm, 2003; Heinrichs et al., 2016). Among the amber inclusions, the ant fauna suggests similar conclusions as most of the determined genus are mostly found in tropical to subtropical region (Lieberburg et al., 1975; Terayama, 1999; Sharaf et al., 2008; Parr et al., 2010; Seifert, 2013; Azorsa & Fisher, 2018; Yong et al., 2019). Lastly, *Hymenea,* being mostly distributed in tropical and subtropical regions of Central and South America, as well as East Africa, the resin producer of the Ethiopian amber is himself an additional indicator of the tropical climate (Mc Coy et al., 2017). It is further noteworthy that, though hymenean resin can be produced in dry as well as humid environment, the tropical humid climate seems to induce a higher production of resin, more likely to be preserved (Langenheim et al., 1979). Tropical habitats would therefore constitute suitable environments for hymenean amber fossilisation, as illustrated by the Miocene Dominican and Mexican amber, but also many of the East African copals (Mc Coy et al., 2017; Bouju & Perrichot, 2020).

Swamp environment. The palynomorphs correspond to a mainly freshwater assemblage, with dominant ferns, represented by the spores *Laevigatosporites* spp., *Verrucatosporites usmensis* and

Nephrolepsis sp.. With the quite abundant pollen *Striatricolpites catatumbus*, this freshwater assemblage, suggests a humid ephemeral flora restrained by an unstable substrate, possibly waterlogged such as a marsh or a swamp (Siew Fong & Said 2002; Shawn et al., 2008; Jennifer et al., 2012; Itam et al., 2016). The resin must have been gently transported through lacustrine flows and preserved in a rather deep deposit, as illustrated by the presence of associated algual kysts, leave cuticles and wood kerogen.

Geology and Stratigraphy

The Ethiopian amber deposits have been reported in the North Shewa Zone, on the Northwestern Ethiopian plateau, down the slopes of major stream and affluent gorges (Bouju & Perrichot, 2020) (Fig.X). So far, four amber deposits have been reported (Schmidt et al., 2010; Coty et al., 2016; Bouju et al., 2021). In 2010, Schmidt et al. studied amber excavated from an outcrop down the gorge of the Wenchit River, near the town of Alem Ketema (Fig.X). Coty et al.(2016) reported a second amber deposit in an eastern part of the same area, near the town of Jema (Fig.X). A third deposit, eastern, was visited in 2019 by two of us (V.B. and V.P), in the Woll locality, down the gorge of a seasonally dried out secondary affluent of the Jama River, near the town of Zemero (Fig.X). This last deposit might correspond to one of the outcrops mentioned by Coty et al. (2016) as “amber mines […] dug during […] recent years close to the town of Mahal Meda [also named Mehal Medha]”. Those three deposits are located in the North Shewa zone of the Amhara Region. The fourth amber deposit is found in the Oromia part of the North Shewa zone. It was reported to V.P. and V.B. during the previously mentioned field trip, by local amber sellers. The precise location of the outcrop were not indicate but is it located near the town of Fiche and is expected to be found down the gorge of a southern affluent of the Jama River (Fig.X).

On a mainly Cenozoic covered area, the gorges cut through formations, revealing a succession of mostly sedimentary and basaltic layers (Hofman et al., 1997; Kieffer et al., 2004; Abiy et al., 2009; Abrham et al., 2009; Tigil et al., 2009a–b; Ilfios et al., 2011). The age of the

deepest revealed formation varies with how deep the river cut through the deposits. In this area, oldest formations, such as the Triassic Adigrat Sandstone or the Jurassic deposits (Gypsum bed and Antalo Limestones), are only exposed down the gorges of the major rivers: Abai, Jama and Whenchit, while downstream parts of the two latest, as well as most of their affluents, flow through the Upper Sandstone Cretaceous formation (Abiy et al., 2009; Tigil et al., 2009a–b; Ilfios et al., 2011; Ermias, 2014) (Fig.X). It is because of erroneous lithological and stratigraphical indications, that the amber deposit described by Schmidt et al. (2010) from the Wenchit River, was first suggested to derive from the Jurassic limestone or Cretaceous Upper Sandstone Formations. The rest of those slopes and the gorges of minor rivers are constituted by Cenozoic volcanic deposits, originating from volcanic episodes spread from Pre-Oligocene to Quaternary periods (highest activity during Oligocene and Miocene periods), that illustrate the rifting context of the West Afar margin (Hofman et al., 1997; Kieffer et al., 2004; Tigil et al., 2009a–b; Ermias, 2014; Wondemneh, 2020) (Fig.X). Because the different basaltic flows covering the gorges, vary locally and are mentioned following different, mostly local, names, the reading of geological maps is somewhat challenged and the connection of formation lineaments from a map to an other can be confusing. To enable and facilitate the description of the North Shewa amber area, we choose to summarized the different eruptive events in two main volcanic episodes. The lower one, here named Lower to Mid Basalt flow, includes the basaltic deposits that occurred in the area from Pre-Oligocene to Oligocene, while the second, younger event, here named Mid to Upper Basalt flow, includes the deposits aged Oligocene-Miocene exposed down the river gorges (Fig.X). Other volcanic layers, such as the Ignimbrite or the Tarmaber-Megeze Basalt formations, are contemporary (Oligocene-Miocene) however they are only encountered on plateau (Tigil et al., 2009a–b) (Fig. X).

The visited amber layer of the Woll locality, mentioned above, is found almost at the bottom of the gorge of a minor seasonally dry river, secondary affluent of the Jama River (Fig. XX). In this area the lower volcanic episode corresponds to the Ashangi Basalt formation, while the Oligo-Miocene one corresponds to the Alajae Basalt formation (Tigil et al., 2009a–b; Ermias, 2014).

Small amber fragments are excavated from a sediment layer, associated, on the upper part, to altered and weathered basaltic blocs, probably originating from the above layer (Fig. XX). If locally the amber pieces are millimetric to centimetric, green to yellowish, bigger pieces, with colour shades from deep red to light green, can be excavated from other similar deposits such as the mines near Alem Ketema or Fiche. The above layer comprise fractured but poorly altered, large and about 2meter high basaltic blocks (Fig. XX). Basalt columns, divided into four levels of about 1-2 meter each, constitute the upper layer (Fig. XX). Difficult access because of steep slopes and dense vegetation prevented further stratigraphical and lithological observations. The deposit under the amber bearing sediment is covered by basaltic rocks, probably originating from the erosion of above layers (Fig. XX). A natural cut on a part of the deposit enabled a cross-section observation showing a great amount of basalt plates and blocs, with a vertical decreasing gradient of the rock sizes, to a medium to fine grained matrix rich with basaltic clasts. The Ashangi or Alajae nature of the layers could not have been reliably asset prevented from sufficient observations and studies. However, the relatively low depth of the gorge (about 1000m deep), compared to those of source affluent and major river upstream (Fig. XX-S1-S3), might indicate a single Alajae nature of the deposits (Tigil et al., 2009a–b).

Being doubtlessly deposited between Pre-Oligocene to Miocene events, probably Oligocene-Miocene, the first erroneous assessment of the amber to the Cretaceous Upper Sandstone is definitely rejected, while the geological observations are concordant with the new estimated Miocene dating of the resin.

It is noteworthy that the visited outcrop is found at the bottom of the river gorge among basaltic deposits and that the river bed, laying a few meters down, seems to be sandstone, similar to the Cretaceous deposits usually exposed down deeper gorges under much deeper cenozoic deposits. This observation may be compared to the outcrop description of green amber reported "within Cretaceous age sandy limestones just under the contact with Cenozoic volcanic rocks" (Kiefert, 2015; Kiefert et al., 2015). The mentionned deposit might have been noticed down similar

stratigraphical successions, with a close sandstone or limestone river bed, leading to the misinterpreted stratigraphical origin of the amber bearing sediment.

Conclusion

The green Ethiopian amber is natural and is not to be confused with the so-called « green amber » available on the gem market, that results from treating natural amber or copal under heat and pressure in an autoclave (Abduriyim et al., 2009). The green and greenish-yellow amber samples that we obtained for the present study were raw, unpolished samples with the surrounding sediment still attached to the outer surface.

Acknowledgements. We thank xxx for providing amber pieces for this study; Jacek Szwedo (Univ. Gdańsk) for information on some amber deposits; Paul Tafforeau and Carmen Soriano (ESRF, Grenoble) for the synchrotron imaging of the *Technomyrmex* specimen; the ESRF for attribution of beamtime on beamline ID19; and Emilian Pricop (Romania) for pointing the preliminary identification of the mymarid genus *Alaptus*. Partial support for this work was provided by xxx.

References

Abduriyim A., Kimura H., Yokoyama Y., Nakazono H., Wakatsuki M., Shimizu T., et al. (2009). Characterization of "green amber" with infrared and nuclear magnetic resonance spectroscopy. Gems & Gemology, 45(3): 158–177.

Abiy A., Dejene H., Fekadu H., Feredu C., Mulugeta H., & Temesgen A. (2009). Geological map of Debre Markos sheet (NC37-6), scale 1:250,000. Ethiopian Institute of Geological Survey, Addis Ababa, Ethiopia.

Abrham M., Alemu G., Assegid G., Kiflemariam G., Metebie M., Tigil B., Yonas H., & Zulfa A. (2009). Geological map of Debre Birhan area (NC37-11), scale 1:250,000. Ethiopian Institute of Geological Survey, Addis Ababa, Ethiopia.

Anderson K. B., Winans R. E.,& Botto R. E. (1992) The nature and fate of natural resins in the geosphere - II. Identification, classification and nomenclature of resinites. Organic Geochemistry 18: 829–841.

Azorsa F., Fisher B.L. (2018) Taxonomy of the ant genus *Carebara* Westwood (Formicidae, Myrmicinae) in the Malagasy Region. *ZooKeys* 767: 1–149.

Behi Z.D.A., Yao N.J.P., N'Guessan Y.M., Bie G.R., Digbehi Z.B. (2016). Etude sédimentologique et palynologique des aquifères du tertiaire des régions des lagunes (Abidjan) et du sud Comoé (Nouamou): Implication paleoenvironnementale. *International Journal of Innovation and Applied Studies*, 17(3): 915-926.

Bouju V. & Perrichot V. (2020). A review of amber and copal occurrences in Africa and their paleontological significance. *BSGF-Earth Sciences Bulletin* 191. doi: 10.1051/bsgf/2020018.

Bouju V., Feldberg K., Kaasalainen U., Schäfer-Verwimp A., Hedenäs L., et al. (2021). Miocene Ethiopian amber: A new source of fossil cryptogams. *Journal of Systematics and Evolution*. doi: 10.1111/jse.12796.

Bray P. S. & Anderson K. B. (2009) Identification of Carboniferous (320 Million Years Old) class Ic amber. Science 326: 132–134. doi: 10.1126/science.1177539.

Coty D., Lebon M., & Nel A. (2016). When phylogeny meets geology and chemistry: doubts on the dating of Ethiopian amber. Annales de la Société entomologique de France, 52(3): 161–166.

Dlussky G. M. & Rasnitsyn A. P. (2007). Paleontological record and stages of ants evolution. Uspekhi sovremennoi biologii [Advances in Current Biology], 127(2): 118–134 (in Russian, with English summary).

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

Eisawi, A. A. M. (2007) Palynological and palaeoenvironmental interpretation of the Late Cretaceous to Tertiary strata of the Melut Basin (southeast Sudan). Unpublished Msc thesis available on the internet.: 1–130.

Ermias B. (2014). Landslide hazard zonation around the route from Alemketema town to Ambat village, North Shewa, Ethiopia. Addis Ababa University *Unpublished master thesis*.

Fisher B. L. (2009) Two new dolichoderine ant genera from Madagascar: *Aptinoma* gen. n. and *Ravavy* gen. n. (Hymenoptera: Formicidae). Zootaxa 2118: 37-52.

Frahm J.P. (2003). Climatic habitat differences of epiphytic lichens and bryophytes. *Cryptogamie-Bryologie*, 24(1): 3-14.

Gbangbot J.M.K., Bié G.R., Diangone E., Yao N.J.P., Digbehi Z.B. (2019). Palynological and Paleoecological Characterizatio of Upper Eocene-lower Miocene Deposits of the Southeastern Part of the Onshore Sedimentary Basin of Côte d'Ivoire (West Africa). *Asian Journal of Geological Research*, 2(2): 1-15.

Gradstein S.R. (1992). Threatened bryophytes of the neotropical rain forest: a status report. *Tropical bryology*, 6(1): 83-93.

Gradstein S.R., Churchill S.P., Salazar-Allen N. (2001). Guide to the bryophytes of tropical America. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 86: 1-577.

Guénard B., Perrichot V., & Economo E. P. (2015). Integration of global fossil and modern biodiversity data reveals dynamism and stasis in ant macroecological patterns. Journal of Biogeography, 42: 2302–2312, doi:10.1111/jbi.12614.

Heinrichs J., Scheben A., Bechteler J., Lee G.E., Schäfer-Verwimp A., et al. (2016). Crown group Lejeuneaceae and pleurocarpous mosses in Early Eocene (Ypresian) Indian amber. *PLoS One*, 11(5).

Hofmann C., Courtillot V., Féraud G., Rochette P., Yirgu G., Ketefo E., & Pik R. (1997). Timing of the Ethiopian flood basalt event and implications for plume birth and global change. Nature, 389: 838–841.

Howes F. N. (1949). The copals. In: Vegetable gums and resins, pp. 93–103. Waltham, USA: Chronica Botanica.

Ikegwuonu O.N. & Umeji O.P. (2016). Palynological age and palaeoenvironment of deposition of Mid-Cenozoic sediments around Umuahia, Niger delta basin, southeastern Nigeria. *Journal of African Earth Sciences* 117: 160-170.

Ilfios T., Assiged G., Matebe M., Suraphel M., Yonas H., Temesgen A., Degene H., Abreham M., Alemu G., Mulugeta H., Ferede C., & Kiflemariam G. (2011). Geological map of the Addis Ababa area (NC37-10), scale 1:250,000. Ethiopian Institute of Geological Survey, Addis Ababa, Ethiopia.

Itam A.E., Inyang D.O., Umana U.S., Akpan E.B., & Udinmwen E. (2016). Palynostratigraphy of Lemna Road Transect of Benin Formation, Calabar Flank, Nigeria. *Asian Journal of Physical and Chemical Sciences*: 1-10.

Jennifer Y.E., Mebradu S.M., & Imasuen O.I. (2012). Paleoenvironmental studies of well "AX" in the Niger delta. *International Research Journal of Geology and Mining*, 2(5): 113-121

Kiefert L. (2015) Natural green amber from Ethiopia. In: Proceedings of the 34th International Gemmological Conference, Vilnius, Lithuania: 22–25.

Kiefert L., Schollenbruch K., & Xu W. (2015) Natural green amber from Ethiopia. In: 13th Swiss Geoscience Meeting, Basel, Switzerland. Abstract volume pp. 130–131.

Kieffer B., Arndt N., Lapierre H., Bastien F., Bosch D., Pecher A., Yirgu G., Ayalew D., Weis D., Jerram D. A., Keller F., & Meugniot C. (2004). Flood and Shield Basalts from Ethiopia: Magmas from the African Superswell. Journal of Petrology, 45(4), 793–834. doi: 10.1093/petrology/egg112.

Lambert J. B., Santiago-Blay J. A., & Anderson H. M. (2008). Chemical signatures of fossilized resins and recent plant exudates. Angewandte Chemie International Edition, 47(50): 9608–9616.

Lambert J. B., Heckenbach E. A., Hurtley A. E., Wu Y., & Santiago-Blay J. A. (2009). Nuclear magnetic resonance spectroscopic characterization of legume exudates. Journal of Natural Products, 72(6): 1028–1035.

Langenheim J. H. (2003). Plant resins: chemistry, evolution, ecology, and ethnobotany. Portland, Cambridge: Timber Press; 586 p.

Langenheim J.H., Stubblebine W.H., Lincoln D.E., Foster C.E. (1978). Implications of variation in resin composition among organs, tissues and populations in the tropical legume Hymenaea. *Biochemical systematics and ecology*, 6(4): 299-313.

LaPolla J. S., Dlussky G. M., & Perrichot V. (2013) Ants and the fossil record. Annual Review of Entomology 58: 609–630. doi: 10.1146/annurev-ento-120710-100600.

Lieberburg I., Kranz P.M., & Seip A. (1975). Bermudian ants revisited: the status and interaction of *Pheidole megacephala* and *Iridomyrmex humilis*. *Ecology*, 56(2): 473-478

McCoy V.E., Boom A., Solórzano Kraemer M.M., Gabbott S.E. (2017). The chemistry of American and African amber, copal, and resin from the genus *Hymenaea*. *Organic Geochemistry*, 113: 43-54. Doi : 10.1016/j.orggeochem.2017.08.005.

Nohra Y. A., Perrichot V., Jeanneau L., Le Pollès L., & Azar D. (2015). Chemical characterization and botanical origin of French ambers. Journal of Natural Products, 78(6): 1284–1293. doi: 10.1021/acs.jnatprod.5b00093.

Parr C.L., Ryan B.J., & Setterfield, S.A. (2010). Habitat complexity and invasive species: the impacts of gamba grass (Andropogon gayanus) on invertebrates in an Australian tropical savanna. *Biotropica*, 42(6): 688-696.

Schlüter T. & Von Gnielinski F. (1987). The East African copal - Its geologic, stratigraphic, palaeontologic significance and comparison with other fossil resins of similar age. National Museums of Tanzania Occasional Paper, 8: 1–32.

Schmidt A. R., Perrichot V., Svojtka M., Anderson K. B., Belete K. H., Bussert R., Dörfelt H., Jancke S., Mohr B., Mohrmann E., Nascimbene P. C., Nel A., Nel P., Ragazzi E., Roghi G., Saupe E. E., Schmidt K., Schneider H., Selden P. A., & Vávra N. (2010a) Cretaceous African life captured in amber. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA 107: 7329–7334. doi: 10.1073/pnas.1000948107.

Schmidt A. R., Dörfelt H., Struwe S., & Perrichot V. (2010b) Evidence for fungivory in Cretaceous amber forests from Gondwana and Laurasia. Palaeontographica B 283: 157–173.

Seifert B. (2013). Hypoponera ergatandria (Forel, 1893)–a cosmopolitan tramp species different from H. punctatissima (Roger, 1859)(Hymenoptera: Formicidae). *Soil Organisms*, 85(3): 189-201.

Sharaf M.R., Al Dhafer H.M., Aldawood A.S. (2018) Review of the ant genus *Technomyrmex* Mayr, 1872 in the Arabian Peninsula (Hymenoptera, Formicidae). *ZooKeys* 780: 35-59.

Shaw D., Logan P.C., & Weston J. (2008). A palynological study of Neogene and Holocene sediments from Lake Albert, Uganda, with implications for vegetation and climatic changes in East Africa. *Search and Discovery Article*, 50180.

Siew Fong Y. & Said U. (2002). Palynological study on a rock sequence at Bar:-dar Tenggara, Johor. In: *Geological Society of Malaysia Annual Geological Conference 2002*: 185-189.

Solórzano Kraemer M. M. (2007). Systematic, palaeoecology, and palaeobiogeography of the insect fauna from the Mexican amber. Palaeontographica A, 282(1-6): 1–133.

Stead D. T. & Awad M. Z. (2005). Palynological zonation of Cenozoic non-marine sediments, Muglad Basin, Sudan. *From:* Powell, A. J. & Riding, J. B. (eds) *Recent Developmensts in Applied Biostratigraphy.* The Micropalaeontology Society, Special Publications 161–178.

Terayama M. (1999). Taxonomic studies of the Japanese Formicidae, Part 4. Three new species of Ponerinae. *Memoirs of the Myrmecological Society of Japan*, 1: 7-15.

Tigil B., Ilfios T., Abiy A., Genet Y., Teferi Z., Henok B., Melesse T., Tesfaye D., & Tadesse A. (2009a). Geology of the Were-Ilu Area. Geological Survey of Ethiopia, Memoir 25, 56pp.

Tigil B., Ilfios T., Abiy A., Genet Y., Teferi Z., Henok B., Melesse T., Tesfaye D., & Tadesse A. (2009b). Geological map of the Were Ilu area (NC37-7), scale 1:250,000. Ethiopian Institute of Geological Survey, Addis Ababa, Ethiopia.

van der Werf I. D., Fico D., de Benedetto G. E., & Sabbatini L. (2016). The molecular composition of Sicilian amber. Microchemical Journal, 125: 85–96. doi:10.1016/j.microc.2015.11.012.

Ward P. S., Brady S. G., Fisher B. L., & Schultz T. R. (2010) Phylogeny and biogeography of dolichoderine ants: effects of data partitioning and relict taxa on historical inference. Systematic Biology 59: 342–362. doi: 10.1093/sysbio/syq012.

Ward P. S., Brady S. G., Fisher B. L., & Schultz T. R. (2015) The evolution of myrmicine ants: phylogeny and biogeography of a hyperdiverse ant clade (Hymenoptera: Formicidae). Systematic Entomology 40: 61–81. doi:10.1111/syen.12090.

Wondemneh P. (2020). Groundwater resource potential assessment in Temcha River catchment, Upper Blue Nile Basin, Ethiopia. Addis Ababa University, *Unpublished master thesis*.

Wunderlich J. (2008) The dominance of ancient spider families of the Araneae: Haplogynae in the Cretaceous, and late diversification of advanced ecribellate spiders of the Entelegynae after the Cretaceous-Tertiary boundary extinction events, with descriptions of new families. Beiträge zur Araneologie 5: 524–674.

Wunderlich J. (2015) On the evolution and the classification of spiders, the Mesozoic spider faunas, and descriptions of new Cretaceous taxa mainly in amber from Myanmar (Burma) (Arachnida: Araneae). Beiträge zur Araneologie 9: 21–408.

Yong G., Matile-Ferrero D., Peeters C. (2019). *Rhopalomastix* is only the second ant genus known to live with armoured scale insects (Diaspididae). *Insectes Sociaux*, 66(2): 273-282.

Yoshimura M. & Fisher B. L. (2011) A revision of male ants of the Malagasy region (Hymenoptera: Formicidae): key to genera of the subfamily Dolichoderinae. Zootaxa 2794: 1–34.

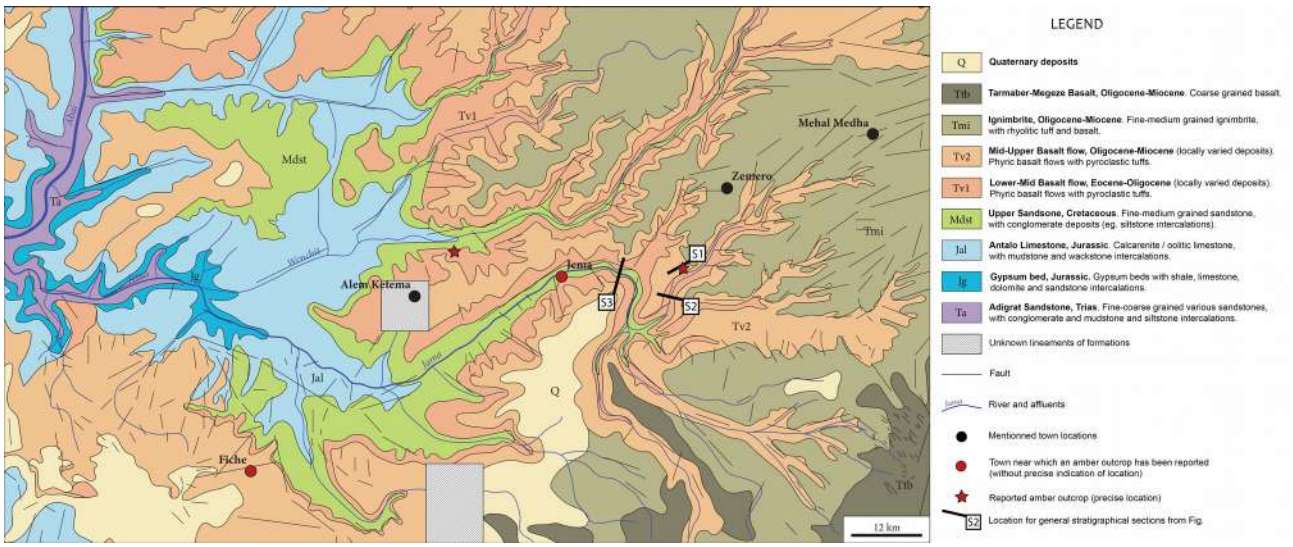


Fig. XXX-1. Geological map of the Ethiopian amber deposits area, North Shewa zone, Ethiopia (based on the geological maps of Abrham et al. (2009), Abiy et al. (2009), Tigil et al. (2009b) and Ilfios et al. (2011)). Amber outcrops of known location located by red stars: near Alem Ketema (Schmidt et al., 2010) and deposit of Woll, near Zemero (VB & VP pers. data.); red rounds indicate town near which an amber outcrop has been reported without further indication of location: Jema (Coty et al., 2016) and Fiche (VB & VP pers. data.). Connection between the formation outlines on the four compiled maps is sometimes challenged by the varied formation represented and the different precision degree of the outlines, the areas where the connections were unclear are left blank (hatched rectangles). River sections, labelled S1, S2 and S3, locate stratigraphical sections presented on fig. XXX-2.

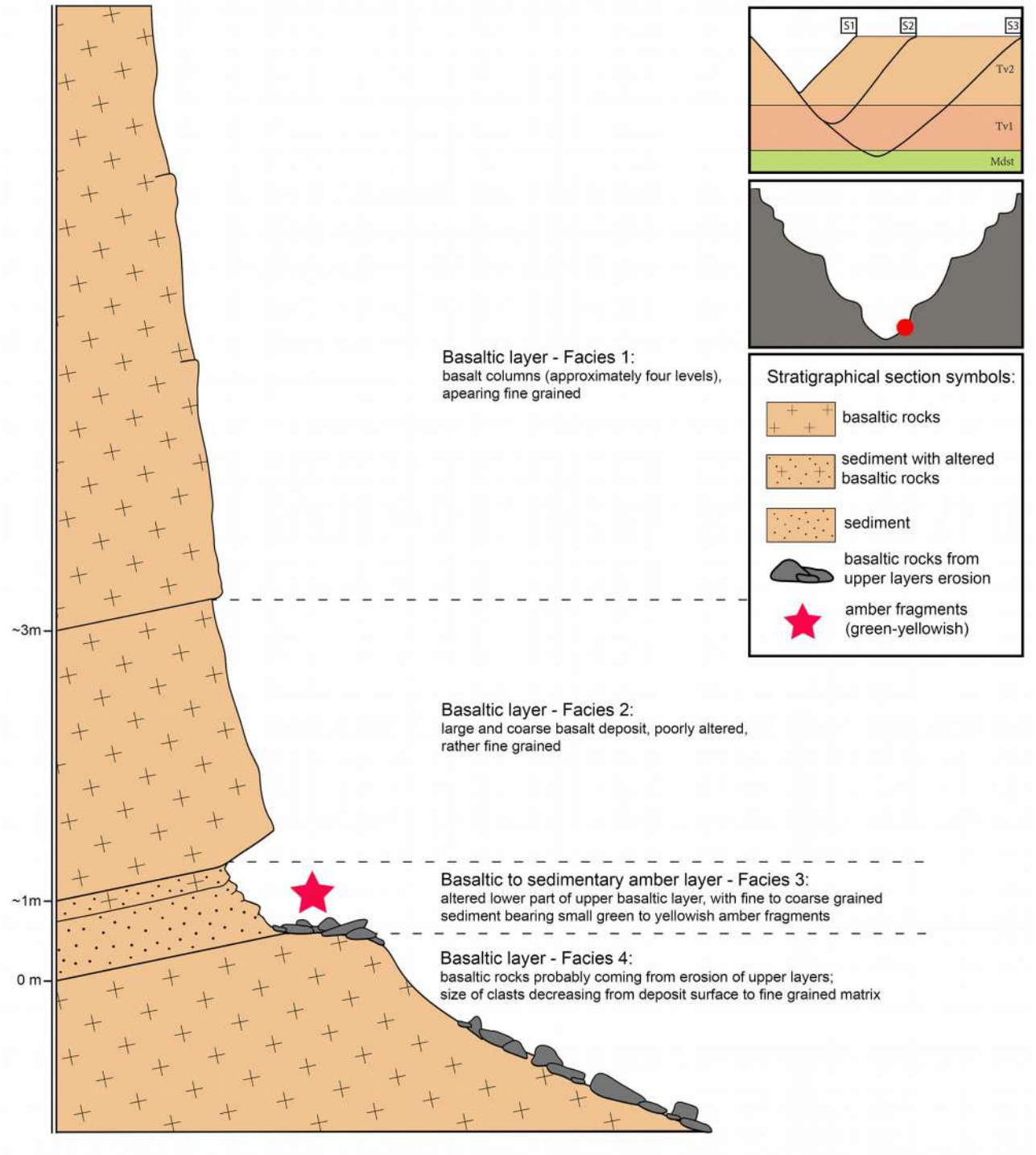


Fig. XXX-2. Stratigraphical section of the amber outcrop of the Woll locality (VB & VP pers. data). Upmost insert: Indication of general stratigraphical sections (S1, S2 and S3 located on Figure XXX-1), comparing the different incising degree though major deposits in the area (Tv2 = Mid-Upper Basalt flow, Tv1 = Lower-Mid Basalt flow and Mdst = Upper sandstone): S1- Woll locality, seasonally dry Jama secondary affluent (Tv2 outcrops), S2- deeper gorge of Jama primary affluent (upstream to S1) (Tv2, Tv1), S3- gorge of dowstream part of the major Jama river (upstream to S1 and S2) (Tv2, Tv1, Mdst) (based on Tigil et al., 2009a–b). Lower insert: Position of amber outcrop stratigraphical section (red dot) down the gorge of the Woll locality (S1).

Table 1. Material examined for the present study.
[a] including amber + sediment; [b] Y = yellowish, R = reddish (oxidized), G = green.

Sample #	Sample weight[a] and number of amber pieces	Amber piece # and color[b] for present study	GC-MS #	Ant inclusions	Locality	Source
2010.1	ca. 1500 gr. 62 pcs.	NHMW.N6965 (Y)	voir Youssef	–	Wenchit River	M. Svojtka
		NHMW.N6976 (Y)		1w	Wenchit River	M. Svojtka
2014.1	<100 gr. 7 pcs.	DC1 (Y)	–	–	Wenchit River	D. Coty
		DC2 (R)	–	–	Wenchit River	D. Coty
		DC3 (Y)	Eth8	–	Wenchit River	D. Coty
2015.1	ca. 1500 gr. 300 pcs.	NIGPAS/ IGR.ET2015/001 (G)	Eth7	5m, 1q, 2w	unknown	Y. Goldman
		NIGPAS/ IGR.ET2015/002 (G)	Eth2	2m	unknown	Y. Goldman
		NIGPAS/ IGR.ET2015/003 (G)		1w	unknown	Y. Goldman
		NIGPAS/ IGR.ET2015/004 (Y)		2w	unknown	Y. Goldman
		NIGPAS/ IGR.ET2015/005 (NA)		1m	unknown	Y. Goldman
		NIGPAS/ IGR.ET2015/006 (NA)		1m	unknown	Y. Goldman
		NIGPAS/ IGR.ET2015/007 (NA)		NA	unknown	Y. Goldman
		NIGPAS/ IGR.ET2015/008 (NA)		1m	unknown	Y. Goldman
		NIGPAS/ IGR.ET2015/009 (Y)	Eth3	2m	unknown	Y. Goldman
		NIGPAS/ IGR.ET2015/010 (NA)		NA	unknown	Y. Goldman
		NIGPAS/ IGR.ET2015/011		1m, 1w	unknown	Y. Goldman

Sample #	Sample weight[a] and number of amber pieces	Amber piece # and color[b] for present study	GC-MS #	Ant inclusions	Locality	Source
		(NA)				
		YG3 (Y)	Eth6	4m, 1w	unknown	Y. Goldman
2016.1	ca. 500 gr. n pcs.	GLD-2016-1 (Y)	Eth1	–	unknown	Y. Goldman
		GLD-2016-2 (Y)	Eth5	–	unknown	Y. Goldman
2019.1	ca. 15 pcs	IGR.ET2019/001 (G)		5m	Jama River	B. Teferi
		IGR.ET2019/003 (R)		1m	Jama River	B. Teferi
		IGR.ET2019/006 (R)		8w	Jama River	B. Teferi
		IGR.ET2019/007 (R)		NA	Jama River	B. Teferi
		IGR.ET2019/010?		3w	Jama River	B. Teferi
		IGR.ET2019/020			Jama River	B. Teferi
		IGR.ET2019/021			Jama River	B. Teferi
		IGR.ET2019/022		1m, 1w	Jama River	B. Teferi
2020.1	ca. 19 pcs	IGR.ET2020/001 (R)		1w	unknown	Y. Goldman
		IGR.ET2020/002 (Y)		7w	unknown	Y. Goldman
		IGR.ET2020/003 (R)		13w	unknown	Y. Goldman
		IGR.ET2020/004 (R)		5w	unknown	Y. Goldman
		IGR.ET2020/005 (Y)		10w	unknown	Y. Goldman
		IGR.ET2020/006 (R)		2w	unknown	Y. Goldman
		IGR.ET2020/007 (R)		1m	unknown	Y. Goldman
		IGR.ET2020/008 (R)		1m	unknown	Y. Goldman
		IGR.ET2020/013 (G)		1w	unknown	Y. Goldman
		IGR.ET2020/014 (Y)		1m, 2w	unknown	Y. Goldman
		IGR.ET2020/018 (R)		1m	unknown	Y. Goldman
		IGR.ET2020/019 (G)		1m	unknown	Y. Goldman

Table 2. List of ant inclusions examined in Ethiopian amber for the present study.

Subfamily	**Genus**	**Caste**	**Collection #**
Dolichoderinae	*Ravavy*	2m	NIGPAS/IGR.ET2015/001a, 002a
	Technomyrmex	1w	NHMW.N6976
Formicinae	Indet.	1w	IGR.ET2019/020
Myrmicinae	*Carebara*	5m	NIGPAS/IGR.ET2015/001b, 001c, 001d, 002b, 011
	Melissotarsus	1m, 5w	NIGPAS/IGR.ET2015/001b IGR.ET2019/010, 022 IGR.ET2020/013c, 014c
	Monomorium	1m, 9w	NIGPAS/IGR.ET2015/009 IGR.ET2019/006b, 006d IGR.ET2020/014a
	Rhopalomastix	1aQ, 1w	NIGPAS/IGR.ET2015/001b
	Trichomyrmex	3m, 1aQ, 40w	NIGPAS/IGR.ET2015/004, 007 IGR.ET2019/003 IGR.ET2020/001, 002, 003, 004, 005, 006, 007a, 008
	Pheidole	1w	IGR.ET2019/021
	Crematogastrini n. gen. (cf. *Rhopalomastix*)	1m, 1aQ, 1w	NIGPAS/IGR.ET2015/001b, 008
	Crematogastrini indet. (*Cyphoidris*?)	1m	NIGPAS/IGR.ET2015/011b
	indet.	2m, 1w	NIGPAS/IGR.ET2015/008, 011, IGR.ET2019/022
Ponerinae	*Cryptopone*	1m	NIGPAS/IGR.ET2015/006
	Hypoponera	1m	NIGPAS/IGR.ET2015/009
	Ponerini indet.	5m	NIGPAS/IGR.ET2015/005, 010 IGR.ET2020/014b, 018, 019
Pseudomyrmecinae	*Tetraponera*	1w	NIGPAS/IGR.ET2015/003
Indet.		5m	IGR.ET2019/001

III. Matériel et méthode

A. Les données sédimentaires

1. La mission de terrain

Une mission de terrain en Ethiopie a été réalisée du 7 au 14 juin 2019 avec V. Perrichot, grâce au soutien financier de la bourse INTERVIE du CNRS-INSU, dévoyée à V. Perrichot pour l'étude de l'ambre d'Ethiopie. Sur place nous avons été guidés par B. Teferi (Addis Abeba, Ethiopie).

Les objectifs de cette mission étaient la visite de trois affleurements d'ambre dont les localisations nous avaient été préalablement signalées, leur étude géologique et le prélèvement de roches pour datation. La visite d'un site nécessite l'aval du ministère des mines d'Ethiopie. Les démarches administratives menées sur place afin d'obtenir cette autorisation pour une localité se sont révélées plus compliquées et chronophages que prévu. De plus, les localités se situent en différentes zones, séparées par des rivières limitant les accès routiers. Par la route, les alentours de Zemero ou d'Alem Ketema (villages proches de deux des localités ciblées par la mission) peuvent être rejoints en une journée depuis Addis Abeba (cf. Fig. 17, localité 1 et 3). En revanche, et contrairement à ce que nous avions jusqu'alors envisagé, il n'existe pas de route permettant de rejoindre directement l'un des villages depuis l'autre. Se rendre sur ces deux zones reviendrait donc à quatre jours de trajet, auxquels s'ajoutent les durées des démarches administratives locales. Ne disposant pas de suffisamment de temps sur place, nous avons dû nous limiter à la visite d'un unique affleurement encore peu appréhendé : la localité Woll, à proximité de la ville de Zemero, proche de Mehal Medha, zone North Shewa de l'Amhara.

La localité est située au niveau d'une rivière asséchée, à environ 28km au sud-ouest de Zemero. Le niveau à ambre affleure au fond de la gorge et n'est accessible qu'à pied. Le départ se fait sur le plateau à une altitude de 2700m environ. La descente permettant d'y accéder s'effectue sur 4.5km pour 800m de dénivelé. Sur place, nous avons pu réaliser des observations de la stratigraphie des dépôts et prélever des échantillons de sédiments de la couche fossilifère ainsi que des roches basaltiques des niveaux supérieurs.

L'ambre étant reconnu comme une gemme de valeur commerciale par le ministère des mines éthiopien, aucun prélèvement personnel n'est autorisé. Une vingtaine de pièces d'ambre d'un autre gisement ont pu néanmoins être acquis auprès de notre contact et guide local lors de notre séjour. Le matériel en question provient d'un gisement localisé aux alentours de la ville de Fiche à l'ouest d'Addis Abeba en Oromia (cf. Fig. 17, gisement indéterminé 4).

Ayant acquis une meilleure connaissance des localisations des affleurements et des démarches à suivre au cours de cette mission, nous espérions pouvoir retourner en Ethiopie, sur le gisement de Fiche plus proche d'Addis Abeba et pouvant relier plus facilement la route menant à Alem Ketema. Hélas, des évènements politiques ayant suivi, et la situation sanitaire en 2020-2021, n'ont pas permis d'y retourner au cours de la thèse.

2. L'analyse des prélèvements de roche

Les échantillons de roches et sédiments prélevés sur le site de Woll ont été analysées par différents spécialistes lors de notre retour en France.

Une analyse radiochronologique a été tentée par Marc Poujol (Géosciences Rennes, France) sur les échantillons de la couche basaltique, via méthode U/Pb (Uranium-Plomb) reposant sur la présence d'apatites ou zircons. Seules des apatites ont été trouvées, et leur concentration en uranium nulle (0ppm) n'a pas permis de datation.

Une nouvelle approche a été envisagée par datation sur roche totale, visant à étudier les concentrations de manganèse et potassium. Cependant cette méthode nécessite une quantité conséquente de roche à analyser dont nous ne disposons pas pour le moment, faute de nouveaux prélèvements sur le terrain.

Le prélèvement sédimentaire a été étudié par J. Cole (Tie-Point Géosciences Ltd., Royaume-Uni). La fraction sableuse du faciès ne révèle que très peu de palynomorphes et n'est pas indicatrice d'un âge en particulier. La fraction argileuse, plus riche en palynomorphes, présente un assemblage semblable à celui décrit dans des échantillons obtenus plus tôt des gisements d'Alem Ketema et Jema (cf. Fig. 17, localité 1 et gisement indéterminé 2). La distribution temporelle de l'assemblage a permis de vérifier l'âge probable miocène moyen du dépôt de l'ambre (données détaillées plus tôt dans l'article Bouju et al. *en cours*–3, cf. II.C.). La composition palynologique et les éléments du lithofaciès ont également apporté des précisions quant à la flore et au type d'environnement accompagnant l'écosystème de l'ambre. Les données et leurs implications sont détaillées et discutées dans la partie de reconstitution paléoenvironnementale (cf. VII.).

B. Le matériel fossile étudié

1. Acquisition et collection

L'échantillon d'ambre d'Ethiopie étudié durant cette thèse a été constitué par plusieurs acquisitions provenant de différentes localités. Le premier échantillon a été obtenu antérieurement à la thèse, en 2015, il est constitué d'une dizaine de pièces d'ambre, préservant une trentaine d'inclusions. Le matériel provient d'un ou plusieurs affleurements dont la localisation n'a pas été transmise. Après leur étude, les pièces seront conservées au sein de la collection de l'Institut de Géologie et Paléontologie de la Chinese Academy of Sciences de Nanjing (NIGPAS), (Nanjing, Chine). Quelques spécimens seront également donnés à la collection du Département et Musée Géologiques de l'Université de Rennes 1 (IGR) (Rennes, France). Dans ce manuscrit le matériel en question est référencé NIGPAS/IGR.ET2015/_ (ou PB).

En début d'année 2019, dix-neuf nouvelles pièces (un peu moins d'une centaine de spécimens) ont été obtenues auprès d'un collectionneur privé : Yale Goldman. Les pièces référencées IGR.ET2020/_ sont conservées au sein de la collection IGR. La localité d'origine de ces éléments n'est pas connue.

Lors de la mission en Ethiopie en juin 2019, dix-huit pièces supplémentaires ont été acquises auprès de notre guide, revendeur d'ambre à Addis Abeba, provenant toutes de l'affleurement proche de la ville de Fiche. Les pièces, référencées IGR.ET2019/_, sont également conservées au sein de la collection IGR.

Un lot d'ambre d'Ethiopie du Muséum des Inclusions de l'Ambre de Gdańsk (MAIG, Pologne) est actuellement étudié par J. Szwedo et B. Bojarski (Univ. Gdańsk, Pologne). Ce lot représente environ cinq kilogrammes d'ambre ayant jusqu'alors révélé plus de deux-cents inclusions. Une collaboration a été établie visant à un partage des données taxinomiques entre l'Université de Gdańsk et Géosciences Rennes. En novembre 2019, lors d'une mission au sein du laboratoire de paléontologie du département de zoologie des invertébrés et de parasitologie de l'Université de Gdańsk, certaines inclusions de la collection ont pu être observées afin d'aider à leur identification. La plupart des spécimens d'hépatiques et certaines fourmis ont également été empruntés pour de plus amples études au laboratoire de Géosciences de Rennes. Les inclusions mentionnées par la suite, conservées au sein de la collection du Museum de Gdańsk (MAIG) sont référencées MAIG_. Actuellement en cours d'étude par B. Bojarski et J. Szwedo, les spécimens ne sont pas illustrés dans ce manuscrit, en dehors des articles de taxinomie réalisés dans le cadre de la collaboration. L'ajout de ces données a permis de mener les analyses de diversité et

paléoécologie sur un assemblage plus important et donc plus représentatif de l'écosystème miocène éthiopien.

L'inventaire de la diversité des inclusions dans l'ambre d'Ethiopie comprend quelques spécimens provenant d'autres collections, telles que celle du Département de Minéralogie et Pétrologie du Museum d'Histoire Naturelle de Vienne, Autriche (NHMW), ou la collection privée de J. Velten (Allemagne).

Au total, plus de trois cents identifications sont prises en compte dans cette étude, dont plus d'une centaine ayant été réalisées au cours de ce travail de thèse. Le détail des pièces et leurs inclusions sont listés en Annexe 3.

2. Les propriétés de l'ambre d'Ethiopie

La couleur des fragments d'ambre d'Ethiopie varie du rouge sombre au vert translucide, avec des pièces aux teintes intermédiaires jaunes à orangées (Fig.20). Ces différentes teintes, étaient d'abord pensées traduire des origines différentes mais ne semblent finalement pas dépendre des localités d'affleurement. Un unique site peut présenter à la fois des pièces vertes, jaunes ou rouges, comme cela a pu être attesté par nos contacts locaux et à l'échelle de l'échantillon IGR.ET2019/_ provenant du gisement proche de Fiche.



Figure 20 : Aperçu des variétés de teinte des pièces de l'ambre d'Ethiopie (d'après Bouju & Perrichot, 2020). (Echelles=1cm)

Sachant que des évènements environnementaux tels que l'oxydation peuvent avoir des conséquences sur la couleur de l'ambre, il a été envisagé que les différences de teintes traduisent des conditions de formation, enfouissement ou diagenèse distinctives. Les inclusions de l'ambre d'Ethiopie présentent de fait des niveaux de préservations variables. Certains spécimens sont déformés et compressés et d'autres au contraire ont une excellente préservation en trois dimensions, avec des détails cellulaires visibles sur les végétaux, ou des structures morphologiques infra-millimétriques distinguables sur les arthropodes. Afin de vérifier un possible lien de causalité entre le contexte de préservation et la couleur de la résine, une comparaison a été réalisée, entre le degré de préservation des inclusions (indicatrice de conditions diagénétiques) et la couleur de la pièce (cf. Annexe 4). Celle-ci ne semble pas révéler de corrélation entre les observations, d'ailleurs, les inclusions altérées ou dégradées se retrouvent dans les pièces sombres comme les plus claires, et des inclusions en très bon état de préservation sont retrouvées au sein de pièces rouges sombre. Cependant, la déformation ou compression des inclusions peut également être liée aux conditions antérieures à la diagenèse, et dans certains cas la distinction du scénario taphonomique (diagénétique ou antérieur) ne peut être discriminé avec assurance. Il est ainsi possible que la comparaison décrite ne soit donc pas véritablement significative. Néanmoins, la possibilité d'une influence du facteur diagénétique ne peut être entièrement rejetée puisque les pièces présentant des craquelures en surface, indicatrices d'altérations, semblent exclusivement de teinte rouge sombre (e.g. Fig.21).

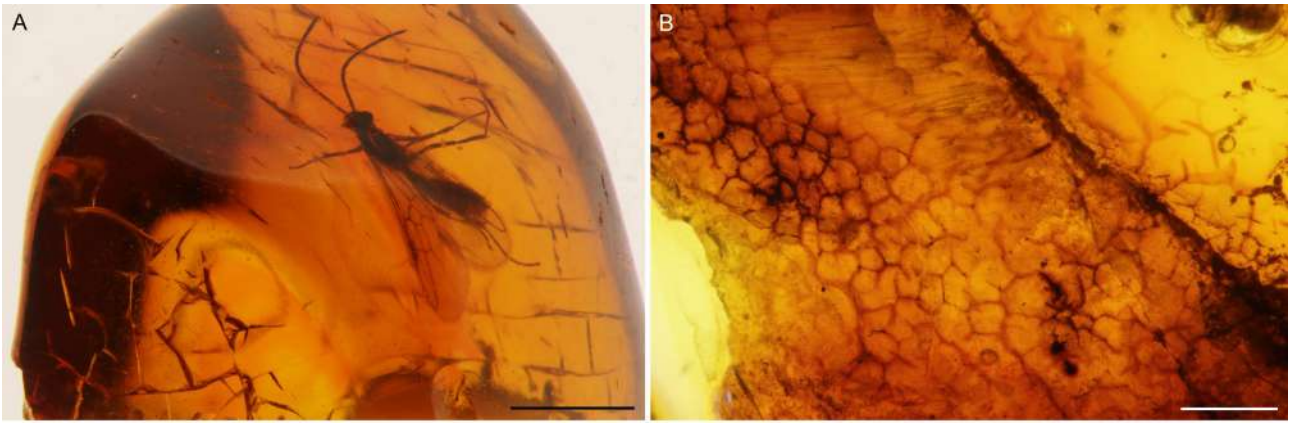


Figure 21 : Exemples de pièces d'ambre d'Ethiopie dont la couleur rouge sombre pourrait être liée aux conditions diagénétiques subies, traduites par la présence de craquelures en surface : **A.** IGR.ET2020/018a, **B.** IGR.ET2020/004. (Echelles=2mm).

Par ailleurs, on note que certaines variations de teintes sont constatées sur le pourtour seul de certaines pièces et disparaissent lorsque celui-ci est poli. Cet assombrissement d'une partie de la résine pourrait cette fois-ci attester des conditions environnementales de polymérisation. En effet, pour une coulée de résine, les zones proches de la surface sont exposées plus longtemps à

l'air libre que les couches en profondeur, et ont tendance à s'assombrir davantage sous l'effet de l'oxydation. Cette exposition altérante n'ayant cependant pas nécessairement d'impact sur les spécimens, protégés plus en profondeur, cela expliquerait la présence d'inclusions non dégradées dans une pièce de teinte sombre.

Une autre explication serait encore une différence d'origine botanique des coulées, pouvant s'exprimer par des propriétés physiques distinctes, de teinte, mais aussi, par exemple, de viscosité. Pour le moment, les analyses chimiques de l'ambre d'Ethiopie n'ont pas mis en évidence de traces d'origines multiples mais cette hypothèse n'en demeure pas exclue. Il serait nécessaire de comparer les analyses chimiques des ambres rouges et verts d'un même gisement mais aussi de différents gisements (e.g. ambre rouge-jaune d'Alem Ketema et ambre vert de Zemero), afin de vérifier ces possibles variations de signatures.

Enfin, la taille et la densité de la pièce et de son contenu peuvent avoir un effet sur la teinte perçue. Il semblerait que les pièces les plus claires et les plus translucides soient également les plus fines, et que les pièces les plus grandes et les plus épaisses soient les plus sombres. Cette piste a été creusée lors de la préparation des inclusions avec l'observation de l'éclaircissement des pièces rouges à orangées une fois sectionnées ou polies (e.g. Fig.22). Cette observation n'est en rien surprenante puisque cet effet assombrissant de la densité est justement l'une des raisons pour lesquelles les pièces d'ambre doivent être affinées pour faciliter la distinction des inclusions (cf. Chap.II, III.C.1.). Il est ainsi attendu de retrouver dans un même échantillon des pièces épaisses rouges à orangées et des pièces plus fines jaunes.

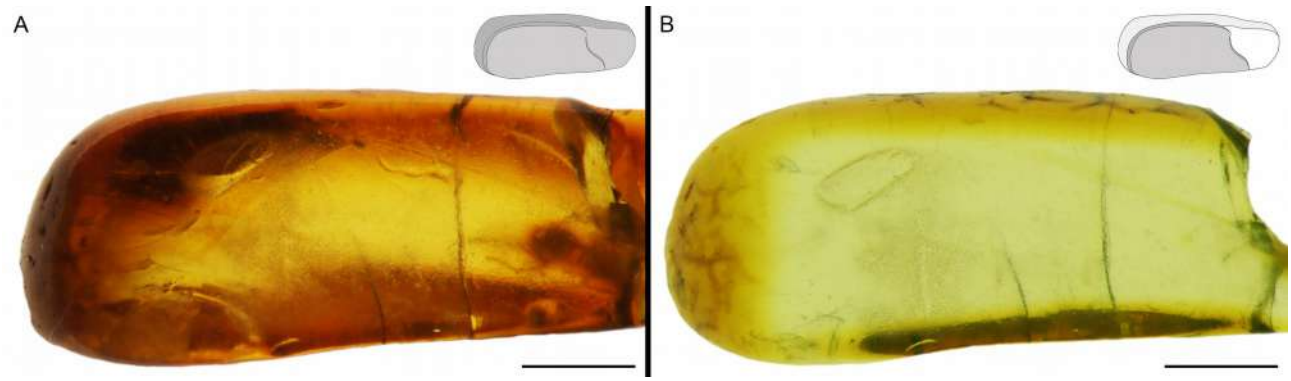


Figure 22 : Evolution de la teinte perçue avec l'amincissement d'une pièce d'ambre d'Ethiopie : **A.** fragment complet apparaissant jaune orangé et aux bordures plus sombres, rouges, **B.** Teinte plus claire de l'éclat une fois séparé du reste de la pièce. (Echelles=2mm).

3. La préparation et l'observation des inclusions de l'ambre d'Ethiopie

Les modalités de dégagement des pièces, la mise en évidence des inclusions, et les préparations individuelles des spécimens, suivent celles détaillées précédemment pour l'ambre du Congo (cf. Chap.II, III.C-D.).

Certains individus de l'ambre d'Ethiopie présentent les traces d'altérations pouvant remonter bien avant l'enfouissement de la résine, lors du piégeage même des organismes. Un spécimen englué à la surface d'une coulée reste exposé aux facteurs de dégradation environnementaux tant qu'il n'est pas recouvert par une seconde coulée de résine. Il peut ainsi subir un dessèchement, une décomposition ou encore de la prédation (Fig.23A). La première coulée, à la surface de laquelle se trouve l'organisme, peut également avoir le temps de durcir à l'air libre et le recouvrement par une nouvelle coulée provoque alors la compression et la désarticulation du corps. Dans l'ambre d'Ethiopie, deux diptères aplanis, semblant tassés et désarticulés, sont observés au sein d'une pièce d'ambre jaune (IGR.ET2019/002), coupée de tracés bruns (Fig.23B). Ces lignes sombres correspondent aux surfaces de la résine, exposées à la lumière et à l'oxydation, elles indiquent les délimitations entre plusieurs coulées s'étant succédées (Martínez-Delclòs et al., 2004). Les deux inclusions apparaissent le long de l'une de ces lignes, témoignant d'une exposition des corps à l'air libre, leur déformation est donc liée à leur compression lors du recouvrement par une seconde coulée isolante et protectrice.

Si une fois inclus dans l'ambre l'organisme semble protégé, une décomposition peut encore se produire par réaction entre les composés des tissus organiques et ceux de la résine. Celle-ci est visible par la formation d'un nuage laiteux autour de l'inclusion (Fig.23C). Ce nuage de décomposition est particulièrement concentré au niveau des tissus mous, occultant la distinction de nombreuses structures, mais laissant généralement visibles les ocelles et les ailes, ou les appendices les plus distants tels que les pattes et les antennes.

Enfin, l'étude d'un spécimen, même en parfait état de préservation et inclus dans un ambre translucide, peut être perturbée par la présence d'autres inclusions. L'analyse d'un spécimen nécessite, la plupart du temps, de l'isoler au maximum afin de permettre le passage de la lumière et de limiter les éventuelles zones troubles, mais également afin de limiter les interférences avec d'autres inclusions. Les spécimens préservés au sein d'une même pièce d'ambre, nommés syninclusions, sont particulièrement nombreux lorsque les coulées de résine ont pu se répandre sur des colonies, des nids, ou encore une zone de prédation proche d'un cadavre. Lorsque les inclusions sont trop nombreuses, ou trop proches les unes des autres, il est difficile voire impossible d'isoler un individus sans risquer d'en détruire ou altérer un autre (e.g. Fig.23D). Pour

certaines pièces étudiées au cours de cette thèse, il a ainsi été choisi de ne pas séparer les inclusions par précaution de sauvegarde, au détriment d'observations plus poussées qui auraient pu permettre des déterminations taxinomiques plus précises.

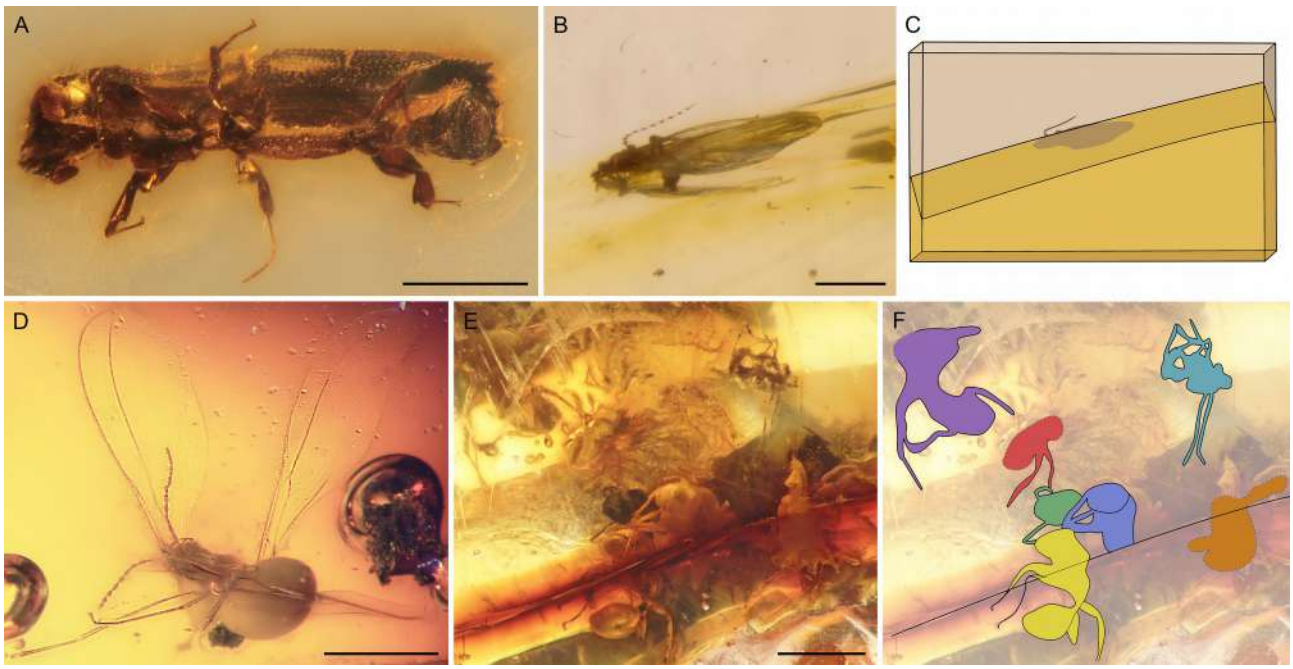


Figure 23 : Exemple de difficultés d'étude des spécimens dû à leur dégradation : **A.** Coléoptère ayant subit une déshydratation (IGR.ET2019/009) ; **B.** Diptère (IGR.ET2019/002) comprimé lors de son piégeage entre deux coulées de résine successives, **C.** Schéma interprétatif de la pièce ; **D.** Diptère (IGR.ET2020/014) dont le corps est occulté par un nuage de décomposition ; **E.** Exemple de difficultés d'étude des spécimens dû à un regroupement d'inclusions dans une même pièce d'ambre : ici sept ouvrières *Trichomyrmex* (Formicidae) (IGR.ET2020/003), **F.** Schéma interprétatif de la pièce avec les individus distingués par des couleurs différentes. (Echelles : A=1mm, B&D=0.5mm, E=2mm).

C. Les études en collaborations

1. La spécialisation dans l'étude des végétaux cryptogames

Les inclusions des ambres d'Afrique sont bien diversifiées, comprenant la plupart des ordres majeurs d'arthropodes, chacun représenté par différents taxons, et des inclusions végétales de macro-végétaux et végétaux cryptogames (bryophytes, hépatiques, lichens). Dès le début de ma thèse, j'ai fait le choix, soutenu par mon directeur, de me spécialiser plus particulièrement dans l'étude des inclusions végétales, et plus précisément, celles des cryptogames de l'ambre d'Ethiopie.

Une collaboration avec A.R. Schmidt (Univ. Göttingen, Allemagne) a alors été mise en place et a mené, dès mars 2019, à une première mission de recherche au sein de l'Université de

Göttingen. J'y ai été formée par A.R. Schmidt et K. Feldberg à l'étude, la détermination et la description d'inclusions d'hépatiques, et par U. Kaasalainen à celles de lichens, appliquées à l'analyse d'un premier assemblage de l'ambre d'Ethiopie. De cette collaboration découle la définition et description d'une nouvelle espèce d'hépatique. Suite à l'acquisition de nouveau matériel, une seconde mission est réalisée en novembre 2019 avec l'analyse de nouvelles inclusions d'hépatiques ainsi que de bryophytes (mousses). Cette fois-ci, ces spécimens sont également étudiés avec l'aide d'A. Schäfer-Verwimp (Herdwangen-Schönach, Allemagne), L. Hedenäs (Museum d'Histoire Naturelle de Suède, Stockolm, Suède) et de W. Buck (Jardin Botanique de New York, New York, Etats-Unis). Trois nouvelles espèces d'hépatiques sont définies.

L'assemblage de cryptogames décrit dans l'ambre d'Ethiopie, et son implication paléoenvironnementale et au sein du registre fossile, sont présentés dans l'article Bouju et al., 2021 (cf. IV.B.). Les résultats obtenus devaient également être présentés en 2020 dans le cadre de la Conférence de l'Organisation Internationale de Paléobotanique (IOPC) à Prague (République Tchèque) mais en raison du contexte sanitaire de la pandémie de la Covid 19 celui-ci a été annulé. Des communications présentant l'étude ont néanmoins pu être menées en présentiel en 2021, lors du congrès national de l'Association de Paléontologie Français (APF) (août-septembre 2021 à Troyes, France) et au congrès international d'Agora Paleobotanica (octobre 2021 à Liège, Belgique).

2. Autres collaborations

De la même façon que pour les inclusions d'arthropodes de l'ambre du Congo, certains spécimens ont été analysés et déterminés avec l'aide de spécialistes. Ces contributions sont précisées pour chaque taxon concerné dans la partie systématique ci-après (cf. V.). La diversité de l'entomofaune préservée dans l'ambre d'Ethiopie est telle que l'ensemble des taxons n'ont pu être analysés avec la même précision. Certains ont été étudiés en priorité en raison de leur état de préservation particulièrement favorable ou de l'intérêt de leur présence au sein de l'assemblage.

La présence et co-occurence de fourmis myrmicines *Melissotarsus* et *Rhopalomastix* étant particulièrement unique et significative, les spécimens et leur implications ont été étudiés en 2019-2020 avec C. Chény (Univ. Rennes 1, France), dans le cadre de ses recherches de thèse sur les fourmis Myrmicinae cénozoïques (Chény, 2020). Un article présentant les descriptions des spécimens et discutant de leurs implications dans le registre fossile est actuellement en cours (Chény et al., *en cours*) et est disponible dans la thèse de C. Chény (cf. Chény, 2020).

Une nouvelle espèce de diptère *Allodia* (Sciaroidea, Mycetophilidae) a été décrite via l'analyse d'un spécimen particulièrement bien préservé de la collection de Gdańsk (MAIG). L'étude du spécimen a été réalisée avec S. Rosse et M. Griffon (Univ. Rennes 1, France) lors de l'encadrement de leurs stages de recherche de master. La description et l'analyse du spécimen sont présentées dans l'article Bouju et al., 2021 (cf. Annexe 5).

Enfin, le dernier article de systématique, actuellement sous presse, décrit une nouvelle espèce de termite *Glyptotermes* (Kalotermitidae, Isoptera), étudiée avec C. Jouault (Bouju et al., *sous-presse*, cf. Annexe 6). La présence de spécimens complets de termites est particulièrement intéressante à relever et analyser car dans l'ambre, de façon générale, la plupart des occurrences se limitent à des ailes isolées.

IV. Identification et systématique des inclusions végétales

A. L'arbre à fleurs *Hymenaea*

Embranchement Angiospermae Mabberley, 2000

Famille Fabaceae Lindley, 1836

Genre *Hymenaea* Linné, 1753

Spécimens observés. MAIG 6014, MAIG 6017a, MAIG 6017b, MAIG 6018, MAIG 6019, MAIG 6033, NIGPAS/IGR.ET2015/001b, IGR.ET2019/009

Des inclusions de macro-végétaux sont observées dans l'ambre d'Ethiopie. La plupart sont des fragments de feuilles ou des anthères et quelques fleurs ont également été trouvées. La relative abondance de ces fragments d'angiospermes suggère une proximité de la résine et laisse supposer qu'elles proviennent de l'arbre producteur. Les inclusions sont actuellement étudiées à l'Université de Gdańsk en Pologne par B. Bojarski et semble appartenir à des Fabacées du genre *Hymenaea* (J. Szwedo & B. Boljarski *comm. pers.*).

Des analyses chimiques ont été conduites sur l'ambre d'Ethiopie par Y. Nohra (Nohra, 2015). Neuf échantillons ont été analysés sous méthode THM-CPGSM et révèlent une résine de Classe Ic (Fig.24). Des signatures similaires, obtenues pour les ambres contemporains de République Dominicaine et du Mexique, ont auparavant été attribuées à la famille des Fabaceae, et plus précisément au genre *Hymenaea* (Heinrichs et al., 2015, Mc Coy et al., 2017) (Fig.24). Cette origine botanique est donc également supposée pour l'ambre d'Ethiopie. *Hymenaea* a d'ailleurs également été identifié comme source de nombreux copals est-africains et est encore aujourd'hui un producteur important de résine en Afrique de l'Est et en Amérique (Mc Coy et al., 2017).

La structure macromoléculaire de la résine, spécifique au genre *Hymenaea*, semble contribuer à sa polymérisation rapide (comparativement aux autres producteurs), ce qui favorise sa préservation dans le temps (Mc Coy et al., 2017). De plus, la sécrétion de résine par *Hymenaea* semble être stimulée par les conditions d'humidité du milieu. Les quantités produites en forêt tropicale humide sont ainsi bien plus importantes qu'en d'autres milieux et pour d'autres essences (Langenheim et al., 1979). Le Miocène est une période d'optimum climatique, ayant été particulièrement favorable au développement des forêts tropicales et ayant donc pu être particulièrement propice à la formation et préservation d'ambre. Il n'est donc pas surprenant qu'*Hymenaea* soit le producteur de l'ambre éthiopien. D'ailleurs, la propriété de préservation de

la résine pourrait justifier l'état exceptionnel de ces inclusions, comparable à celle des inclusions de l'ambre de République Dominicaine, lui aussi d'origine *Hymenaea*.

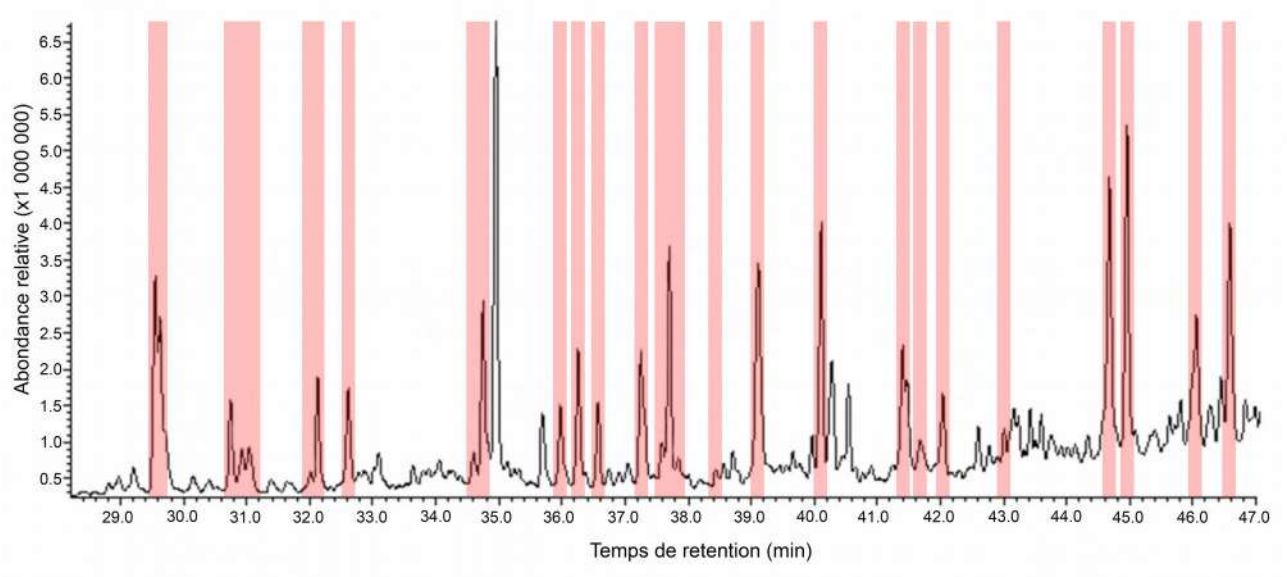


Figure 24 : Chromatogramme (THM-CPGSM) de l'ambre d'Ethiopie (*transmis par L. Jeanneau*) ; les bandes rouges indiquent les signaux de molécules indicatrices de la nature de la résine.

B. Les micro-végétaux cryptogames

1. Inventaire taxinomique

Parmi les végétaux cryptogames trouvés dans l'ambre, les plus fréquents sont les bryophytes *sensu lato* (s.l.), regroupant les bryophytes *sensu stricto* (s.s.), ou mousses, les hépatiques, et les anthocérotes (Patiño & Vanderpooorten, 2018). Les deux premiers sont observés dans l'ambre d'Ethiopie.

La majorité des bryophytes s.l. sont actuellement observés en milieux forestiers et humides, dont les forêts tropicales (Gradstein, 1992 ; Gradstein et al., 2001 ; Frahm, 2003). Ils y constituent des composants majeurs des écosystèmes par leur capacité de rétention d'eau et la formation de micro habitats humides favorables à l'occupation de nombreux arthropodes (Gradstein, 1992 ; Gradstein et al., 2001 ; Frahm, 2003). Pourtant, les études consacrées à ces taxons dans de tels milieux sont peu nombreuses, et ce plus particulièrement encore en Afrique tropicale, ce qui limite nos connaissances sur leur biologie et écologie (Frahm, 2003).

Dans le registre fossile, les bryophytes sont préservés dès le Paléozoïque sous forme de compressions, impressions, et plus tard d'inclusions dans l'ambre (Frahm, 2003 ; Cortez Christiano De Souza et al., 2012 ; Hübers & Kerp, 2012 ; Hübers et al., 2013 ; Shelton et al., 2015 ;

Ricardi-Branco et al., 2016). La détermination taxinomique des spécimens requière préférentiellement l'observation des structures cellulaires, difficilement ou rarement conservées dans le cas de fossilisations par compression ou impression (Hübers et al., 2013). L'ambre, au travers de la préservation en trois dimensions des spécimens et des détails de structures, est de ce fait le matériel privilégié pour l'étude des bryophytes (s.l.) (Frahm, 1993, 2003 ; Heinrichs et al., 2016). Bien que plusieurs ambres, principalement cénozoïques, renferment des bryophytes dans le monde (e.g. Inde (Cambay), République Dominicaine, Mexique), le nombre d'occurrences pour l'ancien Gondwana est limité (cf. Chap.I, III.B.) (e.g. Reiner-Drehwald et al., 2012 ; Heinrichs et al., 2014, 2015, 2016 ; Lee et al., 2017). La relative rareté des gisements fossiles, associée au manque de connaissances des représentants actuels, fait de l'ambre d'Ethiopie une source rare et précieuse de données de biodiversité des végétaux cryptogames fossiles. Les taxons identifiés sont inventoriés ci-après puis décrits, illustrés et discutés dans l'article Bouju et al., 2021 (cf. 2).

Embranchement Marchantiophyta Stotler et Crand.-Stotl., 1977

Ordre Porellales Schljakov, 1972

Les premières inclusions d'hépatiques, étudiées lors de cette thèse dans l'ambre d'Ethiopie, proviennent des collections de Nanjing et de l'Université de Rennes (PB ou NIGPAS/IGR.ET2015 et IGR.ET2020). Au sein du matériel acquis ou étudié par la suite (IGR.ET2019 et MAIG), six nouvelles inclusions, n'étant pas mentionnées par Bouju et al. (2021), appartiennent également à ces nouvelles espèces. L'inventaire suivant précise leurs affiliations.

La détermination taxinomique n'a pu être précisée dans le cas de gamétophytes dégradés, d'une préservation fragmentaire, ou bien à cause d'un manque d'accès à la collection (MAIG). Une dizaine de spécimens d'hépatiques demeurent donc actuellement indéterminés (MAIG 6013a, MAIG 6020, MAIG 6025a, MAIG 6025b, MAIG 6027, MAIG 6035, MAIG 6036, MAIG 6045, MAIG 6056, MAIG 6058, IGR.ET2020/011, IGR.ET2020/014c et IGR.ET2020/019).

Famille Frullaniaceae Lorch, 1914

Genre *Frullania* Raddi, 1818

Espèce *Frullania palaeoafricana* K.Feldberg, V.Bouju, Schäf.-Verw. & A.R.Schmidt, 2021

Figures cf. Bouju et al., 2021

Spécimen observé. IGR.ET2020/015, holotype

Espèce *Frullania shewanensis* K.Feldberg, V.Bouju, Schäf.-Verw. & A.R.Schmidt, 2021

Figures cf. Bouju et al., 2021

Spécimens observés. IGR.ET2020/013b, holotype. IGR.ET2020/009

Famille Lejeuneaceae Cavers, 1910

Genre *Lejeunea* Libert, 1820

Espèce *Lejeunea abyssinicoides* Schäf.-Verw.,V.Bouju, K.Feldberg & A.R.Schmidt, 2021

Figures cf. Bouju et al., 2021

Spécimen observé. IGR.ET2020/009a, holotype

Genre *Thysananthus* Lindenb. in Lehmann, 1844

Espèce *Thysananthus aethiopicus* K.Feldberg, V.Bouju, Schäf.-Verw. & A.R.Schmidt, 2021

Figures cf. Bouju et al., 2021

Spécimens observés. PB23742, holotype, PB23743 (quatre gamétophytes), IGR.ET2020/010, IGR.ET2020/012, MAIG 6020, MAIG 6022d et MAIG 6022e

Embranchement Bryophyta Braun in Ascherson, 1860

Ordre Hypnales (Fleisch.) Buck & Vitt, 1986

Genre *Isopterygium* Mitten, 1869

Figures cf. Bouju et al., 2021

Spécimens observés. MAIG 6020, MAIG 6026a, MAIG 6026b, MAIG 6027, MAIG 6028, MAIG 6029, IGR.ET2020/009c, IGR.ET2020/011

Les deux pièces IGR.ET2020/009c et IGR.ET2020/011 sont couvertes d'un réseau de branches de bryophytes (s.s.) associées au genre *Isopterygium*. Leur description et analyse sont détaillées dans l'article Bouju et al., 2021. Par la suite, des fragments plus épars du genre ont également été retrouvés au sein de la collection de Gdańsk.

Embranchement Ascomycota Caval.-Sm, 1998

Ordre Lecanorales Nannfeldt, 1932

Figures cf. Bouju et al., 2021

Spécimen observé. PB23 742

Un rare fragment de lichen, de l'ordre Lecanorales, a également été identifié dans l'ambre d'Ethiopie de la collection de Nanjing. Bien que n'appartenant pas au règne végétal, il est discuté ici en tant que cryptogame, associé aux inclusions de bryophytes s.l. Sa description et son analyse sont détaillées dans l'article Bouju et al. 2021 ci après.

2. Etude des cryptogames : Bouju et al., 2021

Résumé : *Miocene Ethiopian amber: A new source of fossil cryptogams / L'ambre miocène d'Ethiopie : une nouvelle source de cryptogames fossiles.*

Des gamétophytes d'hépatiques (Marchantiophyta), des mousses (Bryophyta) et un fragment de lichen (Lecanorales) sont décrits dans l'ambre miocène d'Ethiopie. Les quatorze spécimens observés sont trouvés en seulement neuf pièces d'ambre (huit si l'on ne distingue pas les deux fragments de la pièce PB23 742). Cette relative abondance d'inclusions, associée à la nature translucide de l'ambre et à la qualité de préservation des spécimens (distinction jusqu'à l'organisation cellulaire), est particulièrement exceptionnelle et n'est jusqu'alors égalée que par l'ambre de République Dominicaine.

Marchantiophyta*, Lejeuneaceae.*

La famille Lejeuneaceae est l'une des plus importantes au sein des hépatiques feuillues avec près de milles espèces connues. Elle compose la grande majorité des assemblages d'hépatiques épiphytes des forêts tropicales humides, centre de sa diversité. Les genres *Thysananthus* et *Lejeunea* sont tous deux présents dans l'ambre d'Ethiopie avec les espèces *Thysananthus aethiopicus* sp. nov. et *Lejeunea abyssinicoides* sp. nov. Dans le registre fossile, l'ambre d'Ethiopie

est le septième ambre à révéler des inclusions d'hépatiques Lejeuneaceae. Le genre *Thysananthus* est décrit dans les ambres de la Baltique, de Bitterfeld, de République Dominicaine et du Mexique. La nouvelle espèce *Thysananthus aethiopicus* sp. nov. n'est que la quatrième espèce fossile connue du genre. Dans le registre fossile, *Lejeunea* quant à lui n'a été représenté jusqu'ici que dans l'ambre de République Dominicaine.

Marchantiophyta*, Frullaniaceae.*

Au sein de la famille Frullaniaceae, le genre majeur *Frullania* est principalement représenté en région tropicale humide, bien que présent également en régions tempérées ou plus froides. Dans l'ambre crétacé à miocène, Frullaniaceae est la famille d'hépatiques la plus diversifiée. *Frullania* est représenté par dix neufs espèces fossiles, dont la majorité sont observées dans les ambres de la Baltique et de Bitterfeld. Plusieurs espèces ont également été décrites dans l'ambre de Rovno et une espèce est connue de l'ambre tropical miocène de République Dominicaine, co-occurrant avec des représentants des genres *Thysananthus* et *Lejeunea* mentionnés plus tôt. Les deux nouvelles espèces *Frullania shewanensis* sp. nov. et *Frullania palaeoafricana* sp. nov. de l'ambre d'Ethiopie ne sont pas les premières occurrences gondwaniennes puisque les plus anciens représentants du genre sont connus dans l'ambre crétacé du Myanmar. Néanmoins, il s'agit de rares occurrences fossiles tropicales avec celles de République Dominicaine et des premières connues pour l'Afrique.

Bryophyta*, Isopterygium.*

Les spécimens de mousses (bryophytes s.s.) de l'ambre d'Ethiopie ont été associés au genre *Isopterygium*. Avec plus de soixante espèces mentionnées en Afrique mais inégalement connues ou décrites, il est pour le moment plus prudent de ne pas chercher à associer les spécimens fossiles d'Ethiopie à un taxon actuel. Les représentants *Isopterygium* sont majoritairement retrouvés en milieux humides, le genre étant bien représenté en forêts tropicales humides où il se développe au sein de la litière ou au bas des troncs. Dans le registre fossile, l'occurrence dans l'ambre d'Ethiopie vient rejoindre celle jusqu'alors connue de l'ambre de Rovno.

Ascomycota, Lecanorales.

Le fragment identifié est le premier fossile de lichen connu en Afrique. Avec ce spécimen, l'ambre d'Ethiopie est le quatrième ambre a préserver un lichen, et rejoint ceux de République Dominicaine, de la Baltique et de Bitterfeld.

Discussion.

Les spécimens décrits sont les premiers représentants fossiles d'hépatiques, mousses et lichens dans l'ambre d'Afrique. Les occurrences, souvent rares ou limitées de ces taxons dans le registre fossile de l'ambre, mettent en valeur l'importance de l'ambre miocène d'Ethiopie comme nouvelle source de cryptogames fossiles. Des similitudes entre les compositions des assemblages de cryptogames décrit dans l'ambre d'Ethiopie et de République Dominicaine sont constatées. Les occurrences fossiles sont interprétées de façon similaire pour décrire l'ancien environnement, soit une forêt de climat tropical à sub-tropical.

Participation :

J'ai réalisé l'étude des spécimens présentés dans cet article avec l'aide de K. Feldberg, A.R. Schmidt et A. Schäfer-Verwimp pour les hépatiques, de Lars Hedenäs et W.R. Buck pour les mousses, et d'U. Kaasalainen pour le lichen. Les diagnoses, descriptions et discussions ont été rédigées avec l'aide des différents co-auteurs. Les photographies ont été réalisées par A.R. Schmidt et moi-même au sein de l'Université de Göttingen (Allemagne) et du laboratoire de Géosciences Rennes (France). J'ai réalisé l'ensemble des figures et le tableau 1 ; le tableau 2 a été créé avec K. Feldberg. En tant qu'auteur correspondant, j'ai mené le processus de soumission de l'article ainsi que le suivi des révisions jusqu'à sa publication.

Check for updates

JSE Journal of Systematics and Evolution

doi: 10.1111/jse.12796

Research Article

Miocene Ethiopian amber: A new source of fossil cryptogams

Valentine Bouju[1]*, Kathrin Feldberg[2], Ulla Kaasalainen[2], Alfons Schäfer-Verwimp[3], Lars Hedenäs[4], William R. Buck[5], Bo Wang[6], Vincent Perrichot[1], and Alexander R. Schmidt[2]

[1]Univ Rennes, CNRS, Géosciences Rennes, UMR 6118, 263 avenue du Général Leclerc, 35000 Rennes, France
[2]Department of Geobiology, University of Göttingen, Goldschmidtstraße 3, 37077 Göttingen, Germany
[3]Mittlere Letten 11, 88634 Herdwangen-Schönach, Germany
[4]Department of Botany, Swedish Museum of Natural History, Box 50007, 104 05 Stockholm, Sweden
[5]Institute of Systematic Botany, The New York Botanical Garden, Bronx, New York NY 10458-5126, USA
[6]State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology and Center for Excellence in Life and Palaeoenvironment, Chinese Academy of Sciences, 39 East Beijing Road, 210008 Nanjing, China
*Author for correspondence. E-mail: valentine.bouju@univ-rennes1.fr
Received 15 December 2020; Accepted 14 May 2021; Article first published online 17 May 2021

Abstract Amber is renowned for the exceptional preservation state of its inclusions, allowing detailed morphological analysis and providing relevant environmental, palaeoecological, geographical, and geological information. Amber deposits are predominantly known from North America, Europe, and Asia, and are considered to be rare on the continents that formed Gondwana. The recent discovery of fossiliferous amber deposits in Ethiopia, therefore, provides an inimitable opportunity to close gaps in the fossil record of African terrestrial biota and to study organisms which are otherwise rare in the fossil record. Here we show that diverse cryptogams are preserved in highest fidelity in Miocene Ethiopian amber. We describe gametophyte fragments of four liverworts: *Thysananthus aethiopicus* sp. nov. (Porellales, Lejeuneaceae), *Lejeunea abyssinicoides* sp. nov. (Porellales, Lejeuneaceae), *Frullania shewanensis* sp. nov. (Porellales, Frullaniaceae), and *Frullania palaeoafricana* sp. nov. (Porellales, Frullaniaceae). Furthermore, we describe a pleurocarpous moss of the extant genus *Isopterygium* (Hypnales, Pylaisiadelphaceae) and a lichen representing the order Lecanorales. These new specimens represent the first amber fossils of liverworts, mosses, and lichens from the African continent and render Ethiopian amber as one of the few worldwide amber deposits preserving bryophytes (mosses and liverworts) or lichens. Fossil species of *Thysananthus* were recorded in Eocene Baltic and Oligocene Bitterfeld as well as Miocene Dominican and probably also Miocene Mexican ambers. Fossils that can unequivocally be assigned to *Lejeunea* have only been found in Dominican amber so far. Neotropical ambers contain only one taxon of *Frullania* to date, while the genus is most diverse in Baltic, Bitterfeld, and Rovno ambers, formed in temperate regions. The new fossils support a tropical to subtropical origin of Ethiopian amber. The new African liverwort fossils are included in an updated list of leafy liverworts described from worldwide Cenozoic ambers to date.

Key words: Africa, amber, lichens, liverworts, Miocene, mosses.

1 Introduction

Ancient tree resin provides fossils in an exceptional preservation state (Grimaldi, 1996; Taylor et al., 2009; Penney, 2010; Ragazzi & Schmidt, 2011). These amber inclusions represent an important source of taxonomic, ecological, or even environmental information, which lead to a better understanding of the evolutionary and geographical history of certain taxa and a better knowledge of the palaeoenvironmental and geological context of a region (Penney, 2010; Wang et al., 2014; Schmidt et al., 2018; Zheng et al., 2018; Stilwell et al., 2020).

Most amber deposits are known from North America, Europe, and Asia, whereas the Gondwanan amber fossil record remains scarce (Schmidt et al., 2018). Recently, new amber deposits with fossil inclusions have been discovered in Ethiopia, representing the first fossiliferous amber deposit known from Africa. Schmidt et al. (2010) reported the first amber outcrop from Ethiopia with inclusions and observed diverse arthropods, fungi, bacteria, and palynomorphs. Discovery of further amber-bearing localities in Ethiopia multiplied the number of inclusions since then, among which fossils of plants were found (Bouju & Perrichot, 2020).

© 2021 Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences

Here we report diverse cryptogams from Ethiopian amber: eleven liverwort fossils representing four new species, numerous specimens of a pleurocarpous moss, and a lichen. The association of the cryptogams, with sometimes several specimens and different species in a single amber piece, suggests that they were part of an epiphyte community in a tropical to subtropical forest area (Fig. 1).

The new fossils are exceptional due to their unequaled life-like preservation in crystal-clear amber and because they represent the first liverworts, mosses, and lichens from any African amber (Fig. 1). Fossil bryophytes from Africa have hitherto only been described from the rock record and represent thalloid liverworts and mosses, for example, the potential complex thalloid liverwort *Marchantites cyathodoides* (Townrow) H.M.Anderson from the Triassic Molteno Formation of South Africa and the moss *Buthelezia mooiensis* Lacey, Dijk & Gordon-Gray from the Permian Estcourt Formation of South Africa (see Tomescu et al., 2018 for review). The number of cryptogam-bearing amber deposits is generally very low; so far, only eleven other worldwide amber deposits contain bryophytes (mosses and/or liverworts) (Ignatov & Perkovsky, 2013; Katagiri et al., 2013; Heinrichs et al., 2018a; Katagiri & Shinden, 2020), and only three other amber deposits are known to preserve fossil lichens (Kaasalainen et al., 2017a, 2017b, 2019).

An overview of all fossil leafy liverworts described from worldwide Cenozoic amber deposits to date is provided to update the comprehensive list published by Heinrichs et al. (2018a), because several new species have been described since then, and new combinations have been made.

2 Geological Setting

The cryptogams studied here are enclosed in eight amber pieces obtained from an Ethiopian amber trader on two occasions. The exact provenance of the pieces is unknown but is undoubtedly among the four localities that have been accessed by the trader (Fig. 2), down the gorges of rivers and affluent streams incising the northwestern Plateau of Ethiopia in the North Shewa Zone of the Amhara and of the Oromia regions. Ethiopian amber has initially been thought to be Late Cretaceous in age (Schmidt et al., 2010; Kiefert, 2015), but later this has been questioned (Coty et al., 2016; Perrichot et al., 2016) and analyses of further material including sporomorphs from the associated sediment, amber chemistry, and organismal inclusions indicate an early Miocene age (Perrichot et al., 2018; Bouju & Perrichot, 2020). In all four localities, the amber is apparently excavated from the same siltstone; however, *in situ* observations have been possible only in the locality of Woll, during a field trip by two of us (V.B. and V.P.) in June 2019 (Fig. 2).

3 Material and Methods

3.1 Preparation and microscopy

The amber is particularly translucent, with a green to red-yellowish coloration. To minimize light scattering during the investigation and to study both lower and upper side of the specimens, the surfaces of the amber pieces were ground and polished manually using a series of wet silicon carbide abrasive papers (grit from FEPA P 600–4000, i.e., 25.8 to 5 µm particle size; Struers Inc., Sarasota, Florida, USA) (Kettunen et al., 2019).

A drop of water was applied to the upper surface of the amber and covered with a thick glass coverslip of 0.06–0.08 mm (Menzel Inc., Braunschweig, Germany) to reduce light scattering from fine surface scratches and to improve optical resolution (Schmidt et al., 2012). The amber inclusions were examined under a Zeiss Stereo Discovery V8

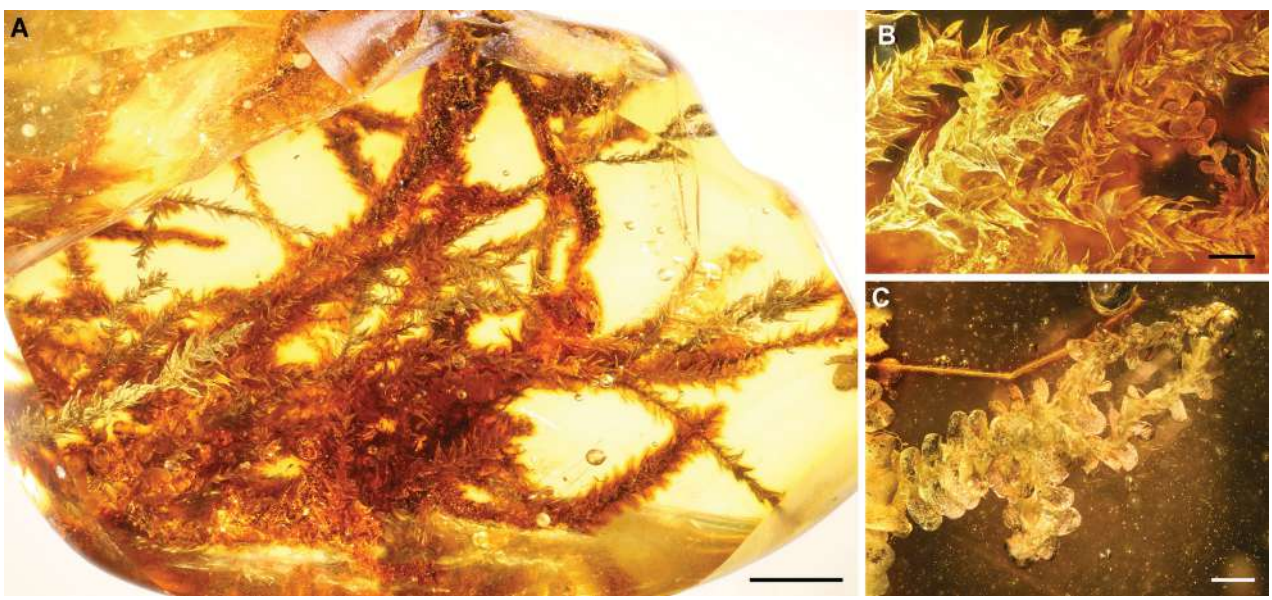


Fig. 1. A, Community of Bryophyta (*Isopterygium* sp.) and Marchantiophyta (*Frullania shewanensis* sp. nov., *Lejeunea abyssinicoides* sp. nov.) from Miocene Ethiopian amber (IGR.ET2020/009). **B,** Detail of (**A**) showing two shoots of *Lejeunea abyssinicoides* within densely growing *Isopterygium* sp. **C,** Dorsal overview of a gametophyte of *Thysananthus aethiopicus* sp. nov., (IGR.ET2020/012). Scale bars: **A** = 2 mm, **B** = 0.3 mm, **C** = 0.5 mm.

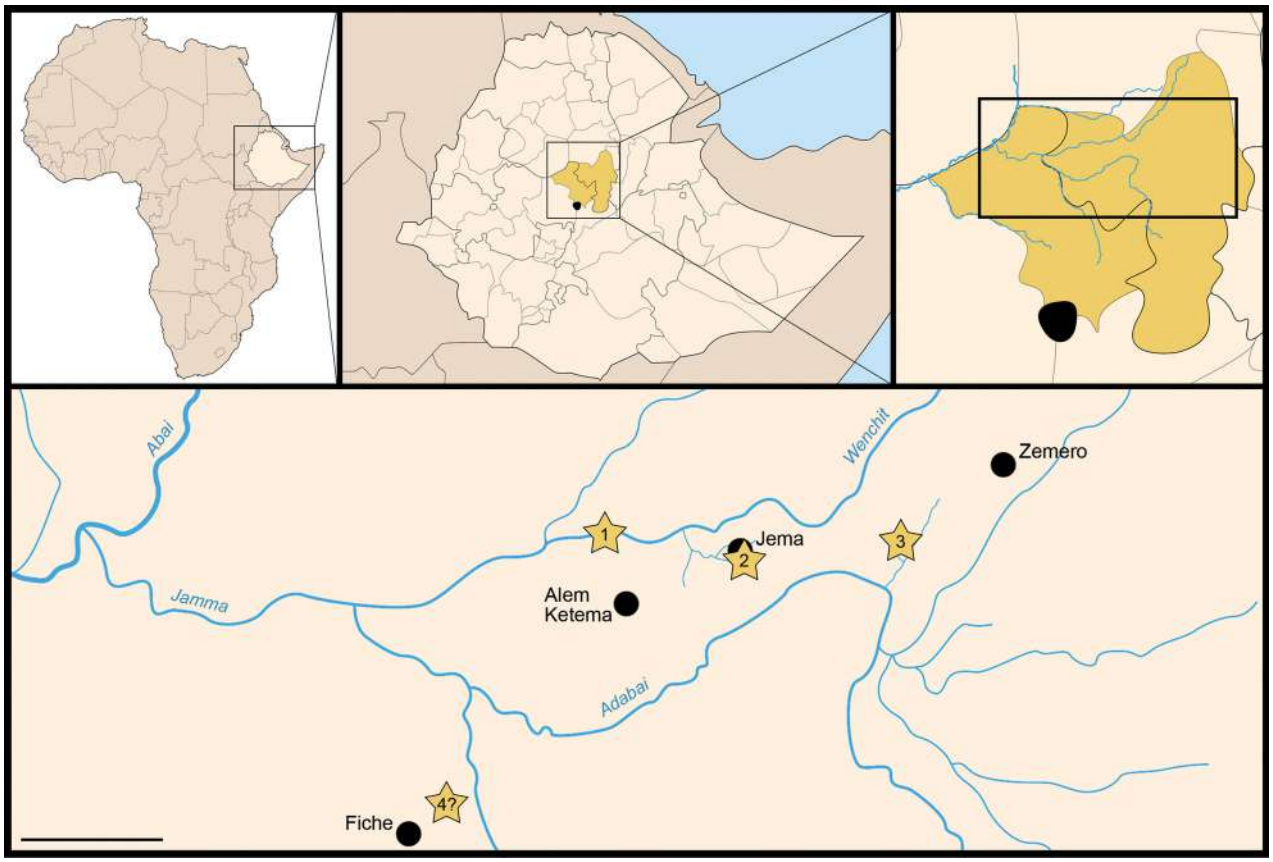


Fig. 2. Geographical maps showing the location of amber outcrops in Ethiopia (based on Geological Survey of Ethiopia, 1996). Amhara Region, North Shewa Zone: 1, Alem Ketema (from Schmidt et al., 2010); 2, Jema, near Merany (from Coty et al., 2016); 3, Woll, east of Zemero (from Bouju & Perrichot, 2020). Oromia Region, North Shewa Zone: 4, precise locality unknown near the town of Fiche (unpublished pers. data). Scale bar = 20 km.

Table 1 List of studied material

Collection number	Taxon	Associated insects	Figures
PB23742 *	*Thysananthus aethiopicus* (h)		3A–3E
PB23742 *	Lecanorales		9
PB23743 *	*Thysananthus aethiopicus*	*Melissotarsus* (Formicidae) *Trichomyrmex* (Formicidae)	3F, 3G
IGR.ET2020/009	*Isopterygium* sp.		1A, 1B
	Frullania shewanensis		1A, 1B, 6
	Lejeunea abyssinicoides (h)		1A, 1B, 4
IGR.ET2020/010	*Thysananthus aethiopicus*		3H, 3I
IGR.ET2020/011	*Isopterygium* sp.		8
IGR.ET2020/012	*Thysananthus aethiopicus*	Hymenoptera Psychodidae (Diptera) Cecidomyiidae (Diptera)	1C
IGR.ET2020/013b	*Frullania shewanensis* (h)	Coleoptera	5
IGR.ET2020/015	*Frullania palaeoafricana* (h)		7

h, holotype. Asterisks (*) indicate specimens that were originally preserved as syninclusions in a single amber piece but have been separated in multiple amber fragments for study.

dissection microscope and under a Zeiss AxioScope A1 compound microscope (Carl Zeiss, Oberkochen, Germany), equipped with Canon 5D digital cameras (Canon, Tokyo, Japan). In most instances, incident and transmitted light were used simultaneously. Oblique incident light was obtained using a goose-neck light guide of a Zeiss CL 1500 Eco cold light source (Carl Zeiss, Oberkochen, Germany). For an enhanced illustration of the three-dimensional inclusions, the light microscopical images are digitally stacked photomicrographic composites from up to 99 individual focal planes using the software package Helicon Focus version 6.3.3 Pro (Kettunen et al., 2019).

3.2 Repositories and institutional abbreviations

Amber pieces studied herein are deposited in the collections of the Nanjing Institute of Geology and Palaeontology of the Chinese Academy of Sciences, Nanjing (NIGPAS) (pieces with collection numbers starting with PB), and the Geological Department and Museum of the University of Rennes 1, Rennes (IGR) (Table 1).

4 Systematic Palaeontology

Phylum Marchantiophyta
Class Jungermanniopsida
Order Porellales
Family Lejeuneaceae
Subfamily Ptychanthoideae
Genus *Thysananthus* Lindenb. in Lehmann, 1844
Fossil species *Thysananthus aethiopicus* V.Bouju, K.Feldberg, Schäf.-Verw. & A.R.Schmidt, sp. nov.

Derivation of name The specific epithet refers to Ethiopia, the country of origin of the amber in which the specimens are enclosed.

Holotype *PB23742* (housed in NIGPAS), single sterile liverwort gametophyte (Figs. 3A–3E).

Further specimens examined PB23743 (housed in NIGPAS), upper parts of four sterile gametophytes (Figs. 3F, 3G); IGR.ET2020/010, upper part of one sterile gametophyte (Figs. 3H, 3I); IGR.ET2020/012, upper part of one sterile gametophyte (Fig. 1C).

Specific diagnosis Incubously foliated liverwort with a ventral merophyte at least four cells wide. Lateral leaves complicate bilobed, consisting of an ovate lobe and an ovate lobule folded against the lobe forming a keel (*Lejeunea*-type lobule). The lobe apex is mostly rounded and plane to slightly involute. Cells are mostly elongate throughout the lamina. Lobule with 1–2 teeth on the free margin. Underleaves are rounded-quadrate to ovate to obovate with a rounded-truncate to retuse apex.

Description The description predominantly refers to the specimen PB23742 in which the highest number of characters is clearly visible (Figs. 3A–3E; Table S1). Upper portion of vegetative shoot, ca. 1.55 mm long, 0.35–0.6 mm wide with leaves, light yellowish brown to reddish brown (Figs. 3A, 3B). Stem ca. 90 µm in diameter, cortical cells elongate, moderately thick-walled; ventral merophyte 4–5 cells wide; cells of the outer cortex oval in cross-section, 5–10 µm long, 7.5–12.5 µm wide, cells of the medulla slightly larger, oval to rectangular, 7.5–17.5 µm long, 10–17.5 µm wide (Fig. 3E). Lateral branch present, slightly smaller but quite similar to the main shoot (Fig. 1C). Leaves incubous, imbricate, plane to slightly concave, suberect and appressed to stem to subhorizontally spreading. Dorsal lobe ovate to oblong-ovate, margin entire, antical margin regularly arched, postical margin deeply curved along inner half, first evenly then abruptly curved toward apex along outer half, postical margin occasionally revolute, 270–430 µm long, 180–200 µm wide in the middle; apex mostly rounded, occasionally apiculate; median cells isodiametric to elongate, 10–15 µm long, 5–10 µm wide, up to 1.5 times as long as broad, regularly and moderately thickened, trigones not clearly visible, intermediate thickenings possibly lacking. Lobules ovate to rectangular, folded against the dorsal lobe forming a keel and an antical opening (*Lejeunea*-type, Fig. 3C), 140–190 µm long, 73–97 µm wide, ca. 0.3–0.5 times the length of the lobe, convex, apical free margin truncate, terminating at the end of the keel, the keel forming a slight angle with the ventral leaf margin, lobule apex with a distinct multicellular tooth, 20–40 µm long, 15–35 µm wide at base, occasionally additional smaller tooth at the free margin. Underleaves imbricate, plane to concave, symmetrical, margins slightly decurrent, rounded-quadrate to oval to obovate, widest part in the middle or the upper third (Figs. 3C, 3F–3I), 180–240 µm long, 130–180 µm at the widest part, 1–1.5 times as long as wide; apex plane or recurved, rounded to truncate to retuse. Thin bundles of rhizoids originating at the bases of some underleaves. Sterile.

Remarks Specimen PB23742 can easily be identified as a member of the Lejeuneaceae. It has incubously inserted, complicate bilobed leaves that are divided into a large dorsal lobe and a small ventral lobule, whereas the latter is folded against the dorsal lobe forming a keel and enclosing the ventral leaf surface (*Lejeunea*-type). The undivided ("holostipous") underleaves and the ventral merophyte with more than four cells support an assignment to Lejeuneaceae subfamily Ptychanthoideae (Figs. 3C, 3F–3I).

Six gametophyte fragments from three other pieces of amber (PB23743, Figs. 3F, 3G; IGR.ET2020/010, Figs. 3H, 3I; IGR.ET2020/012, Fig. 1C) are morphologically in good accordance with the holotype PB23742 and are most likely conspecific. Specimens PB23743, IGR.ET2020/010, and IGR.ET2020/012 are very similar, especially the latter two are equal in size and all relevant characters are visible (Table S1). However, there are also some differences. The additional specimens in PB23743 have narrower stems, the ventral lobules are up to 0.3–0.5 times as long as the dorsal lobes, and while the form is similar, the apical tooth is not often visible and if it is, it is less coarse and mostly shorter (Fig. 3G). A second tooth on the free margins has not been seen in these specimens. The apical free margins of the lobules are not always clearly visible and occasionally seem to merge into the revolute postical lobe margin. Furthermore, the cells of the leaves are better preserved (Fig. 3G). The cells are isodiametric to mostly elongate, and the marginal cells are similar to the cells in the middle of the lobe. Underleaves are often deeply concave and a little broader than long (ca. 0.9 times as long as broad). One of the specimens in PB23743 is comparatively small, but its morphology corresponds well to the narrower parts of the other shoots, especially PB23742. The underleaves are similar



Fig. 3. *Thysananthus aethiopicus* sp. nov. from Miocene Ethiopian amber. **A**–**E,** Holotype PB23742. **A,** Gametophyte in dorsal view. **B,** Gametophyte in ventral view. **C,** Toothed leaf lobules (arrow) and underleaves in ventral view. **D,** Leaf lobes in dorsal view. **E,** Stem cross-section at base of shoot. **F, G,** PB23743. **F,** Gametophyte in ventral view. **G,** Leaf lobes, lobules, and underleaves in ventral view. **H, I,** IGR.ET2020/010. **H,** Gametophyte in ventral view. **I,** Leaf lobes, lobules, and underleaves in ventral view. Scale bars: **A, B, F** = 0.15 mm, **C, D** = 0.05 mm, **E** = 0.02 mm, **G, I** = 0.10 mm, **H** = 0.3 mm.

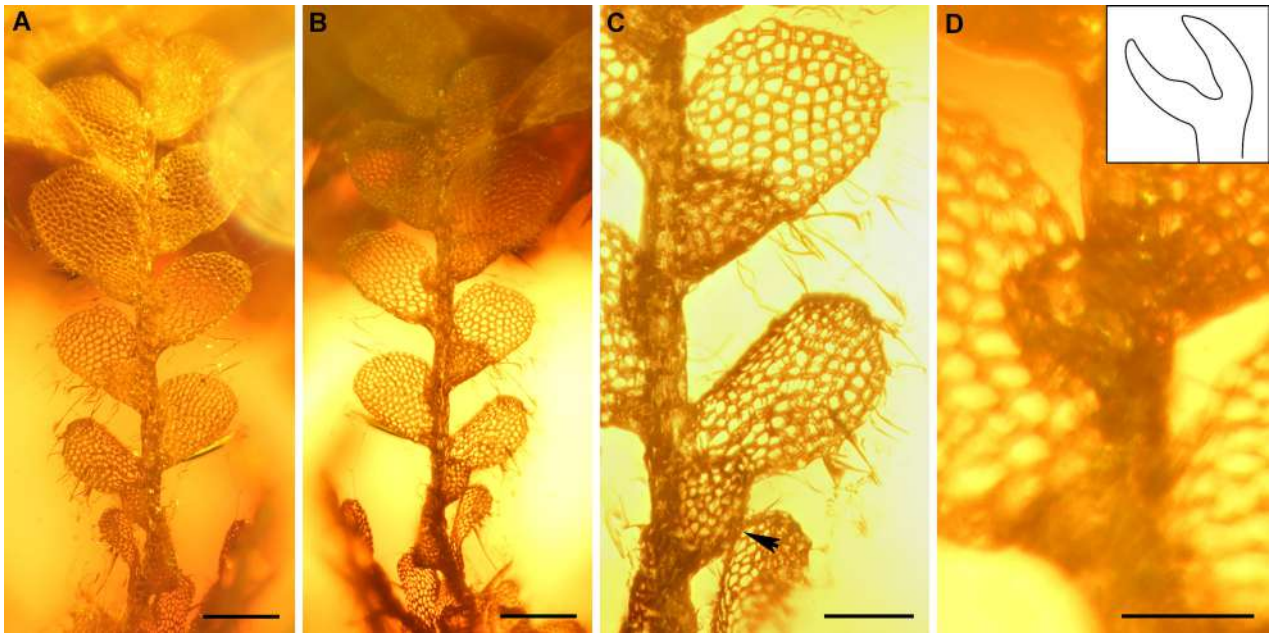


Fig. 4. *Lejeunea abyssinicoides* sp. nov. from Miocene Ethiopian amber, holotype IGR.ET2020/009. **A,** Gametophyte in dorsal view. **B,** Gametophyte in ventral view. **C,** Lobes and lobules (one lobule indicated by an arrow) in ventral view. **D,** Underleaf visible in the middle of the image; the outline in the upper right illustrates its shape. Scale bars: **A, B** = 0.15 mm, **C** = 0.07 mm, **D** = 0.05 mm.

to the smallest ones found in the other specimens; they are all long ovate to obovate with a rounded apex.

Subfamily Lejeuneoideae
Tribe Lejeuneeae
Genus *Lejeunea* Libert, 1820
Fossil species *Lejeunea abyssinicoides* Schäf.-Verw., V.Bouju, K.Feldberg & A.R.Schmidt, sp. nov.

Derivation of name The specific epithet refers to the extant African species *Lejeunea abyssinica* (Gola) Cufod., which now includes the very similar *L. confusa* E.W.Jones (Pócs et al., 2015).

Holotype IGR.ET2020/009, sterile gametophyte fragment, associated with the moss *Isopterygium* and *Frullania shewanensis* (Fig. 4).

Specific diagnosis Incubously foliated liverwort with a ventral merophyte at least 2 cells wide. Lateral leaves complicate bilobed, consisting of an obovate dorsal lobe and an oval ventral lobule that is folded against the lobe forming a keel (*Lejeunea*-type). The lobe apex is rounded and plane. Cells are isodiametric to slightly elongate. Underleaves are deeply bifid with lanceolate lobes.

Description Portion of vegetative shoot, ca. 1.3 mm long, with leaves 96–160 µm wide, light yellowish brown (Figs. 4A, 4B). Stem ca. 30 µm in diameter, cortical cells elongate, moderately thick-walled; ventral merophyte 2 (~3) cells wide. Leaves incubous, distant to approximate, plane to slightly convex, erect-spreading. Dorsal lobe obovate, margin entire, antical margin arched, free postical margin more or less straight, 180–320 µm long, 150–200 µm wide in the middle of the leaf; apex rounded; median cells of dorsal lobe isodiametric to slightly elongate, 12–25 µm long, 15–17 µm wide, up to twice as long as broad, regularly and moderately thickened, trigones medium-sized. Ocelli not seen. Lobules oval to ovate, folded against the lobe forming a keel and an antical opening (*Lejeunea*-type; Fig. 4C), 0.3–0.4 times the length of the lobe, plane to inflated, free margin involute, ca. 120 µm long, 112 µm wide at the base. Underleaf deeply bifid (Fig. 4D), ca. 60 µm long, 47 µm wide at the broadest part, ca. up to 1.3 times as long as wide, lobes lanceolate. Sterile.

Remarks The narrow ca. 2 cells wide ventral merophyte and the deeply bifid underleaves are in good accordance with subfamily Lejeuneoideae tribe Lejeuneeae (Gradstein, 2013). With ~40 extant genera, the Lejeuneeae are the largest tribe in Lejeuneaceae (Gradstein, 2013). The gametophyte fragment might be sterile, but the small size, the ca. 2 cells wide ventral merophyte, the spreading, and entire dorsal lobes with a rounded leaf apex, the apparent lack of ocelli, and the small bifid underleaves allow an assignment to the large pantropical and warm-temperate genus *Lejeunea*.

Family Frullaniaceae
Genus *Frullania* Raddi, 1818
Fossil species *Frullania shewanensis* K.Feldberg, V.Bouju, Schäf.-Verw. & A.R.Schmidt, sp. nov.

Derivation of name The specific epithet refers to the North Shewa Zone, where all reported Ethiopian amber deposits are located.

Holotype IGR.ET2020/013b, sterile gametophyte fragment (Fig. 5).

Further specimens examined IGR.ET2020/009, several gametophyte fragments, associated with the moss *Isopterygium* and the liverwort *Lejeunea abyssinicoides* (Fig. 6).

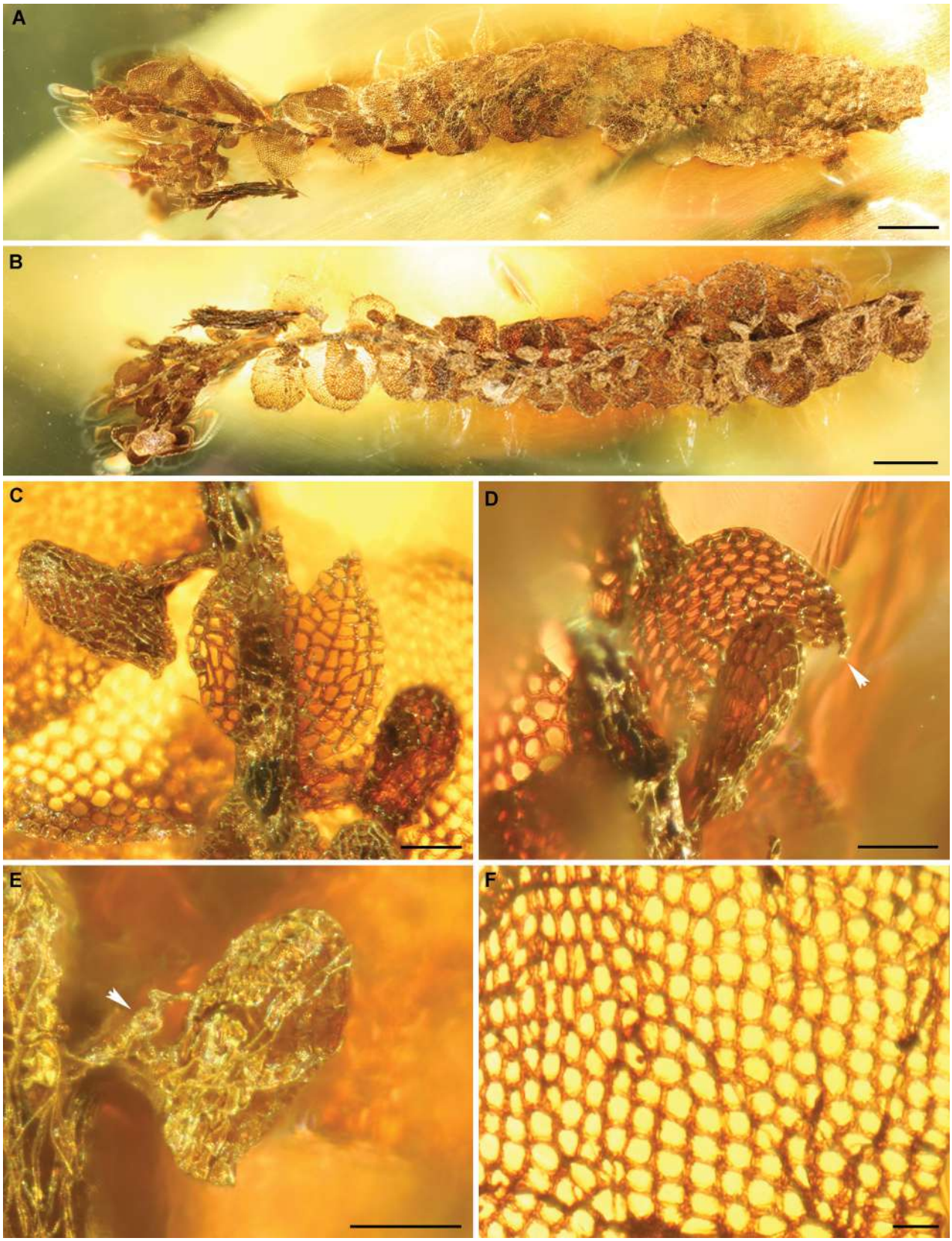


Fig. 5. *Frullania shewanensis* sp. nov. from Miocene Ethiopian amber, holotype IGR.ET2020/013b. **A,** Gametophyte in dorsal view. **B,** Gametophyte in ventral view. **C,** Ventral lobule and underleaf. **D,** Acuminate (arrow) dorsal leaf lobe with ventral lobule. **E,** Stylus (arrow). **F,** Leaf cells. Scale bars: **A, B** = 0.35 mm, **C**–**E** = 0.05 mm, **F** = 0.02 mm.

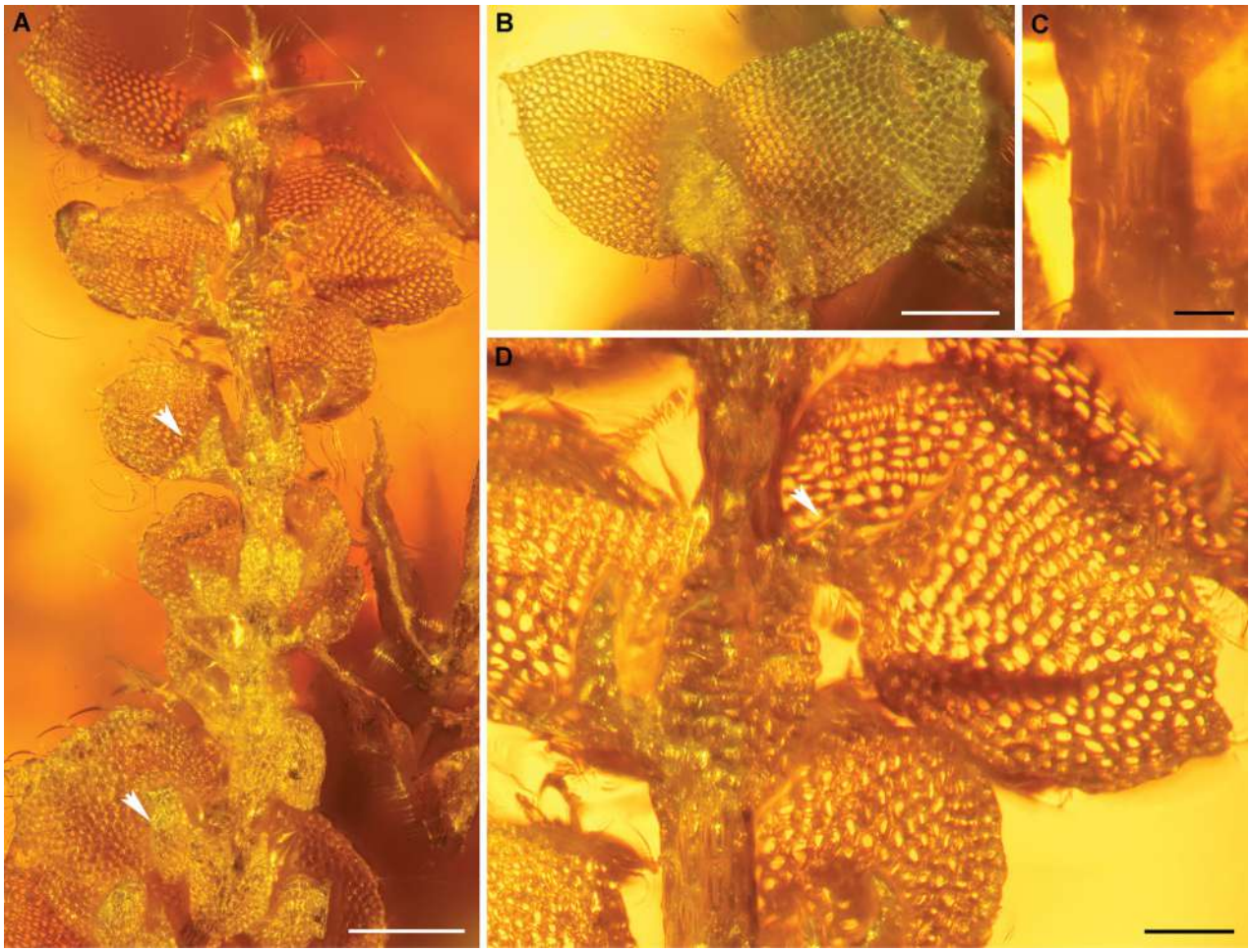


Fig. 6. *Frullania shewanensis* sp. nov. from Miocene Ethiopian amber, IGR.ET2020/009. **A,** Gametophyte in ventral view with arrows showing an explanate lobule (upper arrow) and a saccate ventral lobule (lower arrow). **B,** Acuminate leaf lobes. **C,** Surface cells of the stem. **D,** Leaves with acuminate dorsal lobe, explanate ventral lobule, and large stylus (arrow). Scale bars: **A** = 0.15 mm, **B** = 0.10 mm, **C** = 0.03 mm, **D** = 0.05 mm.

Specific diagnosis Incubously foliated liverwort with a ventral merophyte 4–5 cells wide. Lateral leaves complicate lobed, consisting of a suborbicular to oval to ovate dorsal lobe, and a saccate, helmet-shaped ventral lobule with a postical opening (*Frullania*-type) that is inserted remotely from the stem. A lanceolate to triangular stylus is often present. The dorsal lobe is subacute to acuminate. Cells are isodiametric to slightly elongate. Underleaves are oval and bifid with triangular, symmetric lobes.

Description The description is predominantly based on the holotype specimen in IGR.ET2020/013b, which shows the highest number of characters (Fig. 5; Table S2). Gametophyte fragment, ca. 4.75 mm long, 0.42–0.74 mm wide with leaves, yellowish brown to brown (Figs. 5A, 5B). Short lateral branch (insertion not clearly visible) at the upper end, ca. 1.2 mm long, 0.18–0.48 mm wide with leaves; hemiphyll (basal branch leaf) not visible. Stem of main shoot dark brown, 42–48 µm in diameter, cortical cells elongate, 15–51 µm long, 6–9 µm wide, moderately thick-walled; stem of branch 20–25 µm in diameter; ventral merophyte of main shoot 4–5 cells wide. Lateral leaves incubous, imbricate to contiguous, plane to slightly convex, subhorizontally spreading, bent to ventral side on branch. Dorsal lobe suborbicular to oval to broadly ovate, margin entire, apical part often slightly revolute, 318–444 µm long, 306–342 µm wide in the middle; apex subacute to mucronate to acuminate; marginal cells of dorsal lobes isodiametric, quadrate to hexagonal, 10–15 µm in diameter; median cells of dorsal lobes isodiametric to more elongate toward leaf base, quadrate to hexagonal to rectangular to oval at the leaf base, 12.5–25 µm long, 10–15 µm wide, up to twice as long as wide; cell walls regularly thickened, ca. 2.5 µm thick, trigones small, triangular (Fig. 5F). Ocelli not seen. Ventral lobules small, saccate, helmet-shaped, inflated (*Frullania*-type; Figs. 5C–5E); distant from stem 0.5–0.8 times of their width, obliquely inserted (forming an angle of 20–30° to stem), 120–150 µm long, 54–108 µm wide, up to twice as long as wide, broadest part in the middle or upper third, opening slightly constricted and emarginate, cells isodiametric to elongate, quadrate to hexagonal to rectangular, 10–20 µm long, 7.5–15 µm wide, up to 2.5 times as long as wide; stylus distinct, lanceolate, ca. 50 µm long, base 1–2 cells wide, apex



Fig. 7. *Frullania palaeoafricana* sp. nov. from Miocene Ethiopian amber, holotype IGR.ET2020/015. **A,** Gametophyte in dorsal view. **B,** Gametophyte in ventral view. **C,** Underleaves. **D,** Dorsal lobe with possible ocelli (arrow) in dorsal view. **E,** Surface cells of the stem. Scale bars: **A, B** = 0.20 mm, **C** = 0.10 mm, **D** = 0.05 mm, **E** = 0.03 mm.

2–3 uniseriate cells long (Fig. 5E). Branch leaves with narrower oval to ovate lobes with distinctly acuminate apices. Underleaves distant, plane to slightly convex in the lower half, margins not decurrent, oval, widest part in the middle, 132–222 µm long, 96–156 µm wide, ca. 1–1.2 times as long as wide, bifid to ca. 0.3 of their length, lobes symmetrical, triangular, acute (Fig. 5C); cells of underleaves isodiametric to elongate, 10–18 µm long, 9–16 µm wide, up to twice longer than wide, cells walls 2–5 µm thick; underleaves of branches smaller and ca. twice as long as broad. Rhizoids not seen. Sterile.

Remarks The fossil can be easily identified as a member of the extant genus *Frullania* which is characterized by complicate lobed leaves with a large dorsal lobe and a mostly saccate and inflated ventral lobule (*Frullania*-type, Figs. 5C–5E). A stylus is often positioned between the lobule and the stem.

Specimen IGR.ET2020/009 (Fig. 6) is morphologically very similar to the holotype, with the sole difference that the lobules are mostly explanate and that leaves with a plane lobule have broad triangular styli 3–4 cells wide at base (Fig. 6D). The occurrence of explanate lobules is very common in many extant *Frullania* species, not only on fertile but also on vegetative shoots (e.g., Schuster, 1992; Vanderpoorten & Goffinet, 2009). Examples from the African flora can be seen in Vanden Berghen's monography of African *Frullania*, for example, *F. longistipula* Steph. (Vanden Berghen, 1976: fig. 18), *F. purpurea* Steph. (Vanden Berghen, 1976: fig. 19), or *F. teneriffae* (F.Weber) Nees (Vanden Berghen, 1976: fig. 28). More examples can be seen in figs. 30, 35, 43, 44, and 49 of the same publication.

Fossil species *Frullania palaeoafricana* K.Feldberg, V.Bouju, Schäf.-Verw. & A.R.Schmidt, sp. nov.

Derivation of name The specific epithet refers to the origin of the amber in prehistoric Africa.

Holotype IGR.ET2020/015, single liverwort gametophyte fragment (Fig. 7).

Specific diagnosis Incubously foliated liverwort with a ventral merophyte ~6 cells wide. Lateral leaves complicate lobed, consisting of an ovate dorsal lobe, and a saccate, cylindrical ventral lobule with a postical opening (*Frullania*-type). Lobe apex rounded. Lobule inserted very close to the stem, with a short beak on the outer margin. Underleaves suborbicular to broadly oval, bifid, lobes short triangular, asymmetric, with rounded or subacute apices.

Description Upper portion of gametophyte, ca. 1.34 mm long, 0.55–0.97 mm wide with leaves, light brownish gray, unbranched (Figs. 7A, 7B). Stem of main shoot grayish, ca. 50 µm in diameter, cortical cells elongate, 15–25 µm long, 10–12 µm wide, moderately thick-walled (Fig. 7E); ventral merophyte 6–7 cells wide. Lateral leaves incubous, closely imbricate, plane to slightly concave, subhorizontally spreading. Dorsal lobe ovate, margin entire, apical part often slightly revolute, 318–444 µm long, 306–342 µm wide in the middle; apex rounded; upper marginal cells of leaves isodiametric to slightly elongate, 10–17 µm long, 8–12 µm wide, up to 2.5 times as long as broad; median cells of dorsal lobes isodiametric to elongate, 12–25 µm long, 13–24 µm wide, up to twice as long as broad, cell walls 2.5 µm thick (Fig. 7D). A row of enlarged cells near the base of one leaf indicates the presence of ocelli but could also represent damaged cells (Fig. 7D). Ventral lobules large, helmet-shaped with a short beak, not inflated, ca. 0.25 times the size of the lobe (Figs. 7B, 7C), inserted very close to stem, 228–240 µm long, ca. 138 µm wide in the middle [many obscured], broadest part in the middle, opening very slightly constricted, weakly or not emarginate; lobule cells isodiametric to slightly elongate; insertion of lobule slightly oblique, with opening oriented toward stem; stylus not seen. Underleaves imbricate, concave in the lower half, margins decurrent, orbicular to suborbicular, widest part in the middle (Fig. 7C), 222–230 µm long, 270–330 µm wide in the middle, ca. 0.7–0.8 times as long as wide, bifid up to 0.25 of the leaf length, lobes asymmetric, broadly triangular, tips rounded to subacute; cells isodiametric to slightly elongate, 12–18 µm long, 9–16 µm wide, up to twice as long as wide, walls ca. 3 µm thick. Rhizoids not seen. Sterile.

Remarks The complicate-bilobed leaves with saccate ventral lobules with postical openings (*Frullania*-type; Figs. 7B, 7C) as well as the presence of bifid underleaves (Fig. 7C) clearly identify the new fossil as a member of the extant genus *Frullania*.

Phylum Bryophyta
Class Bryopsida
Order Hypnales
Family Pylaisiadelphaceae
Genus *Isopterygium* Mitten, 1869
Specimens examined IGR.ET2020/009 (Figs. 1A, 1B); IGR.ET2020/011 (Fig. 8)

Description Plants pleurocarpous, shoots 1.2–7.5 mm long, irregularly and relatively sparsely branched, branching angle 45–90° (Fig. 8A). Foliation complanate or subcomplanate, in some stem portions leaves slightly homomallous, lateral, dorsal and ventral leaves similar in size, 200–290 µm long and 60–120 µm wide, dorsal and ventral leaves symmetric, lateral leaves often slightly asymmetric (Figs. 8B, 8C). Leaf margin narrowly recurved in lower leaf, often to mid-leaf and sometimes further up, above denticulate. Laminal cells smooth, long and narrow, ca. 35–75 ×5–6 µm, alar cells quadrate or rectangular in a few rows along basal leaf margin (Figs. 8B, 8C).

Remarks Although *Isopterygium* is characterized by filamentous pseudoparaphyllia, we were unable to observe them in the present specimen. They are often hidden among the leaves and

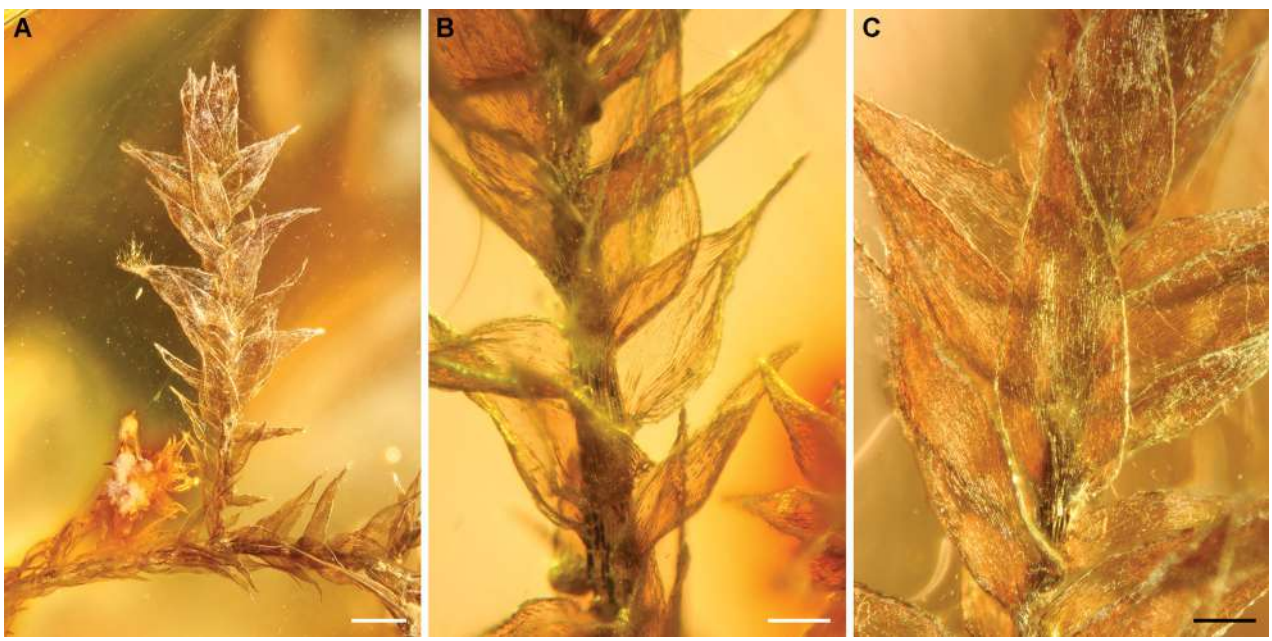


Fig. 8. *Isopterygium* sp. from Miocene Ethiopian amber, IGR.ET2020/011. **A,** General view of a shoot. **B,** Lower part of the shoot, with basal part of leaves and cortex cells. **C,** Upper part of the shoot, with laminal cells. Scale bars: **A** = 0.3 mm, **B, C** = 0.1 mm.

the latter cannot be removed in amber fossils. However, the predominantly complanate or subcomplanate habit, recurved leaf margins that are denticulate above, long and narrow laminal cells, and the relatively few and somewhat widened alar cells show that this a member of *Isopterygium*.

Phylum Ascomycota
Class Lecanoromycetes
Order Lecanorales
Specimens examined PB23742, lichen fragment (Fig. 9).

Description Thallus fragment 0.82 mm long, 0.65 mm wide and 0.10–0.17 mm thick, foliose (Fig. 9A). Stratification of the thallus showing an upper cortex with a photobiont layer, an internal medulla layer, and a looser lower layer but no lower cortex visible (Fig. 9B). Upper cortex 18–37 µm thick, dark brown (Fig. 9C), with compact cortical hyphal network, and a layer of 3–4 µm diameter cells directly beneath the cortex. Medulla layer reddish brown and composed of a dense fungal hyphal network, less agglutinated than the cortex hyphae. Lower layer of the thallus composed of 0.77–3.08 µm wide loose and messy hyphae with similar reddish brown color as the medullar hyphae (Fig. 9D).

Remarks The absence of lower cortex and the presence of a loose hyphal network on the lower side are reminiscent to hypothallus structures present in some extant lichen taxa, such as species of *Pannaria* (Pannariaceae) and *Phyllopsora* (Ramalinaceae) (Passo et al., 2004; Elvebakk & Elix, 2006; Kistenich et al., 2019). The single lichen fragment does not, however, provide enough information to be identified more precisely.

5 Discussion

5.1 Preservation and diversity

In contrast to the Ethiopian amber described by Schmidt et al. (2010), which was devoid of cryptogam inclusions, the samples obtained more recently contain diverse bryophytes and a lichen. The 14 fossils reported here were found in a relatively small number of eight amber pieces of a maximum size of 3 cm. The translucence of the Ethiopian amber renders it an interesting material to study, as the morphological details of plants, arthropods, and fungi can easily be observed in the crystal-clear matrix. Furthermore, the preservation of its inclusions is life-like, three-dimensional, and with cellular fidelity, for instance, the teeth on the lobules of *Thysananthus* (Fig. 3C). This fidelity equals, if not exceeds, that known from other Miocene *Hymenaea* ambers such as Dominican and Mexican amber.

The majority of liverwort fossils described from ambers belong to the predominantly leafy Jungermanniidae, whereas thalloid forms are exceptionally rare. Within Jungermanniidae, there seems to be some preservation bias. The mainly epiphytic Porellales, and especially

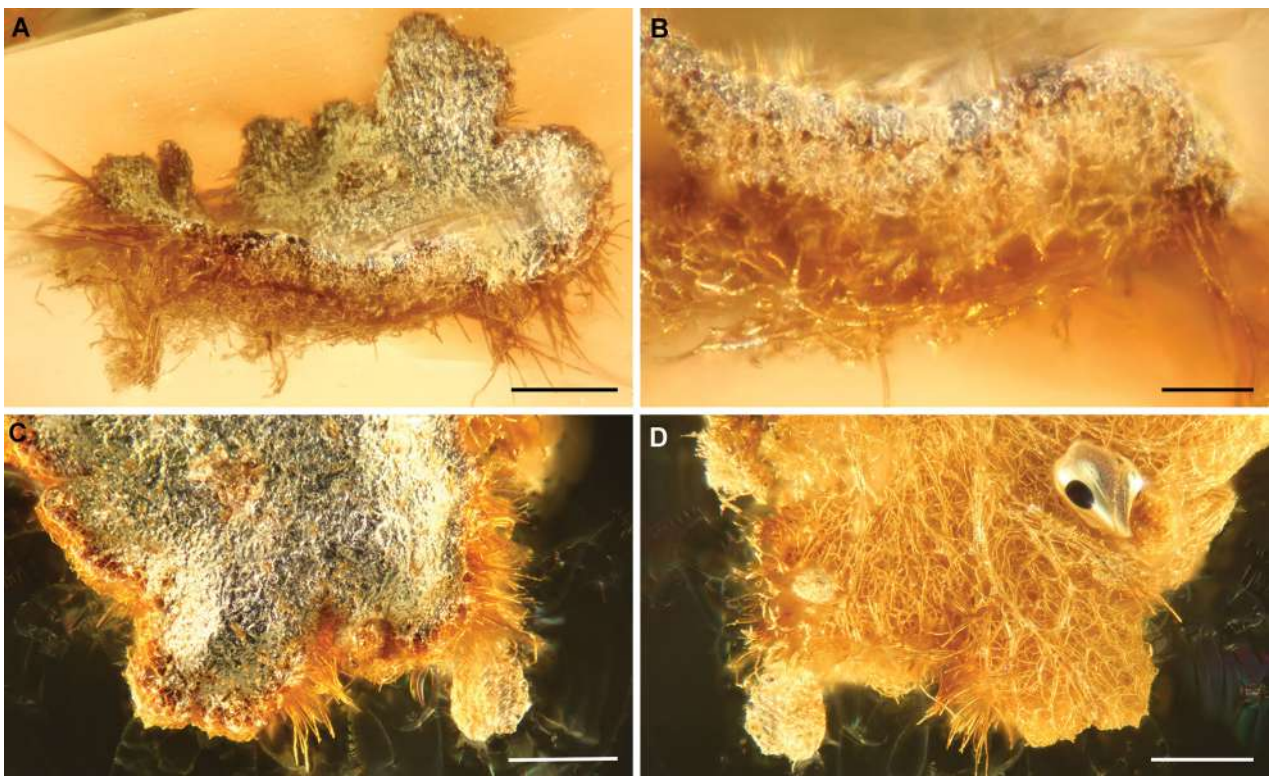


Fig. 9. Lichen of the order Lecanorales from Miocene Ethiopian amber, PB23742. **A,** Overview of the thallus fragment. **B,** Stratification of the thallus visible at the breaking point of the thallus fragment showing an upper cortex with a photobiont layer (above), an internal medulla (middle), and a looser lower layer of a hyphal network (below). **C,** Upper cortex in top view. **D,** View on lower side of the thallus with loose hyphae. Scale bars: **A, C, D** = 0.15 mm, **B** = 0.05 mm.

Table 2 Liverwort fossils from Cenozoic amber deposits

Taxon	Deposit	Reference
Jungermanniales		
Anastrophyllaceae		
Anastrophyllum rovnoi Mamontov et al.	Uk	Mamontov et al. 2015b. *Arctoa* 24: 45. Figs. 1–6.
Tetralophozia groehnii Heinrichs et al.	Ba	Heinrichs et al. 2015b. *PLoS ONE* 10: e0140977[6]. Figs. 2, 3.
Calypogeiaceae		
Calypogeia stenzeliana Grolle	Bi	Grolle. 1985c. *Feddes Repertorium* 96: 41. Abb. 1a–d, Tafeln I, II.
Metacalypogeia baltica Grolle	Ba	Grolle. 1999. *Bryobrothera* 5: 88. Figs. 1–3.
Cephaloziaceae		
Cephalozia veltenii T.Katag.	Ba	Katagiri. 2015. *Nova Hedwigia* 101: 348. Figs. 1, 2.
Odontoschisma dimorpha (Casp.) Heinrichs et al.	Ba, Bi	Feldberg et al. 2017. *Fossil Record* 20: 151. Figs. 1, 2.
Cephaloziellaceae		
Cephaloziella nadezhdae Mamontov et al.	Uk	Mamontov et al. 2015c. *Arctoa* 24: 293. Figs. 1–18
cf. Cephaloziellaceae		
Protolophozia kutscheri (Grolle) Heinrichs et al.	Ba, Bi	Feldberg et al. 2021a. *Bryophyte Diversity & Evolution* 43: 24. Fig. 3.
Geocalycaceae		
Geocalyx heinrichsii T.Katag.	Ba	Katagiri. 2018. *Bryophyte Diversity & Evolution* 40: 113. Fig. 1.
Lepidoziaceae		
Bazzania oleosa Grolle	Do	Grolle & Braune. 1988. *Beiheft zur Nova Hedwigia* 90: 102. Abb. 1, Tafeln I–III.
Bazzania polyodus (Casp.) Grolle	Ba, Bi	Grolle. 1980a. *Feddes Repertorium* 91: 188. Abb. 1g–k, Tafeln XV, XVIa–b.
Nothoscyphaceae		
Nothoscyphus balticus Heinrichs et al.	Ba	Heinrichs et al. 2015c. *Review of Palaeobotany and Palynology* 217: 40. Plates I, II.
Nothoscyphus grollei Váňa et al.	Bi	Váňa et al. 2015a. *Phytotaxa* 222: 153. Fig. 1.
Plagiochilaceae		
Plagiochila groehnii Grolle & Heinrichs	Ba	Grolle & Heinrichs. 2003. *Cryptogamie, Bryologie* 24: 289. Figs. 1, 2.
Scapaniaceae		
Scapania hoffeinsiana Grolle	Ba, Bi	Grolle & Schmidt. 2001. *The Bryologist* 104: 362. Figs. 1–10.
Solenostomataceae		
Solenostoma berendtii (Grolle) Váňa et al.	Ba	Váňa et al. 2015b. *Cryptogamie, Bryologie* 36: 287. Figs. 1–3.
Porellales		
Frullaniaceae		
Frullania acutata Casp.	Ba	Caspary. 1887. *Schriften der Physikalisch-Ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg* 27: 5. Tafel I Bild 23.
Frullania baltica Grolle	Ba, Bi	Grolle. 1985b. *Prace Muzeum Ziemi* 37: 89. Plate I, Fig. 1a, b.
Frullania casparyi Grolle	Ba, Bi	Grolle. 1985b. *Prace Muzeum Ziemi* 37: 92. Plate III, Fig. 2e–i.
Frullania ekaterinae Mamontov et al.	Uk	Mamontov et al. 2019. *Paleontological Journal* 53: 1096. Figs. 1, 3a, d–f, h, i.
Frullania grabenhorstii Heinrichs et al.	Bi	Feldberg et al. 2018. *Bryophyte Diversity & Evolution* 40: 94. Figs. 1, 2.
Frullania mammilligera Grolle	Bi	Grolle. 2003. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 241: 155. Plates 1, 2.
Frullania palaeoafricana Feldberg et al., sp. nov.	Et	This paper
Frullania pycnoclada Grolle	Ba	Grolle & Meister. 2004. *The Liverworts in Baltic and Bitterfeld Amber*: 25. Plates 9, 10a–c.
Frullania riclefgrollei Mamontov et al.	Uk	Mamontov et al. 2015a. *Review of Palaeobotany and Palynology* 223: 32. Plates I, II.
Frullania rovnoi Mamontov et al.	Uk	Mamontov et al. 2017. *Journal of Bryology* 39: 337. Figs. 1, 2.
Frullania schmalhausenii Mamontov et al.	Uk	Mamontov et al. 2019. *Paleontological Journal* 53: 1100. Figs. 2, 3b, c, g, j, k.

Continued

Table 2 Continued

Taxon	Deposit	Reference
Frullania schumannii (Casp.) Grolle	Ba, Bi	Grolle. 1981a. *Occasional Papers of the Farlow Herbarium of Cryptogamic Botany* 16: 102. Figs. 1–5.
Frullania shewanensis Feldberg et al., sp. nov.	Et	This paper
Frullania truncata Casp.	Ba, Bi	Caspary. 1887. *Schriften der Physikalisch-Ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg* 27: 4. Tafel I Bild 16.
Frullania varians Casp.	Uk, Ba, Bi	Caspary. 1887. *Schriften der Physikalisch-Ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg* 27: 5. Tafel I Bild 17, 18 as *F. varians*, Tafel I Bild 29, 30 as *F. magniloba*.
Frullania vanae Mamontov et al.	Uk	Mamontov et al. 2020. *The Bryologist* 123: 424. Figs. 2–4.
Frullania sp. (cf. subgen. *Diastaloba* s.l.)	Do	Heinrichs & Schmidt. 2010. *Tropical Bryology* 31. Figs. 1–5.
Frullania zerovii Mamontov et al.	Uk	Mamontov et al. 2018. *Nova Hedwigia* 106: 104. Figs. 1–13.
cf. Frullaniaceae/Lepidolaenaceae		
Pseudofrullania hamatosetacea (Grolle) Heinrichs et al.	Bi	Heinrichs et al. 2018a. A Comprehensive Assessment of the Fossil Record of Liverworts in Amber. In Krings et al. eds. *Transformative Paleobotany. Papers to Commemorate the Life and Legacy of Thomas N. Taylor*: 225. Plate III(5–7).
Jubulaceae		
Nipponolejeunea europaea Grolle	Ba, Bi	Grolle. 1981b. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 50: 146. Abb. 3, Tafeln 3–6.
Lejeuneaceae		
Acrolejeunea ucrainica Mamontov et al.	Uk	Mamontov et al. 2013. *Arctoa* 22: 95. Figs. 1–10.
Blepharolejeunea obovata Gradst.	Do	Gradstein. 1993. *Nova Hedwigia* 57: 357. Fig. 2.
Bryopteris bispinosa Grolle	Do	Grolle. 1993a. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 74: 73. Abb. 1, 2.
Bryopteris succinea Grolle	Do	Grolle. 1984b. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 56: 271. Abb. 1A–D, Tafeln 1, 2.
Ceratolejeunea antiqua Heinrichs et al.	Me	Heinrichs et al. 2014. *The Bryologist* 117: 11. Figs. 1, 2.
Ceratolejeunea palaeomexicana (Grolle) G.E.Lee et al.	Me	Lee et al. 2015a. *Cryptogamie, Bryologie* 36: 339. Figs. 1–7.
Ceratolejeunea sublaetefusca Heinrichs et al.	Me	Heinrichs et al. 2015a. *Review of Palaeobotany and Palynology* 221: 62. Plate III.
Ceratolejeunea sp.	Do	Gradstein. 1993. *Nova Hedwigia* 57: 359. Fig. 3.
Cheilolejeunea antiqua (Grolle) W.Ye & R.L.Zhu	Do	Ye & Zhu. 2010. *Journal of Bryology* 32: 280.
Cheilolejeunea lamyi Heinrichs et al.	Do	Heinrichs et al. 2018b. *Cryptogamie, Bryologie* 39: 156. Figs. 1–8.
Cheilolejeunea latiloba (Casp.) Grolle	Ba, Bi	Grolle. 1984a. *Feddes Repertorium* 95: 230. Abb. 1, Tafeln XXXI–XXXVI.
Cheilolejeunea suzannensis (Grolle) Grolle & R.L.Zhu	Do	Grolle et al. 2001. *Taxon* 50: 1073.
Cololejeunea sp.	Do	Rikkinen & Poinar. 2008. *Journal of Experimental Botany* 59.
Cyclolejeunea archaica Grolle	Do	Grolle. 1984b. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 56: 274. Abb. 1E–G, Tafeln 3, 4.
Dibrachiella grollei (Gradst.) Gradst.	Do	Feldberg et al. 2021. *Bryophyte Diversity & Evolution* 43: 47.
Drepanolejeunea eogena Grolle	Do	Grolle. 1993b. *Nova Hedwigia* 57: 376. Figs. 1, 2.
Lejeunea abyssinicoides Schäf.-Verw. et al., sp. nov.	Et	This paper
Lejeunea hamatiloba G.E.Lee et al.	Do	Lee et al. 2017. *Review of Palaeobotany and Palynology* 238: 147. Plates I.1, II.1, 2, fig. 1.
Lejeunea miocenica Heinrichs et al.	Do	Kaasalainen et al. 2017a. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 107: 323. Figs. 1B, 3.
Lejeunea resinata G.E.Lee et al.	Do	Lee et al. 2017. *Review of Palaeobotany and Palynology* 238: 147. Plates I.2, II.3, 4, fig. 2.
Lejeunea urbanioides G.E.Lee et al.	Do	Lee et al. 2017. *Review of Palaeobotany and Palynology* 238: 148. Plates I.3, II.5, 6, fig. 3.

Continued

Table 2 Continued

Taxon	Deposit	Reference
Lopholejeunea subnigricans Gradst.	Do	Gradstein. 1993. *Nova Hedwigia* 57: 359. Fig. 4.
Marchesinia brachiata (Sw.) Schiffn.	Do, extant	Schiffner. 1893. In Engler & Prantl eds. *Die Natürlichen Pflanzenfamilien* 1, 3: 128; Gradstein. 1993. *Nova Hedwigia* 57: 362. Fig. 5.
Marchesinia pusilla Gradst.	Do	Gradstein. 1993. *Nova Hedwigia* 57: 362. Fig. 6.
Microlejeunea miocenica G.E.Lee et al.	Do	Lee et al. 2015b. *Review of Palaeobotany and Palynology* 222: 17. Plates I, II.
Microlejeunea nyiahae Heinrichs et al.	In	Heinrichs et al. 2016a. *PLoS ONE* 11: e0156301[5]. Figs. 1A, 2, 3.
Neurolejeunea macrostipula Gradst.	Do	Gradstein. 1993. *Nova Hedwigia* 57: 368. Fig. 9.
Spruceanthus extinctus (Heinrichs et al.) Gradst. & Sukkharak	Me	Feldberg et al. 2021. *Bryophyte Diversity & Evolution* 43: 48. Fig. 9.
Spruceanthus polonicus Grolle	Ba	Grolle. 1985a. *Prace Museum Ziemi* 37: 79. Plates I, II. fig. 1.
Stictolejeunea squamata (Willd.) Schiffn.	Do, extant	Schiffner. 1893. In Engler & Prantl eds. *Die Natürlichen Pflanzenfamilien* 1, 3: 131; Gradstein. 1993. *Nova Hedwigia* 57: 370. Fig. 10.
Thysananthus aethiopicus V.Bouju et al., sp. nov.	Et	This paper
Thysananthus auriculatus (Wils. & Hook.) Sukkharak & Gradst.	Do, extant	Sukkharak & Gradstein. 2017. *Phytotaxa* 326: 102; Gradstein. 1993. *Nova Hedwigia* 57: 365. Fig. 7 as *Mastigolejeunea auriculata*.
Thysananthus bidentulus (Gradst.) Sukkharak & Gradst.	Do	Sukkharak & Gradstein. 2017. *Phytotaxa* 326: 103.
Thysananthus contortus (Göpp. & Berendt) Sukkharak & Gradst.	Ba, Bi	Sukkharak & Gradstein. 2017. *Phytotaxa* 326: 103.
Thysananthus weiweianus N.-N.Yu & Gradst.	Do	Yu et al. 2020. *Chenia* 14: 59. Figs. 1, 2.
Thysananthus sp.	Me	Scheben et al. 2014. *Telopea* 17 as *Mastigolejeunea sp.*
Porellaceae		
Porella subgrandiloba Grolle & M.L.So	Ba	Grolle & So. 2004. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 145: 485. Figs. 1–4.
Radulaceae		
Radula baltica Heinrichs et al.	Ba	Heinrichs et al. 2016b. *Review of Palaeobotany and Palynology* 235: 158. Plate I.
Radula intecta M.A.M.Renner et al.	Do	Kaasalainen et al. 2017a. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 107: 324. Fig. 4.
Radula oblongifolia Casp.	Ba, Bi	Caspary. 1887. *Schriften der Physikalisch-Ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg* 27: 4. Tafel I, Bild 25.
Radula sphaerocarpoides Grolle	Ba, Bi	Grolle. 1980b. *Feddes Repertorium* 91: 404. Abb. 1d–e, Tafeln XXXII, XXXIII.
Radula steerei Grolle	Do	Grolle. 1987. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 45: 259. Figs. 1–3.
Ptilidiales		
Ptilidium sp.	Ba	Heinrichs et al. 2015b. *PLoS ONE* 10: e140977.

Ba: Baltic amber, 34–41 Ma, Priabonian–Lutetian (Eocene), Baltic Region (Sadowski et al., 2017; Kasiński et al., 2020); Bi: Bitterfeld amber, 24 Ma, Chattian (late Oligocene), Bernsteinschluff Horizon in the upper part of the Cottbus Formation of the Goitzsche mine, Bitterfeld, Germany (Dunlop, 2010); Do: Dominican amber, 15–20 Ma, Burdigalian (middle Miocene), La Toca Formation, Dominican Republic (Penney, 2010; Iturralde-Vinent & MacPhee, 2019); Et: Ethiopian amber, lower Miocene, North Shewa, Ethiopia; In: Indian amber, 52 Ma, Ypresian (lower Eocene), Tadkeshwar Lignite Mine of Gujarat State, India (Cambay amber) (Rust et al., 2010); Me: Mexican amber, 15–23 Ma, Burdigalian (lower Miocene), Simojovel, Chiapas, Mexico (Solórzano Kraemer, 2010; Serrano-Sánchez et al., 2015); Uk: Ukrainian amber, 35–37 Ma, Priabonian (late Eocene), amber quarry "Pugach," Klesov, Ukraine (Rovno amber) (Perkovsky et al., 2010).

Lejeuneaceae and Frullaniaceae, are very diverse, whereas Jungermanniales are represented by significantly less species (Feldberg et al., 2014, 2018, 2021a, 2021b; Heinrichs et al., 2018a, 2018b; Katagiri, 2018; Mamontov et al., 2018, 2019, 2020; Li et al., 2020). The Porellales show several distinct characters, for example, the incubously inserted, complicate lobed lateral leaves with a large dorsal lobe and a smaller ventral lobule, which is generally folded on the ventral side of the dorsal lobe. A ventral row of underleaves or amphigastria is often present, the often-associated rhizoids are bundled, and branches are lateral.

5.2 Classification of fossil liverworts

Fossil material does not always display all relevant characters; therefore, a classification can be challenging. While generic assignments are often possible with high confidence, a comparison with extant species and assignments to extant subgenera or sections are much more difficult (Bechteler et al., 2017b; Heinrichs et al., 2018a). Furthermore, many characters in extant lineages are homoplastic and occur in different groups that are not necessarily closely related, and cryptic speciation is very common (Heinrichs et al., 2010, 2018a; Dong et al., 2012; Yu et al., 2013; Sukkharak & Gradstein, 2014, 2017; Renner, 2015, 2020; Wang et al., 2016; Bechteler et al., 2017a, 2017b; Carter et al., 2017; Renner et al., 2017). Furthermore, a comparison of the new fossil species with previously described material from other amber deposits is very important. Long-distance dispersal can play an important role in shaping the distribution of extant liverworts, and therefore extant species often inhabit extensive intercontinental areas (Vanderpoorten et al., 2010; Carter et al., 2017). A possible occurrence of one fossil *Frullania* species in two widely separated amber deposits, has already been documented (Konstantinova et al., 2012).

5.3 Lejeuneaceae

Extant Lejeuneaceae are very abundant in the tropics and represent the largest family of leafy liverworts with ca. 1000 species (Gradstein, 2013; Söderström et al., 2016; Sukkharak & Gradstein, 2017). They make up a large part of the epiphytic liverwort diversity in humid tropical forests and include many epiphylls (Pócs, 1996; Wilson et al., 2007). Lejeuneaceae are characterized by incubously inserted, complicate bilobed leaves that are divided into a large dorsal lobe and a small ventral lobule, with the latter folded against the dorsal lobe forming a keel and enclosing the ventral leaf surface (*Lejeunea*-type), as well as underleaves that can be entire ("holostipous") or bifid, or occasionally also lacking. Despite the progress to unravel the often very complicated taxonomy, the classification of Lejeuneaceae genera and species is often difficult and depends on characters like the presence of ocelli, dentation of the lobule, and stem characters (Gradstein, 2013). Especially important are characters of the female involucrum and the perianth.

Until now, 30 extinct Lejeuneaceae species from 17 genera have been described from six amber deposits (Heinrichs et al., 2018a, 2018b) (Table 2). In accordance with the extant center of distribution in tropical regions, the majority has been found in tropical Dominican and Mexican ambers. One species has been found in Eocene Indian amber (Heinrichs et al., 2016a), three species have been described from Palaeogene Baltic and Bitterfeld ambers (Grolle, 1984a, 1985a), which were not produced under tropical climates (Kaasalainen et al., 2017a; Sadowski et al., 2017; Rikkinen & Schmidt, 2018), and one from Ukrainian Rovno amber (Mamontov et al., 2013) (Table 2). The discovery of two species of the genera *Thysananthus* and *Lejeunea* in Ethiopian amber increases the number of amber deposits containing Lejeuneaceae to seven (refer to Table 2).

Thysananthus aethiopicus belongs to the subfamily Ptychanthoideae, which is characterized by wide ventral merophytes and undivided ("holostipous") underleaves. Several important diagnostic characters are lacking in the fossils, for example fertile structures, or are not well preserved, for example the lobe cells. While the median cells of the leaf lobes are clearly elongated, the trigones are not clearly visible, and the presence of intermediate thickenings remains questionable. However, the presence of elongated leaf lobe cells in combination with the apparent lack of a stem hyalodermis (Fig. 3E), the wide ventral merophyte, and the suberect-convolute, appressed leaves on some shoots (Figs. 3A, 3B) clearly separate the fossil from most other genera of Ptychanthoideae.

The most similar genera are *Thysananthus* and *Spruceanthus*. Both genera have a pantropical distribution with a center of diversity in Asia and few species in Africa and the Neotropics. Both genera are characterized by robust stems with wide ventral merophytes, the lack of a stem hyalodermis consisting of strongly enlarged epidermal cells, leaves that are subhorizontally spreading when moist, leaf lobes with sometimes recurved ventral margins, and often inflated, toothed lobules with oblique or truncate apices (Wang et al., 2016; Sukkharak & Gradstein, 2017). Vegetative material can be best distinguished by the form of the lobe cells. The median lobe cells of *Thysananthus* are elongate hexagonal with thin walls and large cordate trigones, whereas the median lobe cells of *Spruceanthus* are rarely elongated and generally isodiametric with small to medium, simple triangular or triradiate trigones. Elongated cells in *Spruceanthus* are often restricted to basal lobe portions, and if the cells are elongated in the middle part, the length-to-width ratio is not as high as in *Thysananthus* and the cells often have broad, truncate ends. Furthermore, *Spruceanthus* has 1–3 lobule teeth, which are generally small, whereas *Thysananthus* has 0–4 lobule teeth, which can be small and few-celled, long and linear, or large and triangular. Large teeth can consist of up to 12 cells (Sukkharak & Gradstein, 2014; Sukkharak, 2015). Due to the large lobule teeth (Figs. 3B, 3C), the length-to-width ratio of the mostly elongated lobe cells, which are ca. 1.5 times as long as wide, and the appressed lateral leaves of some fossils, we assign the fossil to *Thysananthus*.

In the amber fossil record, the genus *Thysananthus* Lindenb. (now including *Mastigolejeunea*; Sukkharak & Gradstein, 2017) is represented by three extinct species, one extant species, and one specimen only identified at genus level (Table 2). With 30 extant species, *Thysananthus* is the largest extant genus of Lejeuneaceae subfamily Ptychanthoideae. *Thysananthus aethiopicus* sp. nov. is the fourth extinct species assigned to this genus (Heinrichs et al., 2018a; Feldberg et al., 2021a) (Table 2). The fossil shows

similarities to other *Thysananthus* fossils from Miocene Dominican and Eocene Baltic amber in the general habit but can easily be distinguished (Gradstein, 1993; Grolle & Meister 2004 as *Mastigolejeunea*; Sukkharak & Gradstein, 2017; Yu et al., 2020). The extinct *T. bidentulus* (Gradst.) Sukkharak & Gradst. and *T. weiweianus* Yu et al. as well as the extant *T. auriculatus* (Wilson & Hook.) Sukkharak & Gradst. have been described from approximately 15–20-million-year-old Miocene Dominican amber (Gradstein, 1993; as *Mastigolejeunea*; Yu et al., 2020). *Thysananthus bidentulus* is larger than *T. aethiopicus*, has more broadly rounded lobe apices, more narrow and elongate lobules, which are gradually merging into the free ventral margin of the lobe, and underleaves that are more obdeltoid. The leaf cells become smaller toward the margin, and the two lobule teeth are only one-celled (Table S3). *Thysananthus auriculatus* is an extant species distributed in Africa as well as America and is superficially similar but has one-toothed lobules (Wigginton, 2004; Sukkharak & Gradstein, 2014). This species is also significantly larger than the new fossil and the apical free margin of the lobules is oblique, continuing into the ventral margin of the leaf lobe (Table S3). *Thysananthus contortus* (Göpp. & Berendt) Sukkharak & Gradst. from Baltic and Bitterfeld amber is also much more robust, and the lobules are much larger in relation to the lobes, obovate to spatulate, and bear up to 4 teeth on the free margin. *Thysananthus weiweianus* is also significantly larger and can be differentiated by the presence of 0–1 small blunt tooth. Furthermore, a fossil of *Thysananthus* sp. has been described from ca. 15–23-million-year-old Mexican amber (Scheben et al., 2014; Heinrichs et al., 2015a; as *Mastigolejeunea*). The fossil described by Scheben et al. (2014) has only been assigned at genus level due to the unclear structure of the lobule and the lack of reproductive structures, and as many characters are not visible, it is difficult to compare. The specimen is larger, the apices of the lateral leaves are more broadly rounded, and the form of the underleaves differs. Underleaves in *T. aethiopicus* are often retuse, but in *T.* sp., the retuse portion is also distinctly revolute. The cells of the lateral leaves are mostly collapsed and only rarely clearly elongate, whereas the cells of the underleaves are mostly intact and elongate (Table S3).

Relatively young ambers can also contain extant species, for example, *Thysananthus auriculatus* in Dominican amber (Gradstein, 1993). A thorough comparison with the extant diversity is, therefore, important. However, a comparison of *T. aethiopicus* with the extant species is difficult because it is not discernible if the lobes of *T. aethiopicus* are auriculate. Furthermore, the insertion of the lobules is not visible and the material is sterile. Superficially, *T. aethiopicus* resembles *T. turgidus* (Steph.) Sukkharak & Gradst. from West Africa. When dry, this species has suberect and convolute leaves, which resemble specimen PB23743 (Fig. 3F). But it differs from the fossil in having no or only one blunt tooth on the outer free margin of the lobule, which also differs in shape (Sukkharak & Gradstein, 2014). The large and conspicuous lobule teeth also distinguish *T. aethiopicus* from other extant African species, for example, *T. humilis* (Gottsche) Sukkharak & Gradst., *T. nigrus* (Steph.) Sukkharak & Gradst., and *T. spathulistipus* (Reinw., Blume & Nees) Lindenb., which all have more or less inconspicuous lobule teeth.

Extant *Thysananthus* is subdivided into the subgenera *Thysananthus* and *Mastigolejeunea* (Spruce) Sukkharak & Gradst., which show a considerable morphological overlap and are difficult to distinguish, especially when only sterile material is at hand (Sukkharak & Gradstein, 2017). Therefore, an assignment of the new fossil material to one of the subgenera is not possible.

Until now, the genus *Lejeunea* was represented by four species from Miocene Dominican amber (Lee et al., 2017) and *L. abyssinicoides* sp. nov. is the first fossil described from outside of the Neotropics (Table 2). The most conspicuous difference between the new species and those previously described from Dominican amber is the larger size of the latter. However, it is possible that the small size of *L. abyssinicoides* is due to its fragmentary nature, and it might represent a detached branch. Apart from the size, the new species can be differentiated by some additional characters. *Lejeunea miocenica* Heinrichs et al. has apiculate dorsal leaf lobes and larger underleaves with broader lobes. *Lejeunea hamatiloba* G.E.Lee et al. has falcate dorsal lobes with triangular apices. *Lejeunea resinata* G.E.Lee et al. has dorsal lobes with an arched antical and a nearly straight postical margin similar to *L. abyssinicoides* but differs in having larger underleaves with additional lateral teeth, more thin-walled cells, and toothed lobules that are smaller in relation to the lobes and have a curved antical margin. *Lejeunea urbanioides* G.E.Lee et al. is the most similar species, but also differs in the shape of the underleaves which have broader lobes, and the shape of the lobules which have distinct apical teeth and a curved antical margin.

Many extant species have similarly small and bifid underleaves with narrow lobes, for example, the pantropical *L. adpressa* Nees (incl. *L. anisophylla* Mont.), the pantropical *L. papilionacea* Prantl, the Asian *L. cocoes* Mitt., and *L. abyssinica* from Africa. The most similar species is *L. abyssinica*, which is small and has very similar underleaves and lobules. The species is widely distributed in tropical Africa, where it grows epiphytically on roots and trunks as well as occasionally epiphyllously. But while the postical margin of the lateral leaves is rather straight in the fossil species, the postical margin of *L. abyssinica* is strongly arched (Jones, 1972; Wigginton, 2004; as the synonymous species *L. confusa*). Therefore, the fossil material most probably represents a new and now extinct species.

5.4 Frullaniaceae

The Frullaniaceae are another lineage of mainly epiphytic leafy liverworts within the Porellales and one of the most species-rich taxa of leafy liverworts. *Frullania* is the only extant genus and morphologically well circumscribed. However, it has a very complex subgeneric taxonomy (e.g., Hentschel et al., 2009a, 2015; Bombosch et al., 2010; Heinrichs et al., 2010; Ramaiya et al., 2010; von Konrat et al., 2012, 2013; Carter et al., 2017) and includes several very difficult species complexes, which show wide distribution areas, but contain semicryptic to cryptic species that are often endemic to smaller areas of this range (e.g., Bombosch et al., 2010; Heinrichs et al., 2010). Due to the difficult species delimitations, ca. 2000 species names have been published since its inscription (von Konrat et al., 2010), of which 576 are currently accepted (Söderström et al., 2016; Mamontov et al., 2017). The genus has its center of diversity in humid tropical regions but is

also distributed in temperate as well as arctic and alpine areas. The plants are usually characterized by a creeping habitus with lateral branches and leaves that are divided into a dorsal lobe, a ventral laminar stylus, and a ventral lobule that is often saccate with a postical opening and encloses the dorsal leaf surface (*Frullania*-type). Bundles of rhizoids originate at the base or in the middle of the often bilobed underleaves. Androecia are formed on short branches and the gynoecia terminal on the main axis or on short branches as well. The perianth is beaked and typically provided with sharp keels or ridges often with surface ornamentation (Schuster, 1992; Hentschel et al., 2009a).

Frullaniaceae are the most diverse group of liverworts found as amber inclusions (Feldberg et al., 2018, 2021a, 2021b; Heinrichs et al., 2018a; Mamontov et al., 2019, 2020; Li et al., 2020). The extant genus *Frullania* Raddi is represented by 19 fossil species dating from the mid-Cretaceous to the Miocene. Extinct representatives of the family are *Protofrullania cornigera* Heinrichs et al., from Cretaceous Burmese amber, and probably *Kaolakia*, from Cretaceous Alaskan amber, as well as *Pseudofrullania hamatosetacea* (Grolle) Heinrichs et al., from Cenozoic Bitterfeld amber.

Frullania is most diverse in Cenozoic ambers of Europe, with eight currently accepted species from Baltic and Bitterfeld amber (Grolle, 1985b; Grolle & Meister, 2004; Heinrichs et al., 2018a; Feldberg et al., 2018), six species from Rovno amber (Mamontov et al., 2015a, 2017, 2018, 2019, 2020; Feldberg et al., 2021a), and one species occurring in all three deposits (Konstantinova et al., 2012) (Table 2). In addition, one representative of *Frullania* from Miocene Dominican amber was described at the subgeneric level (Heinrichs & Schmidt, 2010) and is probably also present in Rovno amber (Konstantinova et al., 2012) (Table 2). The oldest known representatives of the extant genus *Frullania* are three species from Cretaceous Burmese amber (Hentschel et al., 2009b; Heinrichs et al., 2012, 2018a; Feldberg et al., 2021a, 2021b; Li et al., 2020).

The taxa described here are two of the few representatives from tropical amber and clearly represent two new species. *Frullania palaeoafricana* sp. nov. (Fig. 7) differs from *Frullania shewanensis* sp. nov. (Figs. 5, 6) in several important characters. The lobes of the lateral leaves are broadly rounded and not subacute to acuminate (Figs. 5D, 6B, 7A, 7B, 7D), the lobules are bigger in relation to the lobes and are inserted close to the stem (Figs. 5C, 5E, 7C), and the underleaves are more or less orbicular, decurrent, and bifid into very broad, asymmetrical segments (Fig. 7C) instead of of ovate, not decurrent, and bifid into symmetrical, triangular segments (Figs. 5C, 6D). Furthermore, ocelli were not seen in *F. shewanensis*, whereas they are possibly present in *F. palaeoafricana* (Fig. 7D).

As the new fossils are sterile, it is not possible to assign them to extant subgenera or sections with confidence. Furthermore, the subgeneric classification of *Frullania* is still a matter of much controversy (e.g., Hentschel et al., 2009a, 2015; Uribe, 2011). With its remote lobules and bifurcated underleaves, *F. shewanensis* resembles members of the extant subgen. *Diastaloba*, which occurs in tropical America, Africa, Asia, and Oceania. However, this subgenus was resolved as paraphyletic in molecular phylogenetic studies and the characteristic remote "*Diastaloba*" lobules are found in several independent lineages (Hentschel et al., 2009a, 2015). Other fossil species with remotely inserted, small lobules are *F. baltica* Grolle from Baltic and Bitterfeld amber and a specimen of the subgenus cf. *Diastaloba* s.l. from Dominican amber. *Frullania baltica* is very similar in size and the form of lobes, lobules, and underleaves, but the lobes are broadly rounded and the underleaves have lateral teeth. The specimen from Dominican amber is much larger, has narrower, less arched dorsal lobes with a rounded apex, and underleaves with lateral angulations or teeth. The only similar sized species with apiculate lobes is *F. acutata* Caspary from Baltic amber, but it clearly differs from *F. shewanensis* in having lobules that are larger in relation to the dorsal lobes, more closely inserted to the stem, and with four mammillose cells at the basal half. Furthermore, the underleaves of *F. shewanensis* are oval to ovate with entire margins, whereas underleaves on the main stem of *F. acutata* are rectangular with more or less straight margins and coarse apical teeth at the base of the lobes.

Frullania palaeoafricana is also difficult to assign. It is similar to subgen. *Frullania* (*fide* Lima et al., 2020) in having large lobules inserted close to the stem, lobes with elongate cells in the middle, and probably ocelli. It differs from this subgenus in having broadly rounded lobes instead of apiculate ones and underleaves without any lateral teeth. However, the fossil represents only a rather small shoot fragment and both characters can be rather variable on one plant. The flat, slightly asymmetric lobules with a short beak resemble those found in subgenera *Chonanthelia* and *Trachycolea*, but as the insertion is always obscured, the form of the complete lobule is not clearly discernible.

Species from Baltic and Bitterfeld amber with large lobules inserted close to the stem are *F. truncata* Caspary, *F. schumannii* (Caspary) Grolle, and *F. grabenhorstii*. But the lobes of these species are inflated, symmetrical, and not beaked.

Frullania shewanensis closely resembles the extant *F. apiculata* (Reinw. et al.) Nees (*Diastaloba* I; Hentschel et al., 2009a, 2015), a pantropical species with oval, rounded mucronate lobes, small lobules inserted remotely from the stem, and ovate bifurcated underleaves without lateral teeth (compare Wigginton, 2004: fig. 139). The fossil mainly differs in having less narrow lobules that are ca. twice as wide as long, instead of 2–2.6 times as wide as long. *Frullania apiculata* is widely distributed in Asia and Oceania and has a more restricted range in Africa (West and East Africa and East African Islands; Vanden Berghen, 1976; Wigginton, 2004). Another somewhat similar pantropical extant species with apiculate lobes and remotely inserted lobules is *F. serrata* Gottsche, but its gametophytes are generally more than twice as wide as the fossil and the underleaves often have an undulate-crisped margin (Wigginton, 2004).

Frullania palaeoafricana also resembles some of the extant *Frullania* species described from Africa (Vanden Berghen, 1976; Wigginton, 2004). African species with large, beaked lobules closely inserted to the stem and similarly shaped underleaves are *F. depressa* Mitt. and *F. trinervis* (Lehm.) Drége of subgenus *Chonanthelia* as well as *F. caffraria* Steph. and *F. spongiosa* Steph. of subgenus *Trachycolea* (compare Wigginton, 2004: figs. 147, 149, 150, 155).

5.5 Pylaisiadelphaceae

The genus *Isopterygium* includes 145–170 species (Frey & Stech, 2009; Iwatsuki & Ramsay, 2012), with more than 60 reported from Africa (O'Shea, 2006). As the African members of the genus were not revised except for small geographical regions (Hedenäs & Watling, 2005), we lack comprehensive data on the African members of the genus. For this reason, we refrain from trying to place our material within an extant taxon. Most of the African species have few and small alar cells but some, like the predominantly West African *Isopterygium conangium* Broth. (type material illustrated in Potier de la Varde, 1933–1936) and the Malagasy *I. combae* Besch. (= *I. appressum* Renauld and Cardot; illustration in Renauld & Cardot, 1915), have groups of more numerous and slightly widened alar cells that resemble those of our specimen in appearance.

There are few earlier reports of fossil *Isopterygium*. *Isopterygium minutirameum* was reported from Rovno amber (Ukraine, late Eocene) by Ignatov & Perkovsky (2011), and a plant looking very much like an *Isopterygium*, but with prorate cell ends, *Isopterygiites proratus* J.-P. Frahm and Preussing, was found in limnic–fluviatile mid-Miocene sediments in Sachsen, Germany (Frahm et al., 2007).

Isopterygium species grow mainly in humid terrestrial habitats, on substrates like tree stems and bases, decaying wood, soil, litter, or rocks, although some species occur in other habitats, such as wetlands (Ireland, 1992; Hedenäs & Watling, 2005). The genus is most speciose in tropical and subtropical regions throughout the world (Ireland, 1992; O'Shea, 2006; Frey & Stech, 2009).

5.6 Lecanorales

The fossil from Ethiopian amber can confidently be identified as a foliose lichen, which renders it the very first fossil lichen known from Africa. Ethiopian amber is consequently the fourth amber deposit containing lichen in the world, along with the Dominican, Baltic, and Bitterfeld ambers (Kaasalainen et al., 2015, 2017a, 2017b, 2019, 2020; Rikkinen et al., 2018). This underlines the importance of amber as a rich palaeontological material and especially when looking for well-preserved, very small cryptogamic specimens.

6 Conclusions

The scarcity of Gondwanan amber deposits compared with those of the Laurasia renders the discovery of the African amber deposit in Ethiopia a new relevant source of information on Gondwanan history. Furthermore, Ethiopian amber shows exceptional preservation states of specimens in a very clear amber. Our study confirmed this high fidelity including cellular preservation for cryptogams such as liverworts, mosses, and lichens.

The chemical resin composition and angiosperm inclusions in Ethiopian amber indicate *Hymenaea* (Fabaceae) as the producing tree (Bouju & Perrichot, 2020), which suggests a tropical environment as for Dominican amber (Heinrichs et al., 2015a). The cryptogamic assemblage reported here comprises four liverwort species belonging to the extant genera *Thysananthus, Lejeunea,* and *Frullania*, a pleurocarpous moss of the extant genus *Isopterygium*, and a lichen representative of the order Lecanorales. The three liverwort genera from Ethiopian amber are also recorded from coeval Dominican amber, and this Caribbean amber also yields lichens of the order Lecanorales (Rikkinen & Poinar, 2008; Kaasalainen et al., 2017a). The cryptogam association reported from Dominican amber thus resembles the one from coeval Ethiopian amber and thus suggests similar environmental conditions. Ethiopian amber reveals that these Miocene cryptogam taxa were not restricted to the neotropics. We could, however, not find any evidence of bryophyte species from Ethiopian amber that are identical to those from neotropical ambers at species level, which is likely due to geographical isolation.

Recovery of further bryophytes and lichens from Miocene Ethiopian amber is likely and very promising for understanding the evolution and past distribution of bryophytes and lichens, as not even the present distribution of these cryptogams is sufficiently known from the African continent.

Acknowledgements

We thank Amde Zewdalem (Jacksonville, Florida) and Benyam Teferi (Addis Ababa, Ethiopia) for information on the Ethiopian amber localities and for their invaluable help with the logistics of the field trip in the Amhara Region by V.P. and V.B. in June 2019. We also thank Yale Goldman (Bloomfield, Connecticut) for facilitating the access to some of the material studied herein and for information and contact regarding his amber source. This research was supported by the Tellus-INTERRVIE program of the CNRS INSU (project AMBRAFRICA to V.P.), by the Strategic Priority Research Program of the Chinese Academy of Sciences (XDA19050101 to B.W.) and National Natural Science Foundation of China (41688103 to B.W.), by grant of the mobility program of the EGAAL doctoral school of University of Rennes (to V.B.), and by the German Research Foundation (project 428174246 to K.F. and project 408295270 to U.K.).

References

Bechteler J, Schäfer-Verwimp A, Lee GE, Feldberg K, Pérez-Escobar OA, Pócs T, Peralta DF, Renner MAM, Heinrichs J. 2017a. Geographical structure, narrow species ranges, and Cenozoic diversification in a pantropical clade of leafy liverworts. *Ecology and Evolution* 7: 638–653.

Bechteler J, Schmidt AR, Renner MAM, Wang B, Pérez-Escobar OA, Schäfer-Verwimp A, Feldberg K, Heinrichs J. 2017b. A Burmese amber fossil of *Radula* (Porellales, Jungermanniopsida) provides insights into the Cretaceous evolution of epiphytic lineages of leafy liverworts. *Fossil Record* 20: 201–213.

Berghen CV. 1976. Frullaniaceae (Hepaticae) Africanae. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* 46: 1–220.

Bombosch A, Wieneke A, Busch A, Jonas R, Hentschel J, Kreier HP, Shaw B, Shaw AJ, Heinrichs J. 2010. Narrow species concepts in the *Frullania dilatata-appalachiana-eboracensis* complex: Evidence from nuclear and chloroplast-DNA markers. *Plant Systematics and Evolution* 290: 151–158.

Bouju V, Perrichot V. 2020. A review of amber and copal occurrences in Africa and their paleontological significance. *BSGF-Earth Sciences Bulletin* 191: art. n° 17, 11 p.

Carter BE, Larraín J, Manukjanová A, Shaw B, Shaw AJ, Heinrichs J, de Lange P, Suleiman M, Thouvenot L, von Konrat M. 2017. Species delimitation and biogeography of a southern hemisphere liverwort clade, *Frullania* subgenus *Microfrullania* (Frullaniaceae, Marchantiophyta). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 107: 16–26.

Caspary R. 1887. Einige neue Pflanzenreste aus dem samländischen Bernstein. *Schriften der Physikalisch-Ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg (Abhandlungen)* 27: 1–8 (209). Tafel I.

Coty D, Lebon M, Nel A. 2016. When phylogeny meets geology and chemistry: doubts on the dating of Ethiopian amber. *Annales de la Société Entomologique de France* 52: 161–166.

Dong S, Schäfer-Verwimp A, Meinecke P, Feldberg K, Bombosch A, Pócs T, Schmidt AR, Reitner J, Schneider H, Heinrichs J. 2012. Tramps, narrow endemics and morphologically cryptic species in the epiphyllous liverwort *Diplasiolejeunea*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 65: 582–594.

Dunlop JA. 2010. Bitterfeld amber. In: Penney D ed. *Biodiversity of fossils in amber from the major world deposits*. Manchester: Siri Scientific Press. 57–68

Elvebakk A, Elix JA. 2006. *Pannaria isidiosa*, a new Australian lichen with a new chemosyndrome. *The Lichenologist* 38: 557–563.

Feldberg K, Gradstein SR, Gröhn C, Heinrichs J, von Konrat M, Mamontov Y, Renner MAM, Roth M, Schäfer-Verwimp A, Sukkharak P, Schmidt AR. 2021a. Checklist of fossil liverworts suitable for calibrating phylogenetic reconstructions. *Bryophyte Diversity & Evolution* 43: 14–71.

Feldberg K, Müller AS, Schäfer-Verwimp A, von Konrat M, Schmidt AR, Heinrichs J. 2018. *Frullania grabenhorstii* sp. nov., a fossil liverwort (Jungermanniopsida: Frullaniaceae) with perianth from Bitterfeld amber. *Bryophyte Diversity & Evolution* 40: 91–103.

Feldberg K, Schäfer-Verwimp A, Renner MAM, von Konrat M, Bechteler J, Müller P, Wang YD, Schneider H, Schmidt AR 2021b. Liverworts from Cretaceous amber. *Cretaceous Research* (in press).

Feldberg K, Schneider H, Stadler T, Schäfer-Verwimp A, Schmidt AR, Heinrichs J. 2014. Epiphytic leafy liverworts diversified in angiosperm-dominated forests. *Scientific Reports* 4: 5974.

Feldberg K, Váňa J, Schäfer-Verwimp A, Krings M, Gröhn C, Schmidt AR, Heinrichs J. 2017. Problems related to the taxonomic placement of incompletely preserved amber fossils: transfer of the Paleogene liverwort *Cylindrocolea dimorpha* (Cephaloziellaceae) to the extant *Odontoschisma* sect. *Iwatsukia* (Cephaloziaceae). *Fossil Record* 20: 147–157.

Frahm JP, Preussing M, Jechorek H. 2007. Laubmoose (Bryophyta, Bryopsida) aus dem Miozän der Oberlausitz (Sachsen, Deutschland). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde (B)* 367: 1–23.

Frey W, Stech M. 2009. Division of Bryophyta Schimp. (Musci, Mosses). In: Frey W ed. *Syllabus of plant families. Adolf Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien: Bryophytes and seedless vascular plants*. Berlin: Gebrüder Borntraeger. 116–257.

Geological Survey of Ethiopia. 1996. *Geological map of Ethiopia*. 2nd ed. Addis Ababa: Ministry of Mines.

Gradstein SR. 1993. New fossil Hepaticae preserved in amber of the Dominican Republic. *Nova Hedwigia* 57: 353–374.

Gradstein SR. 2013. A classification of Lejeuneaceae (Marchantiophyta) based on molecular and morphological evidence. *Phytotaxa* 100: 6–20.

Grimaldi DA. 1996. *Amber: Window to the Past*. New York: Harry N. Abrams Inc.

Grolle R. 1980a. Lebermoose im Bernstein 1. *Feddes Repertorium* 91: 183–190.

Grolle R. 1980b. Lebermoose im Bernstein 2. *Feddes Repertorium* 91: 401–407.

Grolle R. 1981a. Was ist *Lejeunea schumannii* Caspary aus dem Baltischen Bernstein? *Occasional Papers of the Farlow Herbarium of Cryptogamic Botany* 16: 101–110.

Grolle R. 1981b. *Nipponolejeunea* fossil in Europa. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 50: 143–157.

Grolle R. 1984a. Die Lebermoosgattung *Cheilolejeunea* fossil in Mitteleuropa. *Feddes Repertorium* 95: 229–336.

Grolle R. 1984b. *Bryopteris* und *Cyclolejeunea* fossil in Dominikanischem Bernstein. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 56: 271–280.

Grolle R. 1985a. Fossil *Spruceanthus* in Europe and two other hepatics in Baltic amber. *Prace Muzeum Ziemi* 37: 79–85.

Grolle R. 1985b. Monograph of *Frullania* in Baltic amber. *Prace Muzeum Ziemi* 37: 87–100.

Grolle R. 1985c. Zwei weitere Lebermoose in Bernstein aus Bitterfeld (DDR). *Feddes Repertorium* 96: 41–46.

Grolle R. 1987. *Radula steerei* sp. nov. — a further hepatic in Dominican amber. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 45: 259–263.

Grolle R. 1993a. *Bryopteris bispinosa* spec. nov. (Lejeuneaceae), ein weiteres Lebermoos in Dominikanischem Bernstein. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 74: 71–76.

Grolle R. 1993b. Ein autözisches Lebermoos mit Perianth in Dominikanischem Bernstein: *Drepanolejeunea eogena* spec. nov. *Nova Hedwigia* 57: 375–380.

Grolle R. 1999. *Metacalypogeia* (Calypogeiaceae, Hepaticae) new to Europe as Baltic amber fossil. *Bryobrothera* 5: 87–91.

Grolle R. 2003. *Frullania mammilligera* sp. nov., a new Eocene species of Hepaticae found in Bitterfeld Amber of central Germany. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 241: 155–161.

Grolle R, Braune W. 1988. *Bazzania oleosa*, ein Lebermoos mit erhaltenen Ölkörpern in Dominikanischem Bernstein. *Beiheft zur Nova Hedwigia* 90: 101–108.

Grolle R, Heinrichs J. 2003. Eocene *Plagiochila groehnii* sp. nov.—the first representative of Plagiochilaceae in Baltic amber. *Cryptogamie, Bryologie* 24: 289–293.

Grolle R, Meister K. 2004. *The liverworts in Baltic and Bitterfeld amber*. Jena: Weissdorn.

Grolle R, Schmidt A. 2001. A fossil *Scapania* (Hepaticae) with perianth and capsule in Bitterfeld amber (Eocene) from Germany. *The Bryologist* 104: 362–366.

Grolle R, So ML. 2004. A fossil *Porella* (Porellaceae, Hepaticae) in Eocene Baltic amber. *Botanical Journal of the Linnean Society* 145: 485–488.

Grolle R, Zhu R-L, Gradstein SR. 2001. On *Cyrtolejeunea* A.Evans (Lejeuneaceae, Hepaticae). *Taxon* 50: 1067–1074.

Hedenäs L, Watling MC. 2005. Bryophyte flora of Uganda. 5. Hypnaceae (Part 2). *Journal of Bryology* 27: 153–160.

Heinrichs J, Feldberg K, Bechteler J, Regalado L, Renner MAM, Schäfer-Verwimp A, Gröhn C, Müller P, Schneider H, Krings M. 2018a. A comprehensive assessment of the fossil record of liverworts in amber. In: Krings M, Cuneo NR, Harper CJ, Rothwell GW eds. *Transformative paleobotany, papers to commemorate the life and legacy of Thomas N. Taylor*. London, San Diego, Cambridge, Oxford: Elsevier/Academic Press. 213–252.

Heinrichs J, Hentschel J, Bombosch A, Fiebig A, Reise J, Edelmann M, Kreier HP, Schäfer-Verwimp A, Caspari S, Schmidt AR, Zhu RL, von Konrat M, Shaw B, Shaw AJ. 2010. One species or at least

eight? Delimitation and distribution of *Frullania tamarisci* (L.) Dumort. (Jungermanniopsida, Porellales) inferred from nuclear and chloroplast DNA markers. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 56: 1105–1114.

Heinrichs J, Kettunen E, Lee GE, Marzaro G, Pócs T, Ragazzi E, Renner MAM, Rikkinen J, Sass-Gyarmati A, Schäfer-Verwimp A, Scheben A, Solórzano Kraemer MM, Svojtka M, Schmidt AR. 2015a. Lejeuneaceae (Marchantiophyta) from a species-rich taphocoenosis in Miocene Mexican amber, with a review of liverworts fossilised in amber. *Review of Palaeobotany and Palynology* 221: 59–70.

Heinrichs J, Reiner-Drehwald ME, Feldberg K, von Konrat M, Hentschel J, Vána J, Nascimbene P, Grimaldi D, Schmidt AR. 2012. The leafy liverwort *Frullania* (Jungermanniopsida) in the Cretaceous amber forest of Myanmar. *Review of Palaeobotany and Palynology* 169: 21–28.

Heinrichs J, Schäfer-Verwimp A, Boxberger J, Feldberg K, Solórzano Kraemer MM, Schmidt AR. 2014. A fossil species of *Ceratolejeunea* (Lejeuneaceae, Porellales) preserved in Miocene Mexican amber. *The Bryologist* 117: 10–14.

Heinrichs J, Schäfer-Verwimp A, Renner MAM, Feldberg K. 2018b. *Cheilolejeunea lamyi* sp. nov., a fossil Lejeuneaceae from Miocene Dominican amber. *Cryptogamie, Bryologie* 39: 155–161.

Heinrichs J, Scheben A, Bechteler J, Lee GE, Schäfer-Verwimp A, Hedenäs L, Singh H, Pócs T, Nascimbene PC, Peralta DF, Renner MAM, Schmidt AR. 2016a. Crown group Lejeuneaceae and pleurocarpous mosses in Early Eocene (Ypresian) Indian amber. *PLoS One* 11: E0156301.

Heinrichs J, Scheben A, Lee GE, Váňa J, Schäfer-Verwimp A, Krings M, Schmidt AR. 2015b. Molecular and morphological evidence challenges the records of the extant liverwort *Ptilidium pulcherrimum* in Baltic amber. *PLoS ONE* 10: e140977.

Heinrichs J, Schmidt AR. 2010. An inclusion of *Frullania* subgen. Diastoloba s.l. (Frullaniaceae, Porellales) in Dominican amber. *Tropical Bryology* 31: 91–94.

Heinrichs J, Schmidt AR, Schäfer-Verwimp A, Bauerschmidt L, Neumann C, Gröhn C, Krings M, Renner MAM. 2016b. Revision of the leafy liverwort genus *Radula* (Porellales, Jungermanniopsida) in Baltic and Bitterfeld amber. *Review of Palaeobotany and Palynology* 235: 157–164.

Heinrichs J, Schmidt AR, Schäfer-Verwimp A, Gröhn C, Renner MAM. 2015c. The leafy liverwort *Notoscyphus balticus* spec. nov. (Jungermanniales) in Eocene Baltic amber. *Review of Palaeobotany and Palynology* 217: 39–44.

Hentschel J, Schmidt AR, Heinrichs J. 2009b. *Frullania cretacea*, sp. nov. (Porellales, Jungermanniopsida), a leafy liverwort preserved in Cretaceous amber from Myanmar. *Cryptogamie, Bryologie* 30: 323–328.

Hentschel J, von Konrat MJ, Pócs T, Schäfer-Verwimp A, Shaw AJ, Schneider H, Heinrichs J. 2009a. Molecular insights into the phylogeny and subgeneric classification of *Frullania* Raddi (Frullaniaceae, Porellales). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 52: 142–156.

Hentschel J, von Konrat M, Söderström L, Hagborg A, Larraín J, Sukkharak P, Uribe J, Zhang L. 2015. Notes on early land plants today. 72. Infrageneric classification and new combinations, new names, new synonyms in *Frullania* (Marchantiophyta). *Phytotaxa* 220: 127–142.

Ignatov MS, Perkovsky EE. 2011. Mosses from Rovno amber (Ukraine). *Arctoa* 20: 1–18.

Ignatov MS, Perkovsky EE. 2013. Mosses from Rovno amber (Ukraine), 2. *Arctoa* 22: 83–92.

Ireland RR. 1992. The moss genus *Isopterygium* (Hypnaceae) in Latin America. *Tropical Bryology* 6: 111–132.

Iturralde-Vinent MA, MacPhee RDE. 2019. Remarks on the age of Dominican amber. *Palaeoentomology* 2: 236–240.

Iwatsuki Z, Ramsay HP. 2012. Pylaisiadelphaceae: *Isopterygium*. *Australian Mosses Online* 14: 1–3.

Jones EW. 1972. African hepatics XXIII. Some species of *Lejeunea*. *Journal of Bryology* 7: 23–45.

Kaasalainen U, Heinrichs J, Krings M, Myllys L, Grabenhorst H, Rikkinen J, Schmidt AR. 2015. Alectorioid morphologies in Paleogene lichens: new evidence and re-evaluation of the fossil Alectoria succini Mägdefrau. *PLOS One* 10: E0129526.

Kaasalainen U, Heinrichs J, Renner MAM, Hedenäs L, Schäfer-Verwimp A, Lee GE, Ignatov MS, Rikkinen J, Schmidt AR. 2017a. A Caribbean epiphyte community preserved in Miocene Dominican amber. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 107: 321–331.

Kaasalainen U, Kukwa M, Rikkinen J, Schmidt AR. 2019. Crustose lichens with lichenicolous fungi from Paleogene amber. *Scientific Reports* 9: 10360.

Kaasalainen U, Rikkinen J, Schmidt AR. 2020. Fossil *Usnea* and similar fruticose Lichens from Palaeogene amber. *The Lichenologist* 52: 319–324.

Kaasalainen U, Schmidt AR, Rikkinen J. 2017b. Diversity and ecological adaptations in Palaeogene lichens. *Nature Plants* 3: 17049.

Kasiński JR, Kramarska R, Słodkowska B, Sivkov V, Piwocki M. 2020. Paleocene and Eocene deposits on the eastern margin of the Gulf of Gdańsk (Yantarny P-1 borehole, Kaliningrad region, Russia). *Geological Quarterly* 64: 29–53.

Katagiri T. 2015. First fossil record of the liverwort family Cephaloziaceae (Jungermanniales, Marchantiophyta) from Baltic amber. *Nova Hedwigia* 101: 347–354.

Katagiri T. 2018. *Geocalyx heinrichsii* sp. nov., the first representative of Geocalycaceae (Jungermanniales, Marchantiophyta) in Baltic amber. *Bryophyte Diversity & Evolution* 40: 113–117.

Katagiri T, Mukai M, Yamaguchi T. 2013. A new fossil moss *Muscites kujiensis* (Bryopsida) preserved in the late Cretaceous amber from Japan. *The Bryologist* 116: 296–301.

Katagiri T, Shinden H. 2020. Discovery of a simple thalloid liverwort *Metzgeriites kujiensis* (Metzgeriaceae), a new species from Late Cretaceous Japanese amber. *Hattoria* 11: 13–21.

Kettunen E, Sadowski EM, Seyfullah LJ, Dörfelt H, Rikkinen J, Schmidt AR. 2019. Caspary's fungi from Baltic amber: Historic specimens and new evidence. *Papers in Palaeontology* 5: 365–389.

Kiefert L. 2015. Natural green amber from Ethiopia. 34th International Gemmological Conference, Vilnius. Abstract book. 22–25.

Kistenich S, Bendiksby M, Ekman S, Cáceres MES, Hernández JEM, Timdal E. 2019. Towards an integrative taxonomy of *Phyllopsora* (Ramalinaceae). *The Lichenologist* 51: 323–392.

Konstantinova NA, Ignatov MS, Perkovsky EE. 2012. Hepatics from Rovno amber (Ukraine). *Arctoa* 21: 265–271.

Lee GE, Bechteler J, Schäfer-Verwimp A, Heinrichs J. 2015b. *Microlejeunea miocenica* sp. nov. (Porellales, Jungermanniopsida) in Dominican amber, the first fossil of a subcosmopolitan genus of leafy liverworts. *Review of Palaeobotany and Palynology* 222: 16–21.

Lee GE, Kolberg L, Bechteler J, Schäfer-Verwimp A, Renner MA, Schmidt AR, Heinrichs J. 2017. The leafy liverwort genus *Lejeunea*

(Porellales, Jungermanniopsida) in Miocene Dominican Amber. *Review of Palaeobotany and Palynology* 238: 144–150.

Lee GE, Schäfer-Verwimp A, Schmidt AR, Heinrichs J. 2015a. Transfer of the Miocene *Lejeunea palaeomexicana* Grolle to *Ceratolejeunea*. *Cryptogamie, Bryologie* 36: 335–341.

Lehmann JGC. 1844. *Novarum et minus cognitarum stirpium pugillus octavus*. Hamburg: Meissner.

Li Y, Wang YD, Schneider H, Wu PC. 2020. *Frullania partita* sp. nov. (Frullaniaceae, Porellales), a new leafy liverwort from the mid-Cretaceous of Myanmar. *Cretaceous Research* 108: 104341.

Libert M-A. 1820. Sur un genre nouveau d'hépatiques, *Lejeunia*. *Annales Générales des Sciences Physiques* 6: 372–374.

Lima E, Ilkiu-Borges AL, Gradstein SR. 2020. A new species of *Frullania* subg. *Frullania* (Marchantiophyta) from the Brazilian Amazon. *Phytotaxa* 456: 119–124.

Mamontov YS, Atwood JJ, Perkovsky EE, Ignatov MS. 2020. Hepatics from Rovno amber (Ukraine): *Frullania pycnoclada* and a new species, *F. vanae*. *The Bryologist* 123: 421–430.

Mamontov YS, Heinrichs J, Schäfer-Verwimp A, Ignatov MS, Perkovsky EE. 2013. Hepatics from Rovno Amber (Ukraine), 2. *Acrolejeunea ucrainica* sp. nov. *Arctoa* 22: 93–96.

Mamontov YS, Heinrichs J, Schäfer-Verwimp A, Ignatov MS, Perkovsky EE. 2015a. Hepatics from Rovno amber (Ukraine), 4. *Frullania riclefgrollei*, sp. nov. *Review of Palaeobotany and Palynology* 223: 31–36.

Mamontov YS, Heinrichs J, Váňa J, Ignatov MS, Perkovsky EE. 2015b. Hepatics from Rovno amber (Ukraine), 3. *Anastrophyllum rovnoi* sp. nov. *Arctoa* 24: 43–46.

Mamontov YS, Heinrichs J, Váňa J, Ignatov MS, Perkovsky EE. 2015c. Hepatics from Rovno amber (Ukraine), 5. *Cephaloziella nadezhdae* sp. nov. *Arctoa* 24: 289–293.

Mamontov YS, Hentschel J, Konstantinova NA, Perkovsky EE, Ignatov MS. 2017. Hepatics from Rovno amber (Ukraine), 6. *Frullania rovnoi*, sp. nov. *Journal of Bryology* 39: 336–341.

Mamontov YS, Ignatov MS, Perkovsky EE. 2018. Hepatics from Rovno amber (Ukraine), 7. *Frullania zerovii*, sp. nov. *Nova Hedwigia* 106: 103–113.

Mamontov YS, Ignatov MS, Perkovsky EE. 2019. Liverworts from Rovno amber (Ukraine). 8. *Frullania ekaterinae* sp. nov. and *F. schmalhausenii* sp. nov. *Paleontological Journal* 53: 1095–1103.

Mitten G. 1869. Musci austro-americani. *Journal of the Linnean Society, Botany* 12: 1–659.

O'Shea BJ. 2006. Checklist of the mosses of sub-Saharan Africa (Version 5, 12/06). *Tropical Bryology Research Reports* 6: 1–252.

Passo A, Calvelo S, Stocker-Wörgötter E. 2004. Taxonomic notes on *Pannaria pallida* from southern South America and New Zealand. *Mycotaxon* 90: 355–365.

Penney D. 2010. Dominican amber. In: Penney D ed. *Biodiversity of fossils in amber from the major world deposits*. Manchester: Siri Scientific Press. 22–41.

Perkovsky EE, Zosimovich VY, Vlaskin AP. 2010. Rovno amber. In: Penney D ed. *Biodiversity of fossils in amber from the major world deposits*. Manchester: Siri Scientific Press. 116–136.

Perrichot V, Boudinot BE, Chény C, Cole J, Jeanneau L, Schmidt AR, Szwedo J, Wang B. 2018. The age and paleobiota of Ethiopian amber revisited. 5th International Paleontological Congress, Paris. Abstract book. 23.

Perrichot V, Boudinot BE, Cole J, Delhaye-Prat V, Esnault J, Goldman Y, Nohra YA, Schmidt AR. 2016. African fossiliferous amber: a review. In: Penney D, Ross AJ eds. *Abstracts of the 7th International Conference on Fossil Insects, Arthropods and Amber*. Manchester: Siri Scientific Press. 41.

Pócs T. 1996. Epiphyllous liverwort diversity at worldwide level and its threat and conservation. *Anales Del Instituto De Biología Serie Botánica* 67: 109–127.

Pócs T, Zhu RL, Reiner-Drehwald E, Söderström L, Hagborg A, von Konrat M. 2015. Notes on early land plants today. 71. New synonyms, new names and new combinations in Lejeuneaceae (Marchantiophyta). *Phytotaxa* 208: 97–102.

Potier de la Varde R. 1933–1936. Mousses du Gabon. *Mémoires de la Société Nationale des Sciences Naturelles et Mathématiques de Cherbourg* 42: 1–270.

Raddi G. 1818. Jungermanniografia Etrusca 9. Memoria del Signor Giuseppe Raddi Fiorentino. *Atti della Società Italiana delle Scienze in Modena* 18: 1–45.

Ragazzi E, Schmidt AR. 2011. Amber. In: Reitner J, Thiel V eds. *Encyclopedia of geobiology*. Dordrecht: Springer. 24–35.

Ramaiya M, Johnston MG, Shaw B, Heinrichs J, Hentschel J, von Konrat M, Davison P, Shaw AJ. 2010. Morphologically cryptic biological species within the liverwort *Frullania asagrayana*. *American Journal of Botany* 97: 1707–1718.

Renauld F, Cardot J. 1915. Histoire naturelle des plantes. Mousses. In: Grandidier A, Grandidier G eds. *Histoire physique, naturelle et politique de*. Paris: Madagascar. 39.

Renner MAM. 2015. Lobule shape evolution in *Radula* (Jungermanniopsida): one rate fits all? *Botanical Journal of the Linnean Society* 178: 222–242.

Renner MAM. 2020. Opportunities and challenges presented by cryptic bryophyte species. *Telopea* 23: 41–60.

Renner MAM, Hesslewood MM, Patzak SDF, Schäfer-Verwimp A, Heinrichs J. 2017. By how much do we underestimate species diversity of liverworts using morphological evidence? An example from Australasian *Plagiochila* (Plagiochilaceae: Jungermanniopsida). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 107: 576–593.

Rikkinen J, Meinke SKL, Grabenhorst H, Gröhn C, Kobbert M, Wunderlich J, Schmidt AR. 2018. Calicioid lichens and fungi in amber, tracing extant lineages back to the Paleogene. *Geobios* 51: 469–479.

Rikkinen J, Poinar GO. 2008. A new species of *Phyllopsora* (Lecanorales, lichen-forming Ascomycota) from Dominican amber, with remarks on the fossil history of lichens. *Journal of Experimental Botany* 59: 1007–1011.

Rikkinen J, Schmidt AR. 2018. Morphological convergence in forest microfungi provides a proxy for paleogene forest structure. In: Krings M, Harper CJ, Cúneo NR, Rothwell GW eds. *Transformative palaeobotany – papers to commemorate the life and legacy of Thomas N. Taylor*. London, San Diego, Cambridge, Oxford: Elsevier/Academic Press. 527–549.

Rust J, Singh H, Rana RS, McCann T, Singh L, Anderson K, Sarkar N, Nascimbene PC, Stebner F, Thomas JC, Solórzano Kraemer M, Williams CJ, Engel MS, Sahni A, Grimaldi D. 2010. Biogeographic and evolutionary implications of a diverse paleobiota in amber from the early Eocene of India. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107: 18360–18365.

Sadowski EM, Schmidt AR, Seyfullah LJ, Kunzmann L. 2017. Conifers of the 'Baltic amber forest' and their palaeoecological significance. *Stapfia* 106: 1–73.

Scheben A, Schmidt AR, Schäfer-Verwimp A, Solórzano Kraemer MM, Heinrichs J. 2014. The first ptychanthoid Lejeuneaceae in Miocene Mexican amber. *Telopea* 17: 355–361.

Schiffner VF. 1893. Hepaticae. In: Engler A, Prantl K eds. *Die Natürlichen Pflanzenfamilien, Teil. I, Abt. 3*. Leipzig: Engelmann. 1–144.

Schmidt AR, Jancke S, Lindquist EE, Ragazzi E, Roghi G, Nascimbene P, Schmidt K, Wappler T, Grimaldi DA. 2012. Arthropods in amber from the Triassic Period. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 109: 14796–14801.

Schmidt AR, Kaulfuss U, Bannister JM, Baranov V, Beimforde C, Bleile N, Borkent A, Busch A, Conran JG, Engel MS, Harvey M, Kennedy EM, Kerr PH, Kettunen E, Kiecksee AP, Lengeling F, Lindqvist JK, Maraun M, Mildenhall M, Perrichot V, Rikkinen J, Sadowski EM, Seyfullah LJ, Stebner F, Szwedo J, Ulbrich P, Lee DE. 2018. Amber inclusions from New Zealand. *Gondwana Research* 56: 135–146.

Schmidt AR, Perrichot V, Svojtka M, Anderson KB, Belet KH, Bussert R, Dörfelt H, Jancke S, Mohr B, Mohrmann E, Nascimbene PC, Nel A, Nel P, Ragazzi E, Roghi G, Saupe EE, Schmidt K, Schneider H, Selden PA, Vávra N. 2010. Cretaceous African life captured in amber. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107: 7329–7334.

Schuster RM. 1992. *The Hepaticae and Anthocerotae of North America east of the hundredth meridian. Volume V*. New York: Columbia University Press.

Serrano-Sánchez M de L, Hegna TA, Schaaf P, Pérez L, Centeno-García E, Vega FJ. 2015. The aquatic and semiaquatic biota in Miocene amber from the Campo LA Granja mine (Chiapas, Mexico): Paleoenvironmental implications. *Journal of South American Earth Sciences* 62: 243–256.

Söderström L, Hagborg A, von Konrat M, Bartholomew-Began S, Bell D, Briscoe L, Brown E, Cargill DC, Costa DP, Crandall-Stotler BJ, Cooper ED, Dauphin G, Engel JJ, Feldberg K, Glenny D, Gradstein SR, He X, Heinrichs J, Hentschel J, Ilkiu-Borges AL, Katagiri T, Konstantinova NA, Larraín J, Long DG, Nebel M, Pócs T, Puche F, Reiner-Drehwald E, Renner MAM, Sass-Gyarmati A, Schäfer-Verwimp A, Segarra Moragues JG, Stotler RE, Sukkharak P, Thiers BM, Uribe J, Váňa J, Villarreal JC, Wigginton M, Zhang L, Zhu RL. 2016. World checklist of hornworts and liverworts. *PhytoKeys* 59: 1–828.

Solórzano Kraemer MM. 2010. Mexican amber. In: Penney D ed. *Biodiversity of fossils in amber from the major world deposits*. Manchester: Scientific Press. 42–56

Stilwell JD, Langendam A, Mays C, Sutherland LJM, Arillo A, Bickel DJ, De Silva WT, Pentland A, Roghi G, Price GD, Cantrill DJ, Quinney A, Penalver E. 2020. Amber from the Triassic to Paleogene of Australia and New Zealand as exceptional preservation of poorly known terrestrial ecosystems. *Scientific Reports* 10: 5703.

Sukkharak P. 2015. A systematic monograph of the genus *Thysananthus* (Lejeuneaceae, Marchantiophyta). *Phytotaxa* 193: 1–81.

Sukkharak P, Gradstein SR. 2014. A taxonomic revision of the genus *Mastigolejeunea* (Marchantiophyta: Lejeuneaceae). *Nova Hedwigia* 99: 279–345.

Sukkharak P, Gradstein SR. 2017. Phylogenetic study of *Mastigolejeunea* (Marchantiophyta: Lejeuneaceae) and an amended circumscription of the genus *Thysananthus*. *Phytotaxa* 326: 91–107.

Taylor TN, Taylor EL, Krings M. 2009. *Paleobotany: the biology and evolution of fossil plants*. New York: Academic Press.

Tomescu AMF, Bomfleur B, Bippus AC, Savoretti A. 2018. Why are bryophytes so rare in the fossil record? A spotlight on taphonomy and fossil preservation. In: Krings M, Cúneo NR, Harper CJ, Rothwell GW eds. *Transformative Paleobotany – papers to commemorate the life and legacy of Thomas N. Taylor*. London, San Diego, Cambridge, Oxford: Elsevier/Academic Press. 375–416.

Uribe J. 2011. Type studies on *Frullania* subgenus *Meteoriopsis*. VI. subgeneric affiliation of selected asiatic species previously assigned to subg. *Meteoriopsis*. *Caldasia* 33: 67–77.

Váňa J, Schäfer-Verwimp A, Bechteler J, Schmidt AR, Heinrichs J. 2015a. *Notoscyphus grollei* sp. nov. in Bitterfeld amber rather than the extant *Notoscyphus lutescens* (Lehm. & Lindenb.) Mitt. *Phytotaxa* 222: 151–154.

Váňa J, Schäfer-Verwimp A, Bechteler J, Schmidt AR, Heinrichs J. 2015b. Transfer of the Eocene *Jungermannia berendtii* Grolle to *Solenostoma*. *Cryptogamie, Bryologie* 36: 285–288.

Vanderpoorten A, Goffinet B. 2009. *Introduction to Bryophytes*. Cambridge: Cambridge University Press.

Vanderpoorten A, Gradstein SR, Carine MA, Devos N. 2010. The ghosts of Gondwana and Laurasia in modern liverwort distributions. *Biological Reviews* 85: 471–487.

von Konrat M, Hentschel J, Heinrichs J, Braggins JE, Pócs T. 2010. Forty-one degrees below and sixty years in the dark: *Frullania* sect. *Inconditum*, a new section of Australasian *Frullania* species including *F. colliculosa*, sp. nov. and *F. hodgsoniae*, nom. and stat. nov. *Nova Hedwigia* 91: 471–500.

von Konrat M, de Lange P, Greif M, Strozier L, Hentschel J, Heinrichs J. 2012. *Frullania knightbridgei*, a new liverwort (Frullaniaceae, Marchantiophyta) species from the deep south of Aotearoa-New Zealand based on an integrated evidence-based approach. *Phyto Keys* 8: 13–36.

von Konrat M, de Lange P, Larraín J, Hentschel J, Carter B, Shaw J, Shaw B. 2013. A small world: uncovering hidden diversity in *Frullania*—A new species from Aotearoa-New Zealand. *Polish Botanical Journal* 58: 437–447.

Wang B, Rust J, Engel MS, Szwedo J, Dutta S, Nel A, Fan Y, Meng F, Shi G, Jarzembowski A, Wappler T, Stebner F, Fang Y, Mao L, Zheng D, Zhang H. 2014. A diverse paleobiota in early Eocene Fushun amber from China. *Current Biology* 24: 1606–1610.

Wang J, Zhu RL, Gradstein R. 2016. Taxonomic revision of Lejeuneaceae subfamily Ptychanthoideae (Marchantiophyta) in China. *Bryophytorum Bibliotheca* 65: 1–142.

Wigginton MJ. 2004. *E.W. Jones's liverwort and hornwort flora of West Africa*. Meise: National Botanic Garden.

Wilson R, Heinrichs J, Hentschel J, Gradstein SR, Schneider H. 2007. Steady diversification of derived liverworts under Tertiary climatic fluctuations. *Biology Letters* 3: 566–569.

Ye W, Zhu R-L. 2010. *Leucolejeunea*, a new synonym of *Cheilolejeunea* (Lejeuneaceae), with special reference to new combinations and nomenclature. *Journal of Bryology* 32: 279–282.

Yu N-N, Gradstein SR, Narengaowa. 2020. *Thysananthus weiweianus* N.-N.Yu & Gradst. (Jungermanniopsida: Lejeuneaceae), a new fossil species in Dominican amber. *Chenia* 14: 58–62.

Yu Y, Pócs T, Schäfer-Verwimp A, Heinrichs J, Zhu RL, Schneider H. 2013. Evidence for rampant homoplasy in the epiphyllous genus *Cololejeunea* (Lejeuneaceae). *Systematic Botany* 38: 553–563.

Zheng D, Chang SC, Perrichot V, Dutta S, Rudra A, Mu L, Kelly RS, Li S, Zhang Q, Wong J, Wang J, Wang H, Fang Y, Zhang H, Wang B. 2018. A late Cretaceous amber biota from central Myanmar. *Nature Communications* 9: 3170.

Supplementary Material

The following supplementary material is available online for this article at http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/jse.12796/suppinfo:

Table S1. Measurements of *Thysananthus aethiopicus* sp. nov. specimens from Miocene Ethiopian amber. PB23742 represents the holotype. All measurements are provided in μm.

Table S2. Measurements of *Frullania* specimens from Miocene Ethiopian amber. *Frullania shewanensis* sp. nov. specimens IGR.ET2020/013b (holotype) and IGR.ET2020/009, and *Frullania palaeoafricana* sp. nov. IGR.ET2020/015 (holotype). All measurements are provided in μm.

Table S3. Comparison between the holotype of *Thysananthus aethiopicus* sp. nov. and other fossil Miocene *Thysananthus* species. All measurements are provided in μm.

View publication stats

V. Identification et systématique des inclusions d'arthropodes

Embranchement Arthropoda Latreille, 1829

Sous-embranchement Chelicerata Heymons, 1901

Classe Arachnida Lamarck, 1801

Ordre Araneae Clerck, 1757

Figures 25A-B

Spécimens observés. MAIG 6050, MAIG 6056, NIGPAS/IGR.ET2015/001f, IGR.ET2019/006c

La plupart des spécimens d'araignées (Araneae) de l'ambre d'Ethiopie sont difficiles à identifier : MAIG 6050 de la collection de Gdańsk n'a pu être observé, MAIG 6056 est dégradé, NIGPAS/IGR.ET2015/001f est bien préservé mais sa position compromet la bonne observation de certaines structures (e.g. pièces buccales) (Fig.25A) et IGR.ET2019/006c est une mue incomplète (Fig.25B). Pour ces raisons, les caractères déterminants n'ont pu être observés et les individus ne peuvent être déterminés plus précisément pour le moment.

De nombreuses pièces d'ambre renferment des appendices ou têtes d'arthropodes, principalement de fourmis, isolés du reste du corps. De tels éléments peuvent correspondre à des restes de prédation d'araignées, ces dernières ne consommant pas la proie entièrement (Labandeira, 2014). Ces observations dans l'ambre d'Ethiopie peuvent ainsi constituer des traces indirectes de la présence de l'ordre à proximité des coulées.

Sous-Classe Acari Leach, 1817

Spécimens observés. MAIG 6013b (quatre spécimens), MAIG 6019, MAIG 6033, MAIG 6056 et IG.ET2019/001

Les données générales et d'écologie de la sous-classe Acari sont présentées dans le chapitre précédent (cf. Chap.II, IV.). Certains acariens occupent les habitats formés par les micro-végétaux épiphytes, tels que les lichens, mousses et hépatiques (Schatz & Behan-Pelletier, 2008 ; Hense, 2016). Au vu du nombre significatif de cryptogames retrouvés dans l'ambre d'Ethiopie, ce type d'habitat semble avoir été particulièrement affecté par les coulées de résine. Un scénario taphonomique suggérant l'engluement d'acariens suite au recouvrement des végétaux peut ainsi être considéré ; d'autant que certains spécimens accompagnent des restes de bryophytes (MAIG

6013, MAIG 6029, MAIG 6056). Les acariens sont également susceptibles d'avoir été piégés par des coulées sur les troncs ou des chutes de résine sur le sol.

Au total, huit spécimens ont été identifiés dans l'ambre d'Ethiopie, sept provenant de la collection de Gdańsk (MAIG) identifiés indépendamment de cette thèse. Le spécimen de la collection de Rennes : IGR.ET2019/001, appartient plus précisément au sous-ordre Oribatida Dugès, 1834 dont les données générales et d'écologie sont précisées dans le chapitre précédent (cf. Chap.II, IV).

Sous-embranchement Hexapoda Blainville, 1816

Classe Collembola Lubbock, 1870

Figure 25C

Spécimens observés. MAIG 6036, IGR.ET2020/019

Les collemboles s'observent majoritairement dans des environnements forestiers (Perrichot, 2003). La plupart occupent les litières dont ils constituent une part importante (Perrichot, 2003 ; Solórzano Kraemer, 2007 ; Ospina-Sánchez et al., 2020). Ils jouent de ce fait un rôle clé dans la composition du sol par la structuration de celui-ci, par la décomposition de la matière organique ou encore par la régulation du microbiote (Rusek, 1998 ; Solórzano Kraemer, 2007 ; Robin et al., 2019). Parce qu'ils vivent au niveau du sol, les collemboles sont susceptibles d'être piégés par des chutes et coulées de résine, et sont fréquemment retrouvés en inclusion dans l'ambre (Solórzano Kraemer, 2007 ; Robin et al., 2019). Ici un unique individu a été mis en évidence mais il ne serait pas surprenant que bien plus de spécimens soient découverts par la suite dans l'ambre d'Ethiopie.

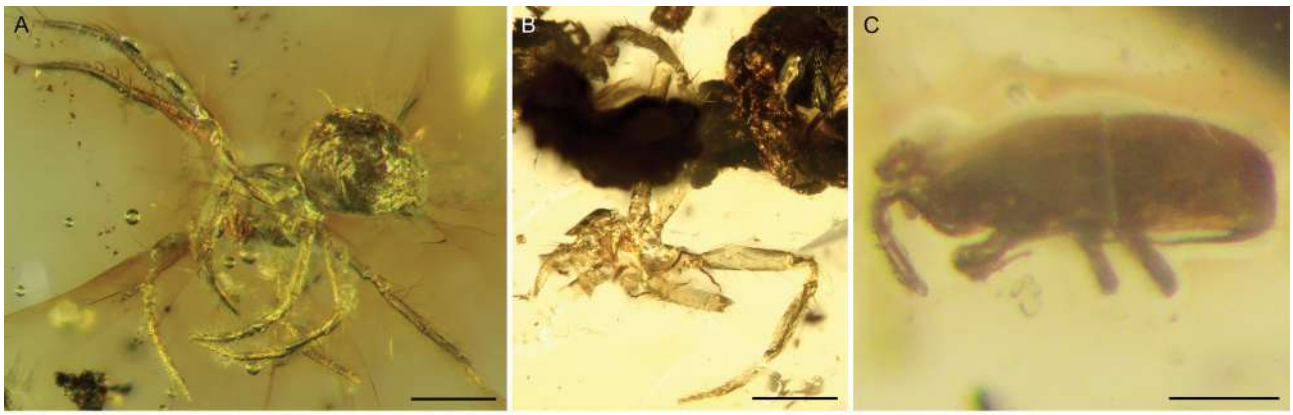


Figure 25 : Aperçu des spécimens Araneae **A.** NIGPAS/IGR.ET2015/001f, **B.** IGR.ET2019/006c, et **C.** Collembola IGR.ET.2020/019, dans l'ambre d'Ethiopie. (Echelles : A-B=0.5mm, C=0.1mm).

Classe Insecta Linnaeus, 1758

Trois spécimens, MAIG 6020, MAIG 6022a et MAIG 6056, sont trop dégradés pour être déterminés plus précisément.

Super-Ordre Hemipteroidea

Ordre Hemiptera Linnaeus, 1758

Les données générales et d'écologie de l'ordre Hemiptera sont présentées dans le chapitre précédent (cf. Chap.II, IV.). Dans l'ambre d'Ethiopie, les hémiptères sont relativement bien représentés avec quatorze spécimens. Quatre n'ont pu être déterminés plus précisément (MAIG 6013a, deux spécimens en syninclusion, MAIG 6020 et IGR.ET2019/005). Plus de la moitié des spécimens identifiés appartiennent à la super-famille Coccoidea.

Super-famille Coccoidea Handlirsch, 1903

Figure 26

Spécimens observés. IGR.ET2019/001 (sept spécimens) et IGR.ET2020/013a

La super-famille des cochenilles, ou Coccoidea, est présente au sein des assemblages de la majorité des gisements d'ambres et est particulièrement riche dans celui du Myanmar (Perrichot, 2003 ; Vea & Grimaldi, 2015). La super-famille est la plus représentée dans l'assemblage d'hémiptères de l'ambre d'Ethiopie mais à une exception près cette abondance est constituée d'un unique regroupement de sept individus (IGR.ET2019/001).

Suite à des échanges avec I. Véa (Univ. Illinois, Chicago, Etats-Unis), les individus ont été plus précisément associés aux familles Coccidae Fallen, 1814 et/ou Pseudococcidae Heymons, 1915. Ces cochenilles sont aujourd'hui principalement observées dans des milieux subtropicaux et indiquent un environnement de type forestier (Claps & de Haro, 2001 ; Downie & Gullan, 2004 ; Gruwell et al., 2010).

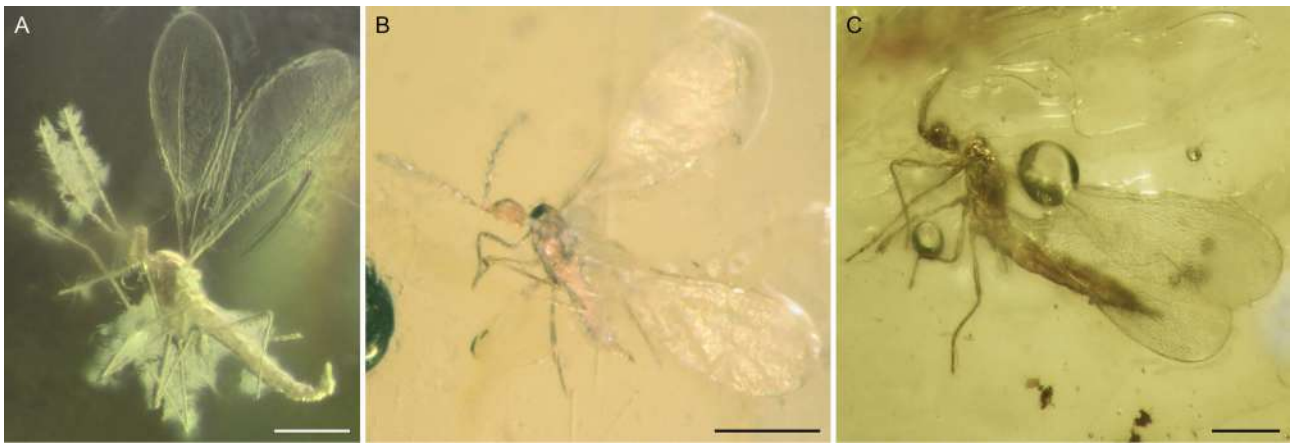


Figure 26 : Aperçu de trois spécimens Hemiptera, Coccoidea de l'ambre d'Ethiopie, IGR.ET2019/001. (Echelles=0.25mm).

Super-famille Membracoidea Rafinesque, 1815

Famille Cicadellidae Latreille, 1802

Spécimens observés. MAIG 6032 et MAIG 6045

La famille Cicadellidae est présente dans l'ambre (e.g. Myanmar, Baltique, Sakhaline (Russia), République Dominicaine) mais très peu d'informations sur les spécimens fossiles sont publiées (Szwedo, 2002 ; Chen et al., 2019 ; Dietrich & Perkovsky, 2019). Dans l'ambre d'Ethiopie, deux spécimens ont pour le moment été décelés dans la collection de l'Université de Gdańsk (MAIG). L'individu MAIG 6032 appartient plus précisément à la sous-famille Typhlocybinae. Cette dernière est déjà connue du registre fossile cénozoïque, des individus ayant été décrits dans les ambre de la Baltique et de République Dominicaine (Szwedo et al., 2010).

Super-famille Miroidea Hahn, 1833

Famille Miridae Hahn, 1833

Sous-Famille Mirinae Hahn, 1833

Spécimen observé. MAIG 6013b

Miridae est la famille la plus importante des hétéroptères avec plus de onze-mille espèces connues aujourd'hui (Kim & Jung, 2019 ; Kim et al., 2021). Parmi les représentants de la famille, Mirinae représente plus du tiers de la diversité (Kim & Jung, 2019). Dans le registre fossile cénozoïque, la sous-famille n'est cependant décrite que dans quelques ambres : celui de la

Baltique, de l'Oise et de République Dominicaine (Maldonado Capriles & Poinar, 1995 ; Popov et al., 2011 ; Herczek & Popov, 2015). Seul un spécimen a été identifié par B. Bojarski et J. Szwedo. dans l'ambre d'Ethiopie.

Ordre Psocoptera Shipley, 1904

Spécimen observé. MAIG 6059

Les données générales et d'écologie de l'ordre Psocoptera sont présentées dans le chapitre précédent (cf. Chap.II, IV.). Les ambres cénozoïques ont livrés de nombreux spécimens fossiles de psocoptères (e.g. Engel & Perkovsky, 2005 ; Nel et al., 2005, 2006 ; Solórzano Kraemer, 2007). Le spécimen découvert dans l'ambre d'Ethiopie rejoint ceux miocènes du Mexique ou de République Dominicaine, ou encore éocènes de la Baltique, Rovno (Ukraine) ou encore de l'Oise (France).

Super-Ordre Holometabola

Ordre Coleoptera Linnaeus, 1758

Les données générales et d'écologie de l'ordre Coleoptera sont présentées dans le chapitre précédent (cf. Chap.II, IV.). Dans l'ambre d'Ethiopie, neuf spécimens ont été identifiés, dont seul MAIG 6022a n'a pu être déterminé plus précisément pour le moment.

Famille Byrrhidae Latreille, 1804

Figure 27A-B

Spécimen observé. IGR.ET2020/013b

Les coléoptères aquatiques à semi-aquatiques Byrrhoidea, comprenant la famille Byrrhidae, ont la particularité de pouvoir protéger leurs appendices, par exemple en rentrant la tête dans le pronotum (Klimaszewski & Watt, 1997) . Les représentants actuels sont principalement retrouvés au niveau de lichens et végétaux épiphytes, qu'ils semblent consommer, ce qui favoriserait leur présence à proximité de coulées de résines (Watt, 1971 ; Klimaszewski & Watt, 1997). La famille est d'ailleurs connue dans les ambres crétacés comme cénozoïques (e.g. Kirejtshuk & Nel, 2016 ; Alekseev et al., 2021).

Famille Curculionidae Latreille, 1802

Sous-Famille Scolytinae Latreille, 1804

Figure 27C-D

Spécimens observés. MAIG 6053, MAIG 6057 et IGR.ET2019/009c

La distribution actuelle de la famille Curculionidae est relativement vaste mais la sous-famille Scolytinae est, elle, principalement représentée en région tropicale (Cognato & Grimaldi, 2009). Xylophages, les représentants actuels de la sous-famille creusent le bois à la recherche du phloème, provoquant des écoulements de résine le long des arbres (Cognato & Grimaldi, 2009). Il semblerait d'ailleurs que des composés de certaines résines soient attractifs pour les scolytes, ce qui contribuerait à leur piégeage et justifirait leur présence dans de nombreux ambres crétacés comme cénozoïques (e.g. Liban, Baltique, Republique Dominicaine) (Labandeira, 2014 ; Cognato & Grimaldi, 2009 ; Poinar & Legalov, 2019).



Figure 27 : Deux spécimens Coleoptera de l'ambre d'Ethiopie : Byrrhidae IGR.ET2020/013b : **A**. En vue dorsale, **B.** En vue latéro-faciale ; Curculionidae, Scolytinae IGR.ET2019/009 : **C.** En vue latérale, **D.** En vue ventrale. (Echelles : A=0.25mm, B=0.15mm, C-D=0.5mm).

Famille Cybocephalidae Jacquelin du Val, 1858

Spécimens observés. MAIG 6024a et MAIG 6024b

Les coléoptères Cybocephalidae ont une distribution cosmopolite (Blumberg, 1973 ; Smith & Cave, 2006, 2007a). En milieu forestier, les individus sont principalement retrouvés dans la végétation ou dans la litière (Smith & Cave, 2007b). Majoritairement prédateurs, les représentants actuels de la famille attaquent les hémiptères Sternorryncha, comprenant la super-famille Coccoidea, également présente dans l'ambre d'Ethiopie (Blumberg, 1973 ; Smith & Cave, 2007a, b). L'identification des taxons dans le milieu pourrait laisser supposer qu'une relation prédateur-proie ait déjà pu exister au Miocène. Toutefois, les spécimens sont trouvés en deux collections distinctes, provenant potentiellement de gisements distincts, et cette hypothèse ne peut donc pas véritablement être avancée.

Famille Mordellidae Latreille, 1802

Spécimen observé. MAIG 6043

Au vue d'analyses moléculaires, Mordellidae est l'une des familles les plus basales des Tenebrionoidea. Le plus ancien spécimen avéré a été décrit dans l'ambre gondwanien du Myanmar, daté du Crétacé supérieur (Cénomanien) (Gunter et al., 2014 ; Bao et al., 2018, 2019). Aujourd'hui, Mordellidae constitue la troisième plus importante famille de l'ordre des coléoptères avec plus de trente-mille espèces décrites (Bao et al., 2018). La distribution actuelle de la famille est cosmopolite mais sa présence en climat tropical à sub-tropical reste plus importante (Solórzano Kraemer, 2007 ; Bao et al., 2019). D'un point de vue écologique les spécimens sont préférentiellement forestiers et associés au bois mort ou aux fleurs (Solórzano Kraemer, 2007 ; Peris & Ruzzier, 2013 ; Bao et al., 2019).

Famille Staphylinidae Latreille, 1802

Spécimen observé. MAIG 6013a

La famille cosmopolite Staphylinidae est l'une des plus importantes de l'ordre Coleoptera, avec plus de cinquante-mille espèces connues aujourd'hui (Newton et al., 2000). Des représentants fossiles ont été décrits dans les ambres crétacés et cénozoïques, dont celui miocène de République Dominicaine ou encore ceux de la Baltique ou de Rovno (Newton et al., 2000 ; Cai

& Huang, 2014 ; Peris et al., 2014 ; Jałoszyński & Perkovsky, 2016 ; Brunke et al., 2019). L'occurrence de la famille indique la proximité de cours d'eau, sur le bord desquels les représentants actuels sont observés, occupant la litière, les végétaux, le tronc des arbres ou encore des matières en décomposition, animales ou végétales (Mank, 1923 ; Newton et al., 2000).

Ordre Diptera Linnaeus, 1758

Avec quarante-cinq spécimens identifiés, l'ordre Diptera est le second ordre le plus représenté dans l'ambre d'Ethiopie après Hymenoptera. Cette dominance des deux ordres se retrouve dans l'ensemble des gisements d'ambres du monde, crétacés comme cénozoïques, bien que dans la plupart des cas ce soit l'ordre des diptères qui domine l'assemblage (Perrichot, 2003 ; Solórzano Kraemer, 2007 ; Penney, 2010).

Le sous-ordre Nematocera est, ici comme dans la plupart des gisements, le plus abondant et diversifié. Pour cette raison, une attention particulière a été apportée à la détermination des spécimens. Sur trente-cinq individus, seuls quatre n'ont pu être déterminés au rang de famille en raison de leur état de préservation (MAIG 6022a, MAIG 6034, MAIG 6035, MAIG 6045).

Le sous-ordre Brachycera est quant à lui représenté par neuf spécimens, quatre ayant pu être déterminés au rang de famille, et cinq associés au sous-ordre, sans plus de précisions systématiques (MAIG 6013a, MAIG 6041 deux individus, MAIG 6045 deux individus). Dans l'assemblage, un spécimen de diptère, trop dégradé, a été associé à l'ordre Diptera sans précisions systématiques (MAIG 6046).

Sous-Ordre Nematocera Schiner, 1862

Famille Cecidomyiidae Newman, 1834

Figures 28A-B

Spécimens observés. MAIG 6017 (quatre spécimens), MAIG 6020, MAIG 6021, MAIG 6022b, IGR.ET2019/001, IGR.ET2019/002a, IGR.ET2019/002b, IGR.ET2020/012, IGR.ET2020/014c et IGR.ET2020/018

Cecidomyiidae est parmi les familles de diptères les plus communes dans l'ambre, comme en témoignent les treize individus de l'ambre d'Ethiopie, représentant près du tiers de l'assemblage de diptères (Solórzano Kraemer, 2007 ; Nel & Prokop, 2006 ; Evenhuis, 2014). Cette

dominance dans un ambre d'*Hymenaea* pourrait trouver une explication dans le comportement des individus, aujourd'hui fréquemment trouvés sur les arbres Fabaceae dans les néotropiques, dont l'espèce tropicale sud américaine *Hymenaea courbaril* (Solórzano Kraemer, 2007). Un comportement similaire avec une forte présence sur et autour de l'arbre producteur miocène d'Ethiopie pourrait ainsi avoir conduit au piégeage en grand nombre, ou plus fréquent, de cecidomides.

Parmi les individus, seul IGR.ET2020/018 présente un état de préservation permettant l'observation des caractères déterminants au niveau générique. Le spécimen est assigné à l'un des genres cosmopolites et le plus diversifié de la famille : *Dasineura* Rondani, 1840 (Skuhravá & Skuhravý, 2009 ; Dorchin et al., 2019). Le genre est principalement retrouvé en régions paléarctique et néarctique, observés au niveau d'arbres, comprenant là aussi la famille des Fabaceae (Skuhravá & Skuhravý, 2009).

Famille Chironomidae Newman, 1834

Figure 28C

Spécimen observé. IGR.ET2020/007b

Les données générales et d'écologie de la famille Chironomidae sont présentées dans le chapitre précédent (cf. Chap.II, IV.). Dans le registre fossile, la famille est déjà connue des ambres cénozoïques de la Baltique, de Rovno, de l'Oise (France), de République Dominicaine ou encore de Fushun (Japon) (Grund, 2006 ; Jarzembowski et al., 2008 ; Giłka et al., 2021). Dans l'ambre d'Ethiopie la présence de diptères chironomides n'est attestée que par la présence d'un unique spécimen.

Famille Mycetophilidae Newman, 1834

Spécimens observés. MAIG 6014 et MAIG 6017a

Les données générales et d'écologie de la famille Mycetophilidae sont présentées dans le chapitre précédent (cf. Chap.II, IV.). Parmi les deux individus de l'ambre d'Ethiopie, le spécimen MAIG 6017a, présente un très bon état de préservation et a pu être étudié plus précisément. Il s'agit d'un représentant fossile du genre *Allodia* dont les individus actuels occupent principalement les litières en bordures de rivières ou marais de forêts humides (Søli et al., 2000;

Kjærandsen et *al* 2007 ; Oliveira & Amorim, 2014 ; Magnussen, 2020). La nouvelle espèce, *Allodia paleoafricana* V.Bouju, S.Rosse, M.Griffon, V.Perrichot, 2021, est plus précisément décrite et analysée dans l'article *The genus* Allodia *(Diptera: Mycetophilidae) in Miocene Ethiopian amber* (cf. Annexe 5 : Bouju et al., 2021).

Famille Psychodidae Newman, 1834

Figures 28D-E

Spécimens observés. MAIG 6014, MAIG 6021, MAIG 6035, IGR.ET2019/001 (quatre spécimens), IGR.ET2019/006a, IGR/ET2019/009a, IGR.ET2020/012

Les représentants actuels de Psychodidae sont majoritairement observés en zone intertropicale (Solórzano Kraemer, 2007; Stebner & Solórzano Kraemer, 2014 ; Bejarano & Estrada, 2016). Le couvert végétal des forêts y assure des conditions ombragées et humides, favorable au développement des larves, résultant en une forte présence d'individus, retrouvés sous l'écorce des arbres ou dans les végétaux, (Perrichot, 2003 ; Solórzano Kraemer, 2007 ; Wang et al., 2011 ; Stebner & Solórzano Kraemer, 2014 ; Bejarano & Estrada, 2016).

Dans le registre fossile de l'ambre, Psychodidae est une famille de diptères globalement signalée, à l'image de la large distribution actuelle de la famille (Solórzano Kraemer, 2007 ; Stebner & Solórzano Kraemer, 2014). La plus ancienne occurrence avérée provient du Crétacé inférieur du Liban, mais c'est au Cénozoïque que les inclusions sont les plus riches et diversifiées (Solórzano Kraemer, 2007). Dans l'ambre d'Ethiopie, Psychodidae est la seconde famille de diptères la plus représentée, après Cecidomyiidae, avec dix individus identifiés, soit un quart de l'assemblage total de diptères.

Famille Scatopsidae Enderlein, 1911

Spécimens observés. MAIG 6013b (quatre spécimens) et MAIG 6034

La famille Scatopsidae présente une distribution cosmopolite se retrouvant dans la vaste distribution des représentants fossiles (Amorim, 1998, 2009, 2016 ; Nel & Coty, 2016). Les individus actuels s'observent majoritairement au niveau de matières végétales en décomposition d'origine végétale, telles que le bois mort, ou animale telles que des fèces (Solórzano Kraemer, 2007 ; Amorim, 2009, 2016). Il semblerait que les diptères Scatopsidae se déplacent plus

fréquemment en marchant qu'en volant, ce qui pourrait les rendre plus vulnérables au piégeage dans la résine (Amorim, 2009).

Sous-Ordre Brachycera Schiner, 1862

Famille Dolichopodidae Latreille, 1809

Figure 28F

Spécimen observé. IGR.ET2019/001

Avec plus de sept-mille espèces, regroupant près de deux-cents genres, la famille Dolichopodidae est aujourd'hui l'une des principales familles de diptères (Solórzano Kraemer, 2007 ; Bickel & Solórzano Kraemer, 2016 ; Capellari, 2016 ; Tang et al., 2019). Bien que la distribution des représentants actuels soit cosmopolite, la plus grande diversité est constatée en zone tropicale (Solórzano Kraemer, 2007 ; Bickel & Solórzano Kraemer, 2016 ; Capellari, 2016 ; Tang et al., 2019 ; Jouault et al., 2020). Les adultes Dolichopodidae y sont principalement observés au niveau d'habitats humides : sous les végétaux et sur les arbres, en bordure de cours d'eau (Solórzano Kraemer, 2007 ; Bickel & Solórzano Kraemer, 2016 ; Capellari, 2016 ; Jouault et al., 2020). Les femelles semblent d'ailleurs être particulièrement adaptées à cet habitat puisqu'elles possèdent un ovipositeur capable de déposer des œufs dans le sable des berges (Perrichot, 2003). Dans l'ambre, les spécimens Dolichopodidae sont rapportés en abondance aussi bien dans les résines crétacées que cénozoïques (Solórzano Kraemer, 2007 ; Bickel & Solórzano Kraemer, 2016). Un seul spécimen a pourtant été identifié jusqu'ici dans l'ambre d'Ethiopie.

Famille Phoridae Newman, 1835

Spécimen observé. MAIG 6041 (2 spécimens)

La famille cosmopolite Phoridae présente elle aussi une richesse spécifique notoire avec plus de six-mille espèces actuelles et fossiles décrites (Perrichot, 2003 ; Solórzano Kraemer, 2007 ; Ament & Brown, 2016). Reportés en divers milieux, les individus actuels Phoridae sont majoritairement observés au niveau de plantes en décomposition ou bien à proximité de nids d'autres arthropodes tels que les fourmilières, ruches et termitières (Perrichot, 2003 ; Solórzano Kraemer, 2007). Des spécimens sont décrits dans la plupart des gisements d'ambre du monde, crétacés comme cénozoïques (Perrichot, 2003 ; Solórzano Kraemer, 2007).



Figure 28 : Aperçu des spécimens Diptera de l'ambre d'Ethiopie : Nematocera Cecidomyiidae **A**. IGR.ET2020/018 et **B.** IGR.ET2020/014d, **C.** Chironomidae IGR.ET2020/007, **D-E.** Psychodidae IGR.ET2019/001 ; **F.** Brachycera, Dolichopodidae IGR.ET2019/001. (Echelles=0.25mm).

Ordre Hymenoptera Linnaeus, 1758

Hymenoptera est l'ordre le plus représenté dans l'ambre miocène d'Ethiopie avec deux-cent-quinze spécimens identifiés, représentant plus de 60% de l'assemblage total d'arthropodes. Le nombre important d'hyménoptères dans les collections de l'Université de Rennes (IGR) et Nanjing (NIGPAS) peut s'expliquer par un biais de sélection en faveur des inclusions Formicidae. Ceci étant, cette dominance se retrouve dans les échantillons n'ayant subit aucune présélection, tels que celui de la collection de Gdańsk, au sein duquel Hymenoptera constitue également plus de la moitié des arthropodes. L'abondance des inclusions dans l'ensemble des échantillons étudiés au cours de cette thèse semble donc bien représentative de l'importance du taxon au sein du milieu. Cette dernière n'est d'ailleurs pas surprenante car l'ordre est majoritaire dans la plupart des environnements actuels et est le plus représenté dans les ambres cénozoïques, bien que les diptères y soient habituellement plus nombreux encore (Solórzano Kraemer, 2007).

Sur l'ensemble de l'assemblage, onze spécimens sont trop peu visibles, partiellement préservés seulement, ou hautement dégradés, et ont été associés à cet ordre, sans plus de précisions systématiques (MAIG 6040, MAIG 6042, MAIG 6046, trois spécimens, IGR.ET2019/001, IGR.ET2019/004, IGR.ET2019/008, IGR.ET2019/009b, IGR.ET2020/012 et IGR.ET2020/017).

Super-Famille Apoidea Latreille, 1802

Les inclusions d'abeilles (Apoidea) sont abondantes dans les ambres miocènes de République Dominicaine et du Mexique (Solórzano Kraemer, 2007) pourtant aucun spécimen n'a été retrouvé dans les échantillons d'ambre contemporain d'Ethiopie des collections de l'Université de Rennes, Nanjing ou de Gdańsk. Seul un individu, mis en évidence dans la collection privée de J. Velten, atteste de la présence d'abeilles dans l'ancienne forêt d'Ethiopie.

Super-Famille Ceraphronoidea Haliday, 1833

Famille Ceraphronidae Haliday 1833

Spécimens observés. MAIG 6013b et MAIG 6056

La famille Ceraphronidae est signalée dans l'ambre d'Ethiopie par deux spécimens identifiés par B. Bojarski dans la collection de Gdańsk (MAIG). Les hyménoptères Ceraphronidae font partie de la super-famille Ceraphronoidea, constituée de plusieurs centaines d'espèces,

largement distribuées dans le monde (Engel, 2013). Ces hyménoptères millimétriques à inframillimétriques sont connus de quelques gisements d'ambres, dont ceux de République Dominicaine et du Mexique, contemporains à l'ambre d'Ethiopie (Solórzano Kraemer, 2007 ; Engel, 2013).

Super-Famille Chalcidoidea Latreille, 1817

Figure 29A

Spécimens observés. MAIG 6022a, MAIG 6024a et NIGPAS/IGR.ET2015/001a

La super-famille des Chalcidoidea comprend une richesse spécifique estimée pouvoir s'élever jusqu'à cinq-cent-mille espèces, ce qui en ferait la plus importante au sein des hexapodes (Munro et al., 2011). Ceci étant le nombre d'espèces réellement connu actuellement est largement inférieur à une telle estimation. Plus de vingt-mille espèces sont néanmoins déjà décrites aujourd'hui, faisant déjà du taxon l'un des plus diversifiés au sein des hyménoptères (Munro et al., 2011). A l'image de la diversité actuelle, les individus fossiles sont très fréquents dans les ambres et ce dès le Crétacé (Solórzano Kraemer, 2007).

Le spécimen MAIG 6022a appartient plus précisément à la famille des petits hyménoptères parasites Mymaridae Haliday, 1833. Au sein des Chalcidoidea, cette famille cosmopolite est elle même bien diversifiée (Huber, 1986). Déjà présente dans l'ambre crétacé, de nombreux spécimens sont décrits dans des gisements cénozoïques, dont ceux de la Baltique, de République Dominicaine ou encore du Mexique (Solórzano Kraemer, 2007 ; Munro et al., 2011 ; Poinar & Huber, 2011). Avant la découverte de la famille dans l'ambre d'Ethiopie, des représentants fossiles est-africains étaient déjà connus des copals de Zanzibar et de Madagascar (Solórzano Kraemer, 2007).

Super-Famille Proctotrupoidea Latreille, 1802

Famille Diapriidae Haliday 1833

Figures 29B-C

Spécimen observé. IGR.ET2020/013a

La famille d'hyménoptères parasites Diapriidae est relativement bien diversifiée aujourd'hui avec plus de deux-mille espèces décrites (Perrichot & Nel, 2008 ; Jouault et al., 2020).

Dans l'ambre, des représentants Diapriidae sont connus de gisements crétacés comme cénozoïques (e.g. Fujiyama, 1994 ; Buhl, 2002; Solórzano Kraemer, 2007 ; Perrichot & Nel, 2008 ; Lak & Nel, 2009 ; Engel et al., 2013 ; Rasnitsyn & Öhm-Kühnle, 2019 ; Jouault et al., 2020).

Les spécimens actuels sont retrouvés en milieux forestiers humides, dans des environnements de type marais, où les adultes sont observés sur les berges et dans le sol (Perrichot & Nel, 2008). Une plus forte diversité de la famille Diapriidae est constatée aujourd'hui en hémisphère sud, mais une similitude de répartition au Cénozoïque ne peut être vérifiée actuellement, du fait d'un manque de descriptions des représentant fossiles, mentionné par Jouault et al. en 2020 (Perrichot & Nel, 2008 ; Jouault et al., 2020).

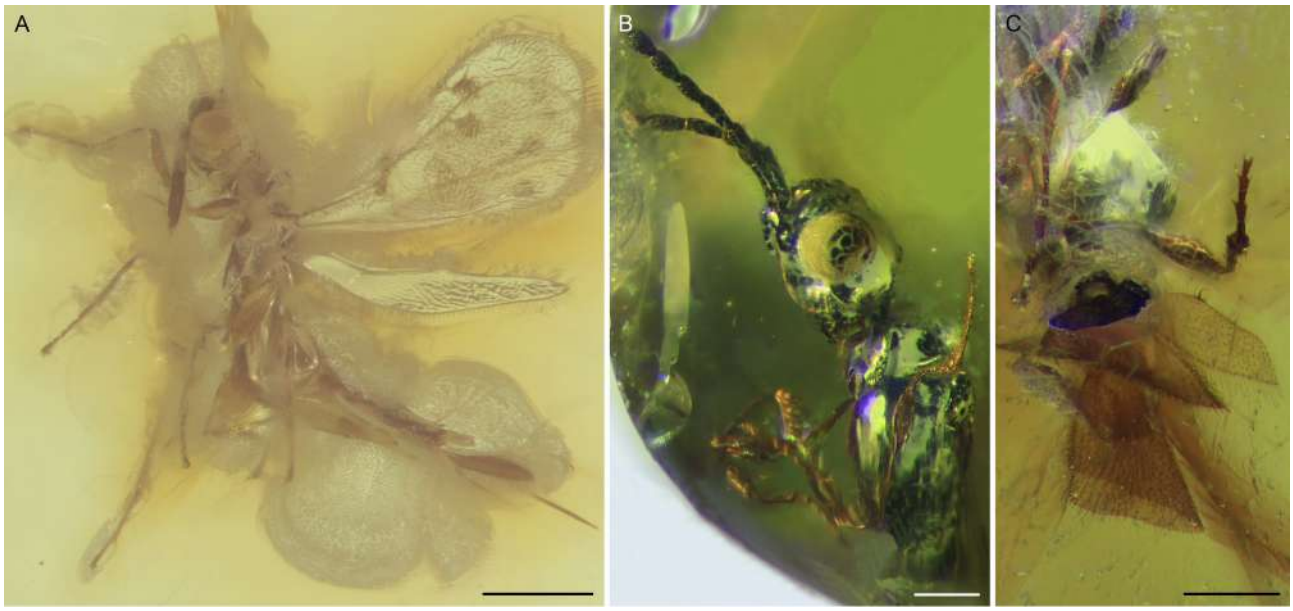


Figure 29 : **A**. Hymenoptera, Chalcidoidea NIGPAS/IGR.ET2015/001a ; Hymenoptera, Diapriidae IGR.ET2020/013a **B.** Tête en vue latérale, **C.** Fragments d'ailes et tarse. (Echelles=0.25mm).

Super-Famille Formicoidea Latreille, 1809

Famille Formicidae Latreille 1809

Dans l'ambre miocène d'Ethiopie, la famille Formicidae constitue 90 % de l'assemblage d'hyménoptères et près de 60% de l'assemblage total d'arthropodes (195 spécimens identifiés). Cette dominance de la famille est retrouvée dans la plupart des écosystèmes, actuels comme anciens (e.g. Penney, 2010 ; Chiotis et al., 2000 ; LaPolla et al., 2013 ; McKellar et al., 2013).

Il demeure toutefois nécessaire de rappeler le biais de sélection en faveur des inclusions formicines, à l'origine d'une sur-représentation du taxon au sein de la collection de l'Université

de Rennes (IGR) et de Nanjing (NIGPAS). Néanmoins, dans l'assemblage non biaisé Gdańsk la famille demeure largement dominante (plus de 80% contre 90% pour les échantillons avec sélection).

Les individus mâles du lot NIGPAS/IGR.ET2015, détaillés par la suite, ont été étudiés par B. Boudinot (Univ. Jéna, Allemagne). Les ouvrières et gynes ont été identifiées par V. Perrichot et C. Chény.

Sur l'ensemble inventorié, des précisions systématiques n'ont pu être apportées pour vingt sept spécimens, appartenant presque exclusivement à la collection de Gdańsk et n'ayant de ce fait pu être observés (MAIG 6017a, MAIG 6019, MAIG 6022c, MAIG 6036, MAIG 6041, MAIG 6047, MAIG 6049 et IGR.ET2019/001).

Sous-Famille Dolichoderinae Dorel, 1878

La sous-famille Dolichoderinae est la quatrième plus importante des Formicidae avec plus de sept-cents espèces actuelles, particulièrement abondante dans la plupart des assemblages de fourmis (Chiotis et al., 2000 ; Cardoso et al., 2012 ; Bolton, 2020). Cosmopolite, la plus forte diversité de la famille s'observe en milieu tropical et en Australie, où la richesse des individus s'observe par la dominance de certains assemblages (Blum & Hermann, 1978 ; Solórzano Kraemer, 2007 ; Cardoso et al., 2012 ; McKellar et al., 2013 ; Janicki et al., 2016 ; Guénard et al., 2017). Les représentants Dolichoderinae occupent divers habitats mais les fourmillières se trouvent majoritairement dans le bois en décomposition ou dans le sol (Solórzano Kraemer, 2007 ; McKellar et al., 2013).

Dans l'ambre d'Ethiopie, cinq spécimens ont été identifiés, dont deux ouvrières Tapinomini de la collection de Gdańsk restant indéterminées (MAIG 6020).

Genre *Ravavy* Fisher, 2009

Figure 30A

Spécimens observés. NIGPAS/IGR.ET2015/001a (mâle) et NIGPAS/IGR.ET2015/002a (mâle)

Le genre *Ravavy* est mentionné pour la première fois dans l'ambre avec deux mâles identifiés par B. Boudinot dans l'ambre d'Ethiopie. Le genre présente aujourd'hui une distribution limitée, décrit comme endémique de Madagascar où il a été défini par Fisher en 2009

(Fisher, 2009 ; Yoshimura & Fisher, 2011). Des ouvrières auraient toutefois été récoltées en République Démocratique du Congo, mais cette occurrence n'a pas encore été décrite (B. Boudinot, *comm. Pers.*). L'occurrence du genre dans l'ambre miocène d'Ethiopie suggère qu'au Cénozoïque déjà cette distribution ait pu être plus étendue, sans contredire la possibilité d'une présence limitée à l'Afrique. Seuls des mâles sont observés dans l'ambre d'Ethiopie, ce qui concorde avec les prospections décrites par Fisher (2009) au cours desquelles les autres castes (femelles) ne sont pas piégées, possiblement du fait d'une installation souterraine de la fourmilière. Cette explication soulève par ailleurs la possibilité d'une présence actuelle plus étendue du genre, mais jusqu'ici non ou difficilement repérée car échappant à la plupart des méthodes de prospections.

Genre *Technomyrmex* Mayr, 1872

Figure 30B

Spécimen observé. NHMW.N6976 (ouvrière)

Des représentants fossiles du genre *Technomyrmex* sont déjà connus dans l'ambre de République Dominicaine (Brandão et al., 1999). La présence d'un spécimen dans l'ambre contemporain d'Ethiopie ne semble pas surprenant puisque, bien que cosmopolite, le genre est aujourd'hui principalement retrouvé en Afrique, Asie de l'est et du sud, et Australie (Brandão et al., 1999 ; Fisher, 2009 ; Janicki et al., 2016 ; Guénard et al., 2017). L'ouvrière dans l'ambre d'Ethiopie provient de la collection de Vienne en Autriche (NHMW). Elle a été étudiée et identifiée par V. Perrichot préalablement et indépendamment de cette thèse.

Sous-Famille Dorylinae Leach, 1815

Spécimen observé. MAIG 6037 (ouvrière)

La sous-famille Dorylinae est aujourd'hui cosmopolite et majoritairement représentée en milieux tropicaux à sub-tropicaux ainsi qu'en milieux tempérés chauds (Borowiec, 2016 ; Janicki et al., 2016 ; Guénard et al., 2017).Dans les ambres cénozoïques, les représentants fossiles suivent déjà cette vaste distribution (Wilson, 1985 ; Brady et al., 2014). L'ambre d'Ethiopie rejoint ainsi les ambres de Sakhalin (Ukraine), de la Baltique, de Bitterfeld, de République Dominicaine et du Mexique, avec la découverte d'une ouvrière au sein de la collection de Gdańsk (MAIG).

Sous-Famille Formicinae Latreille, 1802

Figure 30C

Spécimen observé. IGR.ET2019/020 (ouvrière)

Des spécimens Formicinae ont déjà été décrits dans les ambres de l'Oise, de la Baltique, de Bitterfeld, Rovno ou encore de New Jersey (Dlussky, 2008 ; Bolton, 2020). Avec trois-mille espèces connues actuellement, Formicinae est la sous-famille la plus importante des Formicidae après Myrmicinae (Bolton, 2020). Elle présente une large distribution et un centre de diversité au niveau des zones tempérées (Solórzano Kraemer, 2007 ; Janicki et al., 2016 ; Guénard et al., 2017).

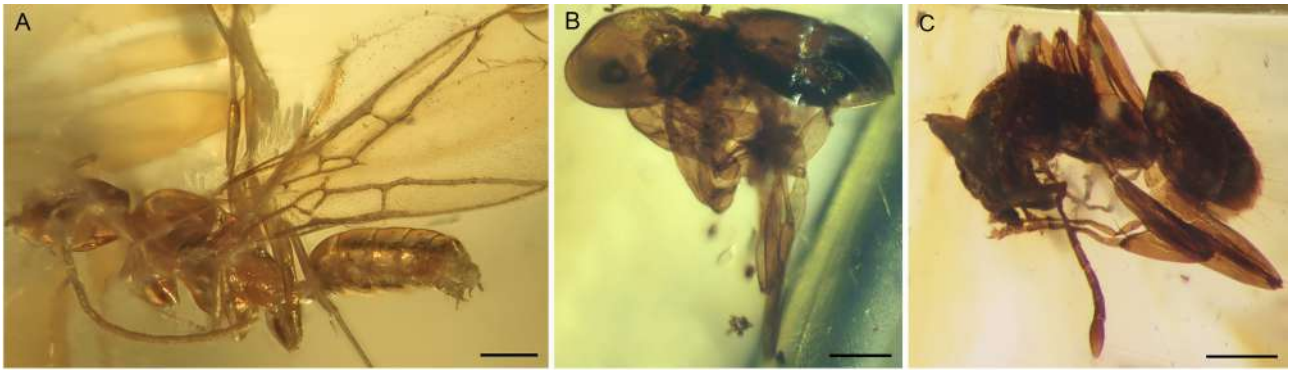


Figure 30 : Formicidae : Dolichoderinae **A.** *Ravavy*, NIGPAS/IGR.ET2015/001a (*photo. V. Perrichot*), **B.** *Technomyrmex*, NHMW.N6976 (*photo. V. Perrichot*) ; **C.** Formicinae, IGR.ET2019/020. (Echelles : A-B=0.25mm, C=0.5mm).

Sous-Famille Myrmicinae Latreille, 1802

La sous-famille Myrmicinae est la plus importante des Formicidae, avec plus de sept-milles espèces décrites aujourd'hui (Solórzano Kraemer, 2007 ; Aria et al., 2011 ; Bolton, 2020). Cette diversité et abondance dans les écosystèmes actuels se retrouvent dans le registre fossile cénozoïque (Solórzano Kraemer, 2007 ; Bolton, 2020). Il est cependant suggéré que ce ne soit qu'à partir du Miocène que les fourmis Myrmicinae aient véritablement commencé à dominer les assemblages, composés jusqu'alors majoritairement par la sous-famille Dolichoderinae (aujourd'hui encore abondante voire dominante dans quelques environnements) (Brandão et al., 1999). L'abondance de spécimens Myrmicinae dans l'assemblage de l'ambre d'Ethiopie, dépassant de loin la proportion de Dolichoderinae, est un exemple appuyant la dominance de la sous-famille à cette époque. Ce constat se vérifie en faisant abstraction des échantillons volontairement enrichis en spécimens myrmicines.

L'ambre miocène d'Ethiopie constitue le premier enregistrement de plusieurs des taxons majeurs Myrmicinae en Afrique, et le premier signalement fossile de certains genres. Il représente une source importante de nouveaux points de calibrations, essentiels à l'étude de l'histoire biogéographique de ces lignées.

Les fossiles de cette sous-famille dans l'ambre éthiopien ont été plus particulièrement étudiés par C. Chény, et les descriptions détaillées davantage dans sa thèse (Chény, 2020).

En raison de l'impossibilité d'étudier l'ensemble des spécimens de la collection de Gdańsk (MAIG) ou du fait de leur état dégradé, la détermination d'une trentaine de spécimens n'a pu être précisée (MAIG 6014, MAIG 6015, MAIG 6017a, MAIG 6020, MAIG 6022, MAIG 6033, MAIG 6035, MAIG 6044, MAIG 6045, MAIG 6056, NIGPAS/IGR.ET2015/008, NIGPAS/IGR.ET2015/011, IGR.ET2019/022).

Tribu Attini Smith, 1858

Genre *Pheidole* Westwood, 1839

Figure 31A

Spécimen observé. IGR.ET2019/021 (ouvrière)

Pheidole est l'un des genres Myrmicinae les plus abondants dans le monde avec plus de mille espèces connues aujourd'hui (Pie & Traniello, 2007 ; Solórzano Kraemer, 2007 ; Casadei et al., 2019 ; Bolton, 2020 ; Varela-Hernández & Riquelme, 2021). La plupart de ces espèces sont signalées en milieux tropicaux à subtropicaux (Solórzano Kraemer, 2007 ; Economo et al., 2015 ; Janicki et al., 2016 ; Guénard et al., 2017 ; Casadei et al., 2019 ; Varela-Hernández & Riquelme, 2021). C'est d'ailleurs en région néotropicale que *Pheidole* semblerait être apparu au Paléogène, observé en compression dès l'Eocène du Colorado (Etats-Unis) et dans l'ambre dès le Miocène en République Dominicaine (et possiblement au Mexique bien qu'aucune description n'ait pour le moment été publiée) (Wilson, 2003 ; Moreau, 2008 ; Economo et al., 2015 ; Ward et al., 2015 ; Casadei et al., 2019 ; Varela-Hernández & Riquelme, 2021). A l'Eocène, voire plus tôt encore, la lignée se serait répandue dans le monde, scénario concordant avec la présence du genre dans l'ambre de la Baltique (Economo et al., 2015 ; Ward et al., 2015 ; Casadei et al., 2019). Son identification dans l'ambre miocène d'Ethiopie constitue la première occurrence fossile du genre en Afrique et signale l'expansion de cette distribution également en région afrotropicale à cette époque (Varela-Hernández & Riquelme, 2021).

Tribu Crematogastrini Forel, 1893

Dans l'ambre d'Ethiopie, la tribu Crematogastrini est représentée par cinq genres et seul un spécimen n'a pu être affilié plus précisément (NIGPAS/IGR.ET2015/002b).

Genre *Carebara* Westwood, 1840

Figures 31B

Spécimens observés. MAIG 6051 (mâle), NIGPAS/IGR.ET2015/001 (trois mâles), NIGPAS/IGR.ET2015/002b (mâle), NIGPAS/IGR.ET2015/011 (mâle)

Le genre *Carebara* est déjà connu du registre fossile : des espèces ont été décrites dans les ambres cénozoïques européens (e.g. Oise, Baltique, Bitterfeld, Rovno, Sicile) (Radchenko et al., 2019). L'occurrence éthiopienne est le premier signalement fossile du genre en hémisphère sud, comprenant pourtant actuellement la majorité des représentants, en régions tropicales et subtropicales, et plus particulièrement encore en région Indomalayenne (Aldawood et al., 2011 ; Fischer et al., 2014 ; Janicki et al., 2016 ; Guénard et al., 2017 ; Radchenko et al., 2019 ; Bolton, 2020). En dépit de leur mode de vie cryptique, les fourmis *Carebara* demeurent vulnérables aux coulées de résines car les colonies s'installent principalement dans le sol ou la litière (Aldawood et al., 2011 ; Fischer et al., 2015).

Genre *Cataulacus* Westwood, 1840

Spécimen observé. MAIG 6022a (ouvrière)

Le genre *Cataulacus* possède une distribution paléotropicale, avec une diversité particulièrement importante en région afrotropicale, principalement au sein de la région zoogéographique éthiopienne (Bolton, 1974 ; Ackonor, 1997 ; Janicki et al., 2016 ; Guénard et al., 2017). Si sa présence dans l'environnement miocène de cette même région n'est donc pas surprenante, il s'agit pourtant de la première occurrence fossile africaine du genre. Les autres représentants connus ont été découverts jusqu'ici dans les ambres de Sicile (Oligocène-Miocène) et de Bornéo (Miocène) (Emery, 1891 ; Kocsis et al., 2020). La suggestion par Ward et *al* (2015) d'une origine afrotropicale de *Cataulacus*, est ainsi corroborée par le registre fossile pour la première fois.

Genre *Melissotarsus* (Linnaeus, 1758)

Figures cf. Chény, 2020

Spécimens observés. MAIG 6017b (deux ouvrières), MAIG 6022a (deux ouvrières), NIGPAS/IGR.ET2015/001b (ouvrière + mâle), IGR.ET2019/022 (ouvrière), IGR.ET2020/013c (ouvrière), IGR.ET2020/014c (ouvrière)

Le genre *Melissotarsus* est représenté aujourd'hui par quatre espèces, toutes restreintes au continent africain, en région afrotropicale et de Madagascar (Janicki et al., 2016 ; Guénard et al., 2017 ; Bolton, 2020). Le genre semble de ce fait avoir une origine afrotropicale, suggérée en 2015 par les analyses de dispersion-extinction des clades de Ward et al. La découverte des tout premiers représentants fossiles en Ethiopie au Miocène, appuie cette origine biogéographique jusqu'alors uniquement argumentée par les constats actuels.

Les fourmis *Melissotarsus* vivent dans des tunnels creusés dans le bois vivant. Leur morphologie est hautement adaptée à ce mode de vie avec, par exemple, la modification des pattes (e.g. hypertrophie des méso et métacoxa, orientation des trochanters) leur permettant de se déplacer en se maintenant aux parois des galeries (Peeters et al., 2017 ; Khalife et al., 2018). Cette évolution des appendices locomoteurs rend les fourmis incapables de stabilité sur une surface plane, vivant ainsi exclusivement sous l'écorce des arbres. En raison de ces adaptations spécifiques à une vie cryptique, les individus ne sont que très rarement observés ou capturés aujourd'hui.

Les spécimens de l'ambre d'Ethiopie présentent certains caractères définis sur les représentants actuels mais d'autres éléments semblent n'apparaître qu'après le Miocène. Ce stade intermédiaire dans le développement adaptatif des individus suggère qu'il s'agit ici d'un représentant de la lignée basale de *Melissotarsus*. Néanmoins, la présence de structures spécifiques à un mode de vie sous l'écorce démontre que ce comportement était déjà observé au Miocène. Cela justifie par ailleurs l'absence jusqu'alors de fourmis *Melissotarsus* dans le registre fossile cénozoïque dans le monde.

Genre *Rhopalomastix* Forel, 1900

Figures cf. Chény, 2020

Spécimens observés. NIGPAS/IGR.ET2015/001b (gyne +ouvrière)

Les représentants du genre *Rhopalomastix* présentent un mode vie similaire à ceux mentionnés plus tôt pour *Melissotarsus*, bien que contrairement à ces derniers, les modifications morphologiques spécifiques ne soient pas aussi exprimées. Les représentants actuels, comme ceux étudiés dans l'ambre d'Ethiopie, présentent une morphologie bien plus commune que celle hautement adaptée de *Melissotarsus* (e.g. appendices locomoteurs non spécialisés, yeux moins réduits). Il en ressort que, contrairement aux *Melissotarsus*, les individus *Rhopalomastix* sont capables de se déplacer en extérieur (Yong et al., 2019). Les représentants devaient donc être plus fréquemment piégés dans la résine, pourtant, aucun spécimen fossile n'a été mentionné avant ceux découverts dans l'ambre cénozoïque d'Afrique.

L'occurrence du genre *Rhopalomastix* dans un ambre africain est inattendue. Il est aujourd'hui représenté par onze espèces, toutes distribuées en régions indomalayenne et australasienne, et demeure inconnu du continent africain (Janicki et al., 2016 ; Guénard et al., 2017). Si Ward et al. (2015) suggèrent l'origine afrotropicale de l'ancêtre commun aux genres *Melissotarsus* et *Rhopalomastix*, *Rhopalomastix* est lui supposé apparaître plus tard en région australasienne, indépendamment de l'apparition en Afrique du genre apparenté *Melissotarsus.* Son occurrence il y a environ vingt millions d'années en Ethiopie contredit ces estimations pour démontrer en réalité une divergence de la lignée ancestrale avant même sa dispersion hors de l'Afrique, et donc une origine afrotropicale des deux genres actuels. De plus, contrairement au scénario appréhendé jusqu'alors et aux attentes découlant des observations biogéographiques actuelles, la co-occurrence de *Melissotarsus* et *Rhopalomastix* dans l'ambre atteste du fait que ces deux genres se soient bel et bien côtoyés, probablement avant que la dispersion du second et leurs adaptations respectives ne les restreignent à des zones biogéographiques distinctes.

Un trait particulier retrouvé chez ces deux genres et associé à leur mode de vie cryptique, est la présence au sein des colonies de ce qui peut s'apparenter à un élevage de larves diapsides (Hemiptera, Coccoidea) (Ben-Dov & Fisher, 2010 ; Yong et al., 2019). Bien que des observations directes d'utilisation des ressources soient impossibles, les sécrétions des larves pourraient servir d'apports alimentaires aux fourmis (Yong et al., 2019). Si des spécimens Coccoidea ont été observés dans l'ambre d'Ethiopie, aucun diaspide n'a été revélé. De ce fait, l'hypothèse qu'une relation mutualiste ait pu déjà être établie au Miocène entre *Melissotarsus* et/ou *Rhopalomastix* et Diaspididae ne peut être démontrée. Cependant, les larves se trouvant dans les tunnels, il est également possible d'envisager que leur localisation, plus profonde ou plus éloignée, ait pu les protéger des coulées de résine. La possibilité d'un mutualisme déjà en place dans le milieu mais non enregistré dans le registre fossile ne peut donc pas être rejetée.

L'étude morphologique des spécimens fossiles *Melissotarsus* et *Rhopalomastix* a été menée par C. Chény. J'ai contribué à l'élaboration de l'article Chény et al., *en cours* en présentant les descriptions, l'analyse et les implications (cf. Chény, 2020).

Genre *Trichomyrmex* Mayr, 1865

Figure 31C

Spécimens observés. NIGPAS/IGR.ET2015/004 (deux ouvrières), NIGPAS/IGR.ET2015/007 (mâle), IGR.ET2019/003 (mâle), IGR.ET2020/001 (ouvrière), IGR.ET2020/002 (sept ouvrières), IGR.ET2020/003 (treize ouvrières), IGR.ET2020/004 (cinq ouvrières), IGR.ET2020/005 (dix ouvrières), IGR.ET2020/006 (deux ouvrières), IGR.ET2020/007a (mâle), IGR.ET2020/008 (mâle)

Le genre *Trichomyrmex* n'est aujourd'hui connu que d'une vingtaine d'espèces distribuées largement dans le monde (Janicki et al., 2016 ; Guénard et al., 2017 ; Bolton, 2020). Avec une quarantaine d'individus, ouvrières et mâles, identifiés dans l'ambre miocène d'Ethiopie, le genre apparaît pour la première dans le registre fossile. Ward et al. suggéraient en 2015 l'origine afrotropicale de *Trichomyrmex* au Miocène. La découverte inédite de représentants fossiles éthiopiens corrobore cette origine géographique. En revanche l'âge suggéré est remis en question puisque l'apparition attendue de la lignée devrait être antérieure à l'occurrence des représentant fossiles de l'ambre d'Ethiopie.

Tribu Solenopsidini Forel, 1893

Genre *Monomorium* Mayr, 1855

Figures 31D

Spécimens observés. MAIG 6049 (ouvrière), NIGPAS/IGR.ET2015/009 (mâle), IGR.ET2019/006 (huit ouvrières) et IGR.ET2020/014a (ouvrière)

Monomorium compte actuellement plus de trois-cent espèces, faisant du genre l'un des plus importants au sein des Myrmicinae (Janicki et al., 2016 ; Guénard et al., 2017 ; Bolton, 2020). Avant la découverte d'onze spécimens dans l'ambre africain, des représentants fossiles n'étaient connus que des ambres européens de la Baltique, Bitterfeld et Rovno (Perkovsky, 2009 ; Radchenko & Perkovsky, 2009). Cette occurrence miocène en Afrique de l'Est est ainsi la première à appuyer l'hypothèse suggérée par Ward et al. en 2015 d'une origine afrotropicale du genre.

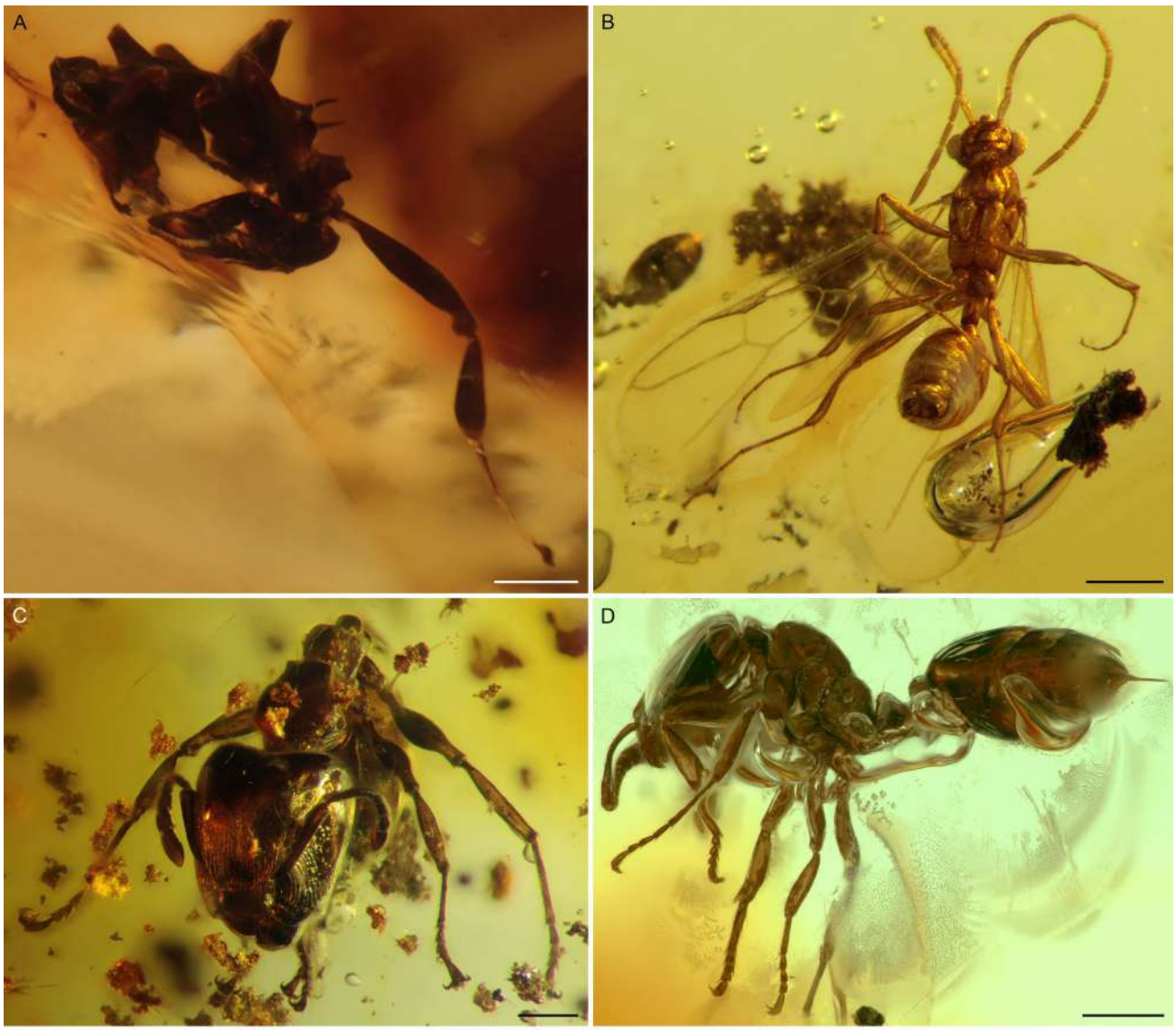


Figure 31 : Aperçu des spécimens Formicidae Myrmicinae de l'ambre d'Ethiopie : **A.** *Pheidole* IGR.ET2020/021, **B.** *Carebara* NIGPAS/IGR.ET2015/001b, **C.** *Trichomyrmex* IGR.ET2020/006, **D.** *Monomorium* IGR.ET2020/014a (*photo. D : C. Chény*). (Echelles : A-C=0.5mm, D=0.2mm).

Sous-Famille Ponerinae Lepeletier, 1835

Figures 32A-B

Spécimens observés. MAIG 6016 (douze mâles), MAIG 6021 (deux mâles), MAIG 6038 (mâle), MAIG 6045 (quatre mâles), NIGPAS/IGR.ET2015/005 (mâle), NIGPAS/IGR.ET2015/006 (mâle), NIGPAS/IGR.ET2015/009 (mâle), NIGPAS/IGR.ET2015/010 (mâle), IGR.ET2020/014b (mâle), IGR.ET2020/018 (mâle), IGR.ET2020/019 (mâle)

Ponerinae est la troisième sous-famille la plus importante au sein des Formicidae (Chiotis et al., 2000 ; Bolton, 2020). Plus de milles espèces sont distribuées dans le monde, la plupart en régions tropicales à subtropicales (Aria et al., 2011 ; Janicki et al., 2016 ; Guénard et al., 2017). Les

fourmis ponerines sont principalement retrouvées en forêt, dans le sol, la litière, ou le bois en décomposition (Chiotis et al., 2000 ; Aria et al., 2011 ; Schmidt & Shattuck, 2014).

Dans l'ambre, des Ponerinae sont observées dès le Crétacé, mentionnées par exemple dans l'ambre birman du Kachin et de Tilin (Zheng et al., 2018 ; Perrichot, 2019). Dans l'ambre miocène d'Ethiopie, vingt-six mâles ailés ont été identifiés par B. Boudinot. Parmi ceux-ci, les mâles NIGPAS/IGR.ET2015/006 et NIGPAS/IGR.ET2015/009 appartiennent respectivement aux genres *Cryptopone* et *Hypoponera,* à la distribution et au mode de vie suivant celui de la plupart des genres Ponerinae (Lyu, 2008 ; Schmidt & Shattuck, 2014).

Sous-Famille Pseudomyrmecinae Smith, 1952

Genre *Tetraponera* Smith, 1852

Figure 32C

Spécimen observé. NIGPAS/IGR.ET2015/003 (ouvrière)

La sous-famille Pseudomyrmecinae est représentée dans l'ambre d'Ethiopie par une ouvrière du genre *Tetraponera*. Celui-ci serait apparu en Afrique, avant de se diversifier et s'étendre en Asie (distribution actuelle paléotropicale) (Ward, 1990 ; Ward & Downie, 2005 ; Janicki et al., 2016 ; Perkovsky, 2016 ; Guénard et al., 2017). Jusqu'alors les signalements dans le registre de l'ambre provennaient pourtant de gisements cénozoïques d'Europe (e.g. Baltique, Bitterfeld, Rovno, Oise (France)) et l'ambre miocène d'Ethiopie constitue le premier signalement gondwanien et afrotropical fossile (Ward & Downie, 2005 ; Perkovsky, 2016).



Figure 32 : Formicidae : Ponerinae **A.** *Cryptopone*, NIGPAS/IGR.ET2015/006 (*photo. V. Perrichot*), **B.** *Hypoponera*, NIGPAS/IGR.ET2015/009 (*photo. V. Perrichot*) ; **C.** Pseudomyrmecinae, *Tetraponera*, NIGPAS/IGR.ET2015/003. (Echelles : A=0.1mm, B-C=0.5mm).

Super-Famille Mymarommatoidea Debauche, 1948

Famille Mymarommatidae Debauche, 1948

Spécimens observés. MAIG 6017a (deux spécimens), MAIG 6019 (deux spécimens)

Les individus actuels de la super-famille cosmopolite Mymarommatoidea favorisent les milieux couverts et humides tels que les environnements forestiers (Clouâtre et al.,1989 ; Penteado-Dias & Pasenow Braga, 2002 ; Ortega-Blanco et al., 2011). Les quatre spécimens de l'ambre d'Ethiopie appartiennent plus précisément à la famille Mymarommatidae, dont quelques représentants fossiles ont déjà été décrits dans les ambres cénozoïques de la Baltique et de Rovno (Huber, 1986 ; Ortega-Blanco et al., 2011).

Ordre Lepidoptera Linnaeus, 1758

Spécimen observé. MAIG 6013a

La présence de l'ordre Lepidoptera dans l'ambre d'Ethiopie n'est signalée que par un fragment d'aile d'un unique individu. Les lépidoptères étant de plus grande taille que la moyenne des inclusions, ceux-ci résistent plus facilement à l'engluement dans la résine ou n'en sont que partiellement recouverts. L'absence du reste du corps de l'individu peut ainsi s'expliquer, soit par sa libération hors de la résine, au prix de la perte de la portion d'aile engluée, soit par la prédation du reste du corps laissé à l'air libre. Quelque soit le scénario taphonomique, ce fragment est insuffisant pour une détermination plus poussée du spécimen. Les lépidoptères sont observés dans une très large variété d'environnements. En l'absence d'identification plus précise le spécimen n'apporte pas d'indications quant aux conditions du milieu.

Ordre Trichoptera Kirby, 1813

L'ordre Trichoptera est parmi les plus diversifiés des ordres d'insectes aquatiques (Holzenthal et al., 2007). Fréquemment retrouvé dans l'ambre, aussi bien crétacé que cénozoïque, il indique la proximité d'eau douce dans le milieu.

Si les larves sont aquatiques, les trichoptères au stade adulte occupent des habitats terrestres humides et préférentiellement ombragés, tels que la végétation en bordure de lacs ou rivières, où ils sont plus susceptibles d'être englués dans la résine (Ross, 1944 ; Wiggins, 2004 ; Holzenthal et al., 2007). Dans l'ambre d'Ethiopie, un individu a été observé au sein de la collection privée de J. Velten, attestant de la présence de l'ordre dans le milieu.

Super-Ordre Paraneoptera

Ordre Thysanoptera Haliday, 1836

Spécimens observés. MAIG 6033 (deux spécimens), MAIG 6047, MAIG 6048a, MAIG 6048b, IGR.ET2020/019

L'ordre Thysanoptera est fréquent dans les assemblages d'arthropodes des ambres crétacés comme cénozoïques (Perrichot, 2003 ; Solórzano Kraemer, 2007). Bien que sa distribution actuelle soit cosmopolite, le centre de diversité de l'ordre se situe dans les régions tropicales à subtropicales (Solórzano Kraemer, 2007). Les thysanoptères, ou thrips, y sont majoritairement observés dans des milieux aussi bien ouverts de type prairies, qu'ombragés de forêts, vivant dans la litière ou sous l'écorce des arbres (Perrichot, 2003 ; Pinent et al., 2005 ; Ulitzka, 2020). Pollinivores, l'activité de récolte de pollen pourrait favoriser le piégeage des individus dans la résine et expliquer la présence de l'ordre dans la plupart des ambres (Peñalver et al., 2015). Dans celui d'Ethiopie, deux thysanoptères ont été mentionnés dès 2010 par Schmidt et al., puis décrits par Ulitzka en 2020. Cinq individus découverts dans la collection de Gdańsk (MAIG) s'ajoutent à présent à ces premiers spécimens.

Parmi les deux thysanoptères étudiés par Ulitzka (2020), l'un, adulte, appartient à la famille Merothripidae et au genre *Merothrips*. La famille est retrouvée dans l'ambre dès le Crétacé inférieur (Liban) et le genre *Merothrips* apparait quant à lui au Cénozoïque (Ulitzka, 2020). Les individus Merothripidae possèderaient un mode de vie dit primitif, correspondant en l'occurrence à une alimentation fongivore (Mound & Teulon, 1995 ; Mound, 2005 ; Ulitzka, 2020).

Super-Ordre Polyneoptera

Ordre Blattodea Brunner von Wattenwyl, 1882

Infra-Ordre Isoptera Brullé, 1832

Figures 33 et Annexe 6 article Bouju et al., *sous-presse*

Spécimens observés. MAIG 6013a et MAIG 6013b, MAIG 6022a (trois spécimens), MAIG 6037, IGR.ET2019/001 (deux spécimens), IGR.ET2020/017, IGR.ET2020/019

Les isoptères, ou termites, sont des insectes sociaux xylophages et des constituants écologiques majeurs. Dans plusieurs écosystèmes, les termitières assurent un apport de

ressources (e.g. matière organique, minéraux) dont découlent, plus ou moins directement, l'installation, le développement et/ou la stabilité de certains végétaux comme animaux dans le milieu (Erpenbach & Wittig, 2016). Du fait de ce rôle écologique, le taxon est considéré comme clé de voûte de nombreux environnements, principalement tropicaux à subtropicaux (Erpenbach & Wittig, 2016).

Dans l'ambre d'Ethiopie, deux spécimens ont été identifiés comme larves d'isoptères (IGR.ET2019/001) (Fig. 33A). Sur les huit autres occurrences, la moitié sont des ailes isolées (MAIG 6013a, deux des trois spécimens MAIG 6022a, et IGR.ET2020/019). Ces ailes ne sont pas nécessairement séparées du reste du corps par autotomie pour échapper à la résine, mais possiblement tombées suite au vol nuptial (Martínez-Delclòs et al., 2004). Cette phase de reproduction s'observant en saison chaude, la présence d'ailes isolées dans l'ambre d'Ethiopie pourrait alors indiquer une phase de production de résine saisonnière.

Les ailes seules ne permettent pas de réaliser la détermination taxinomique d'un spécimen mais elles portent des caractères taxinomiques déterminants. Parmi les quatre spécimens ailés restant, trois sont dégradés, ne permettant pas l'observation des détails des ailes ou du corps (MAIG 6013b, MAIG 6022a et MAIG 6037). Seul un individu : IGR.ET2020/017, complet et bien préservé, a pu être déterminé sur l'ensemble de l'assemblage d'isoptères. Il s'agit d'un représentant du genre *Glyptotermes* de la famille des Kalotermitidae. Celui-ci est aujourd'hui principalement représenté en régions tropicales et sub-tropicales (Scheffrahn et al., 2001; Engel and Krishna, 2007 ; Krishna et al., 2013). La nouvelle espèce est illustrée et décrite dans l'article *The termite genus Glyptotermes (Isoptera: Kalotermitidae) in Miocene amber from Ethiopia* Bouju et al., *sous-presse* (cf. Annexe 6). Les ailes isolées de la pièce IGR.ET2020/019 présentent une nervation identique et appartiennent donc probablement à la même nouvelle espèce, ou tout du moins peuvent être associées au genre *Glyptotermes*.



Figure 33 : Aperçu des inclusions d'Isoptera dans l'ambre d'Ethiopie : **A.** larve d'isoptère IGR.ET2019/001, **B.** Ailes isolées d'un termite *Glyptotermes* IGR.ET2020/019. (Echelles : A=0.25mm, B=0.50mm).

VI. La biodiversité de l'assemblage

A. La représentativité de l'assemblage

1. L'origine des échantillons

L'assemblage étudié dans l'ambre d'Ethiopie provient d'une compilation du contenu fossilifère de plusieurs collections (Tableau 1). Bien que l'on connaisse à présent les localisations des différents gisements, seule la provenance de l'échantillon IGR.ET2019 de la collection de l'Université de Rennes est connue (localité proche de Fiche). Les autres échantillons : NIGPAS/IGR.ET2015 (ou PB), IGR.ET2020 et MAIG peuvent potentiellement provenir d'une seule ou de plusieurs localités.

Considérer les inclusions de faunes et flores des différentes collections et acquisitions comme un ensemble assure de ne pas risquer de décrire des biodiversités propres à différentes localités. Si l'échantillon est composé d'éléments provenant d'une aire composée de différentes localités, sa biodiversité n'en sera que plus exhaustive et représentative d'un milieu global, étendu sur une aire regroupant plusieurs zones d'enregistrements.

Ceci étant, les quantités de matériel varient d'une acquisition à une autre et le nombre d'inclusions contenues n'est pas égalitaire entre les échantillons (Tableau 1). L'échantillon MAIG est le plus imposant, représentant un peu plus de la moitié de l'assemblage total, et comporte de ce fait le plus grand nombre d'inclusions qui, par logique d'échantillonnage, sont également les plus diversifiées. Si la grande majorité des taxons identifiés au sein des différents échantillons sont retrouvés au sein de MAIG, la réciproque n'est pas vérifiée puisque certains taxons ne sont présents que dans ce lot. L'abondance de données provenant de cette unique collection peut alors biaiser les résultats : si l'ensemble de l'échantillon MAIG ne provient que d'une zone restreinte localement, sa biodiversité va décrire celle de la zone. Son témoignage étant dominant au sein de l'assemblage global, il risque d'atténuer les signalements des autres gisements.

En l'occurrence, bien que l'origine des éléments de l'échantillon ne soit pas connue, le fait de retrouver dans les différents assemblages de mêmes familles, sous-familles, genres et espèces suggère que les différentes données correspondent bien à des occurrences contemporaines et au sein d'un même type d'environnement, justifiant le fait de considérer les collections comme un ensemble représentatif d'un unique milieu.

Tableau 1 : Importance quantitative (nombre d'inclusions) et origine(s) des différentes collections prises en compte dans l'étude :

Collection	Origine	Nombre d'inclusions identifiées
MAIG	inconnue	196
NIGPAS/IGR.ET2015	Inconnue, potentiellement multiple	32
IGR.ET2019	Fiche	47
IGR.ET2020	Inconnue, potentiellement multiple	69

2. Le biais de sélection

Il est important de signaler que les différents apports constituant l'échantillon total ne sont pas tous aussi représentatifs les uns que les autres de la biodiversité dans l'ambre d'Ethiopie. En effet, les échantillons NIGPAS/IGR.ET2015 et IGR.ET2020 sont soumis à un biais de sélection en faveur des inclusions de végétaux cryptogames et de Formicidae (surtout Myrmicinae). Pour des raisons économiques, cette sélection est inévitable : des ensembles de matériel brut n'étant pas accessibles, nous n'avons eu d'autres choix que d'acquérir certaines pièces au sein de plus grands échantillons, et de privilégier l'acquisition de spécimens présentant un intérêt plus spécifique pour nos recherches. V. Perrichot étudiant les Formicidae fossiles, le premier échantillon, acquis en 2015 en partenariat avec Nanjing (NIGPAS/IGR.ET2015), est majoritairement composé d'inclusions de fourmis, les autres taxons identifiés y étant associés en syn-inclusions. Par la suite, ma spécialisation sur l'étude des végétaux cryptogames et celle de C. Chény sur les fourmis myrmicines, ont conduit à l'acquisition en priorité de pièces contenant des hépatiques, bryophytes et individus Myrmicinae (IGR.ET2020).

La question se pose alors de la représentativité de ces deux échantillons. En regroupant les différents assemblages en une unique base de données, la prise en compte des informations soumises à un biais de sélection ne risque-t-elle pas de fausser considérablement les proportions des taxons ? Et à l'inverse, ne pas considérer ces occurrences pourrait occulter le signalement de certains taxons. Afin d'appréhender les gains et risques d'un regroupement de données dans l'étude de la biodiversité des inclusions, une comparaison est réalisée, confrontant les proportions de chaque taxon entre l'échantillon constitué des collections soumises à un biais de sélection (NIGPAS/IGR.ET2015 et IGR.ET2020) et un échantillon témoin (non soumis à un biais de sélection), composé par les collections IGR.ET2019 et MAIG (Fig.34).

A l'échelle des principaux taxons de l'entomofaune, on constate rapidement des différences de représentation. Comme attendu, la proportion de l'ordre Hymenoptera, bien que conséquente dans les deux assemblages, est particulièrement plus importante dans l'assemblage biaisé,

représentant près de 90 % des inclusions, contre un peu moins de 60 % dans l'assemblage témoin (Fig.34).

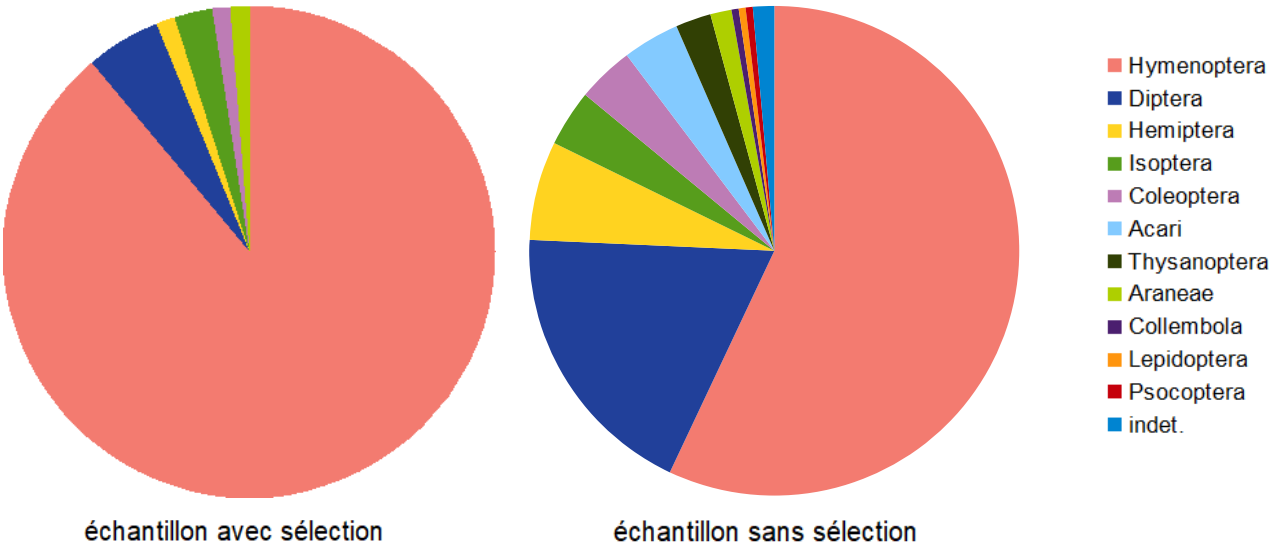


Figure 34 : Comparaison de la biodiversité de l'entomofaune de l'échantillon soumis à un biais de sélection en faveur des inclusions Myrmicinae (Hymenoptera, Formicidae) : NIGPAS/IGR.ET2015 et IGR.ET2020 (échantillon avec sélection), par rapport à celle de l'échantillon témoin non biaisé : IGR.ET2019 et MAIG (échantillon sans sélection).

Cette abondance se retrouve plus particulièrement encore en faveur de Myrmicinae, constituant plus de 80 % des sous-familles Formicidae de l'assemblage biaisé, contre environ 50 % pour l'assemblage témoin (Fig.35). De fait, à deux exceptions près, l'entièreté de l'entomofaune de l'échantillon NIGPAS/IGR.ET2015 est constituée par des inclusions de fourmis et dans l'échantillon, quelque peu plus diversifié mais lui aussi biaisé, IGR.ET2020, Myrmicinae constitue plus de 70 % de l'entomofaune.

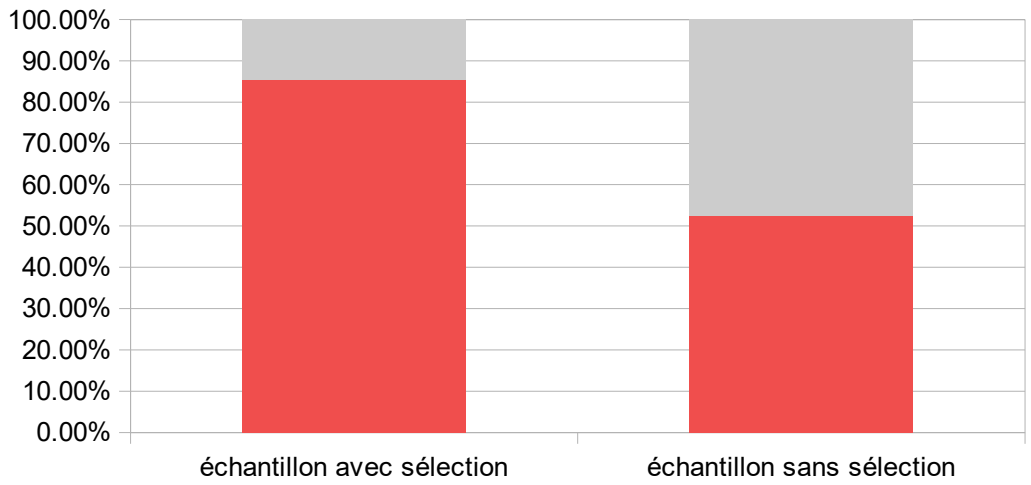


Figure 35 : Comparaison de l'abondance des représentants Myrmicinae au sein des assemblages Formicidae de l'échantillon soumis à un biais de sélection, NIGPAS/IGR.ET2015 et IGR.ET2020, par rapport à celle de l'échantillon non biaisé (échantillon témoin), IGR.ET2019 et MAIG.

En parallèle de cette sur-expression de Formicidae et donc Hymenoptera, la plupart des ordres identifiés dans l'assemblage témoin sont sous-exprimés (cf. Fig.34). Cette observation concerne principalement les ordres Hemiptera, Coleoptera et surtout Diptera, ce dernier étant le second ordre le plus représenté dans l'échantillon témoin (20 %) mais ne formant guère plus de 5 % de l'assemblage biaisé (cf. Fig.34).

Suivant cette première comparaison, il est évident que les échantillons soumis à un biais de sélection ne peuvent être considérés comme représentatifs de la biodiversité révélée par les autres lots (cf. vérification statistique en Annexe 7). Néanmoins, les données taxinomiques qu'ils renferment pour les Formicidae demeurent précieuses dans l'étude de la biodiversité. Sans leurs signalements dans les échantillons NIGPAS/IGR.ET2015 et IGR.ET2020, la présence dans le milieu de la sous-famille Pseudomyrmecinae et du genre *Rhopalomastix* ne serait pas connue, et les genres *Carebara* et *Trichomyrmex* ne seraient révélés que par une unique occurrence chacun. De ce fait, bien qu'ils ne soient pas représentatifs de l'abondance des taxons dans le milieu, ces assemblages offrent une meilleure connaissance de la biodiversité des Formicidae dans le Miocène d'Ethiopie.

Enfin, les données de l'assemblage des deux échantillons témoins (IGR.ET2019 et MAIG) ont été comparées à celles obtenues pour un assemblage global, regroupant l'ensemble des échantillons, biaisés comme non biaisés (Fig.36 ; Annexe 7). Les proportions des différents taxons y apparaissent très proches, ce qui suggère que l'échantillon total, regroupant différentes sources de données, peut être considéré représentatif de la biodiversité des inclusions, à l'image de l'échantillon témoin.

Cet échantillon total a l'avantage d'être plus conséquent, plus exhaustif, et donc plus significatif ; mais il a l'inconvénient de prendre en compte des données biaisées, maintenant la sur- ou sous-expressions de certains taxons. C'est pourquoi, bien que les graphiques réfèrent aux données pour l'échantillon total, les estimations d'abondances indiquées dans la suite de l'analyse, présentent une fourchette entre le pourcentage obtenu pour l'échantillon complet, plus exhaustif, et celui de l'échantillon témoin, potentiellement plus représentatif de la biodiversité de l'entomofaune dans le milieu.

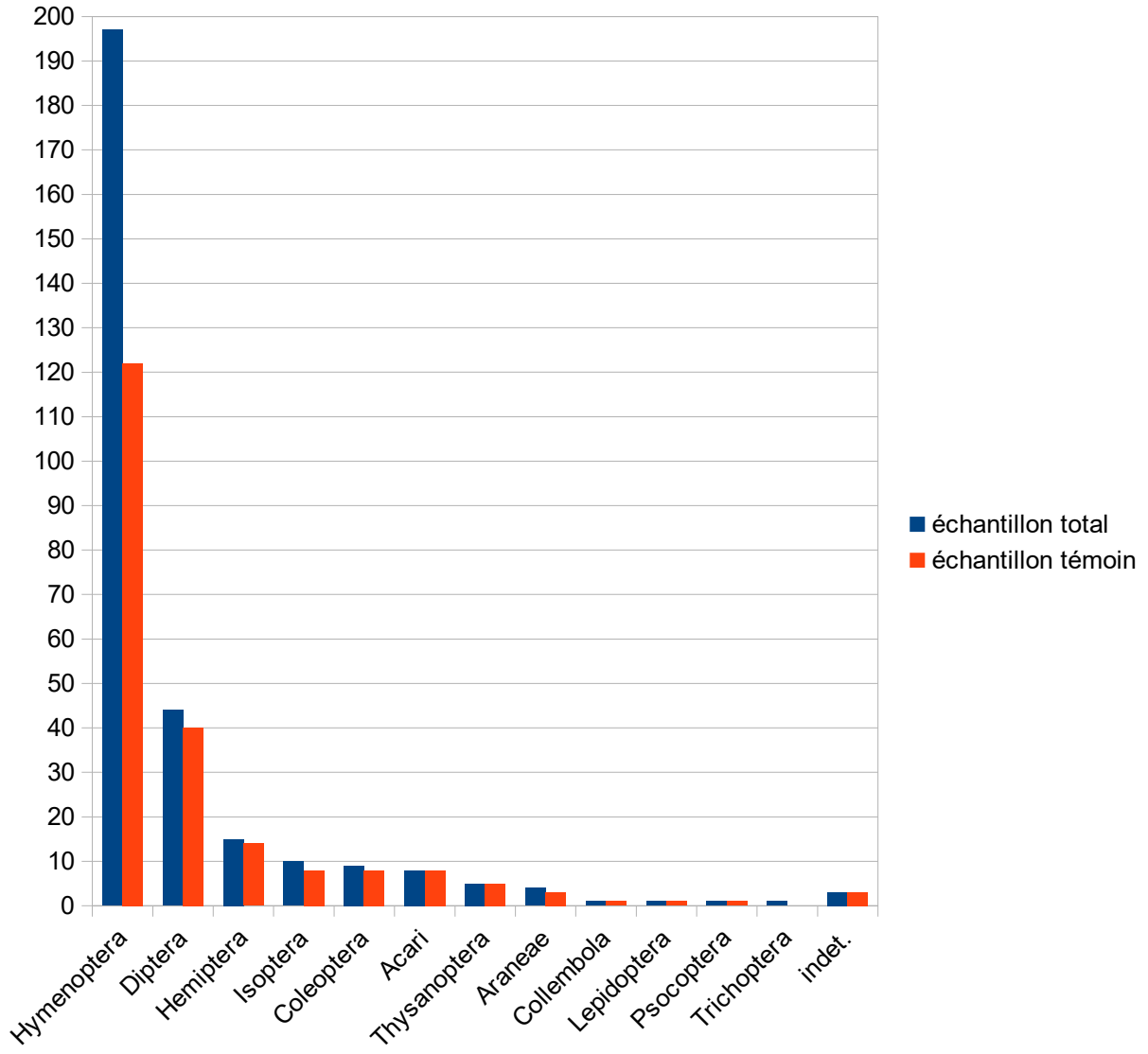


Figure 36 : Comparaison de la biodiversité de l'entomofaune de l'échantillon total : NIGPAS/IGR.ET2015, IGR.ET2019, IGR.ET2020 et MAIG, par rapport à celle de l'échantillon non biaisé (échantillon témoin) : IGR.ET2019 et MAIG.

B. La biodiversité des inclusions

1. Les inclusions végétales

Les inclusions végétales (comprenant Ascomycota) sont les plus abondantes après Hymenoptera, présentes suivant une fréquence comparable à celle de Diptera, soit environ 10 % de l'assemblage des inclusions total. Parmi ces spécimens, les hépatiques sont les plus communes (60 % de l'assemblage végétal). Ceci étant, il est difficile de discuter d'abondance de ces inclusions dans l'ambre puisqu'il est difficile d'en distinguer les individus. En effet, les hépatiques apparaissent sous la forme de fragments de gamétophytes, plus ou moins subdivisés. Un

fragment, comptabilisé comme un individu, peut alors être en réalité une branche séparée du reste du spécimen. Suivant le même principe, les spécimens de bryophytes (mousses) ont été comptabilisés par occurrence, mais en ce cas les réseaux denses et ramifiés, couvrant l'entièreté de certaines pièces d'ambres (e.g. IGR.ET2020/009 et IGR.ET2020/011), représentent une occurrence, au même titre qu'un fragment de branche isolé. Les inclusions d'hépatiques ont donc pu être sur-comptabilisées tandis que les inclusions de bryophytes sous-comptabilisées.

Concernant les inclusions de restes *d'Hymenaea*, le nombre d'inclusions correspond au décompte des éléments identifiés (e.g. fragments de feuilles, fleurs, anthères). Une même pièce peut contenir plusieurs de ces éléments, chacun étant alors considéré indépendamment bien qu'ils puissent en réalité provenir d'un même individu. En somme, les proportions des inclusions végétales décrivent la fréquence à laquelle les éléments sont observés parmi les pièces d'ambre et non un véritable décompte du nombre de spécimens.

2. Premier aperçu de la biodiversité de l'entomofaune

Sur l'ensemble des inclusions identifiées dans l'ambre d'Ethiopie, plus d'une sur deux est un hyménoptère. L'ordre est le plus abondant dans l'ensemble des échantillons étudiés (soumis ou non à un biais de sélection). Le second ordre le plus fréquemment retrouvé est celui des diptères, composant entre 15 et 20 % de l'assemblage. L'occurrence et la dominance de ces deux ordres suivent la tendance déjà repérée au sein des autres ambres cénozoïques, bien que dans la plupart des cas ce soit l'ordre des diptères qui domine l'assemblage.

Le reste de l'entomofaune est composée par les hémiptères (5 à 6%), isoptères (3 à 4%) puis par les coléoptères et acariens (3 % chacun). Les autres taxons forment environ 4 % de l'assemblage (chacun représentant entre 2 et moins de 1 %).

3. Implication de certains biais

L'assemblage décrit dans l'ambre éthiopien est constitué uniquement de petits restes végétaux et d'arthropodes. Si les animaux de plus grande taille sont parfois présents au sein des gisements d'ambre, ils sont ici absents. Cela s'explique par le fait que le piégeage dans la résine ne soit souvent efficace que pour les organismes de petite taille, infra-millimétrique à centimétrique. Les individus plus grands et plus robustes parviennent en effet plus facilement à s'en extirper.

La taille des individus n'est pas le seul paramètre pouvant affecter leur probabilité de piégeage. En effet, en fonction de leur mode de vie, certains organismes sont plus susceptibles d'être confrontés à la résine que d'autres. Par conséquent, il est important de mettre en évidence ces possibles biais afin d'interpréter le plus objectivement possible les abondances et biodiversité des taxons. Les individus vivants ou se posant majoritairement au niveau des troncs, dans les végétaux épiphytes ou dans la litière au pied des arbres, sont plus fréquemment à proximité ou en contact avec les coulées de résines, d'où leur forte représentation dans la résine (Martínez-Delclòs et al., 2004 ; Solórzano Kraemer, 2007 ; Bickel & Solórzano Kraemer, 2016) (Fig.37A).

Indépendamment des préférences d'habitats, un biais de piégeage dans l'ambre serait encore le comportement grégaire, continu ou occasionnel, de certains arthropodes. Les individus vivant en essaim ou colonie sont, en soit, tout aussi vulnérables que d'autres aux sécrétions de résines ; cependant, dès lors, qu'une coulée entre en contact avec ces regroupements d'individus (ou vice versa), le nombre de spécimens piégés est bien plus important qu'il ne l'aurait été pour un individu vivant ou se déplaçant de façon isolée. Dans le cas de notre assemblage, de tels exemples peuvent être mis en avant (e.g. Formicidae, Diptera), suggérant une précaution à prendre quant aux conclusions d'occurrences des taxons dans le milieu (Fig.37B). Ceux-ci sont discutés ci-après.

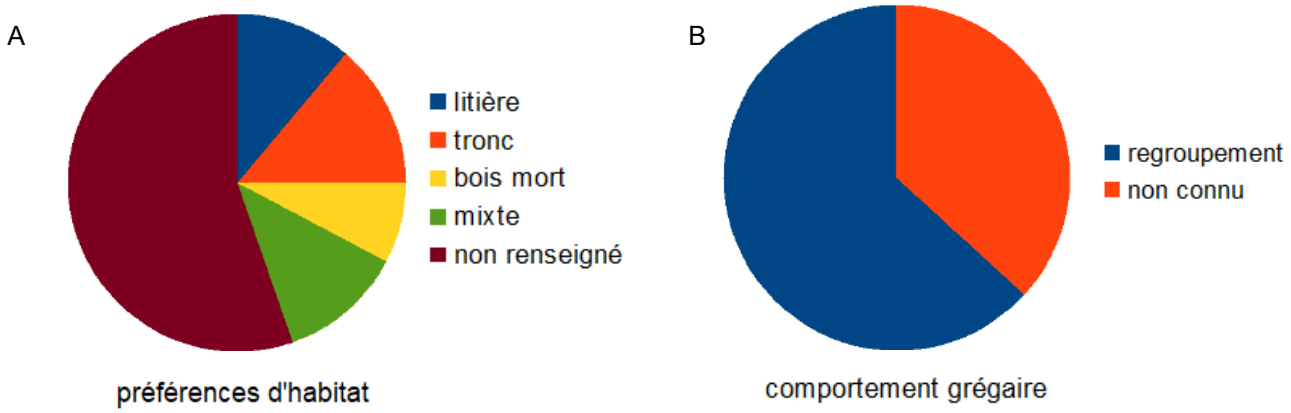


Figure 37 : **A.** Mise en évidence dans l'assemblage des possibles biais favorisant le piégeage de taxons dans la résine en raison de leur habitat : la majorité des taxons piégés dans la résine le sont du fait de leur présence à proximité des coulées, mais on constate qu'une grande partie sont préférentiellement dans des zones plus souvent exposées aux coulées (tronc, litière) et sont donc susceptibles d'avoir été piégés plus régulièrement que d'autres taxons et d'être sur-exprimés dans l'assemblage. **B.** Mise en évidence des possibles biais favorisant le piégeage en raison d'un comportement grégaire, temporaire ou non : le nombre important d'inclusions au mode de vie grégaire correspond principalement à l'abondance de fourmis dans l'ambre dont la forte représentation peut être réelle dans le milieu mais peut également être sur-exprimée du fait de captures en plus grand nombre lors de coulées de résine.

4. Hymenoptera, Formicidae

La diversité et l'abondance de fourmis au niveau des arbres peut être liée à l'exploitation des ressources de la plante, ou à la prédation d'insectes herbivores (Moreau et al., 2006). Insectes sociaux, les fourmis sont bien connues pour vivre en colonies, c'est pourquoi, lorsque la résine s'écoule sur une chaîne d'ouvrières ou bien au niveau d'un nid, le nombre d'individus piégé peut être considérable.

Dans l'ambre d'Ethiopie les deux genres les plus représentés sont *Trichomyrmex* (ca. 40 % de l'assemblage Myrmicinae) et *Monomorium* (ca. 9 %) (Fig.38). Dans le cas de ce dernier, une pièce renferme huit des dix ouvrières identifiées (onze au total avec un mâle), susceptible d'indiquer un piégeage en groupe.

Un tel scénario est bien plus visible encore si l'on s'intéresse aux inclusions *Trichomyrmex*. Le genre est absent de la collection de Gdańsk (MAIG), identifié par quatre spécimens dans les échantillons NIGPAS/IGR.ET2015 et IGR.ET2019, mais représenté par quarante inclusions dans l'échantillon IGR.ET2020. Si l'occurrence du genre dans le milieu est incontestable puisque il est retrouvé dans trois des quatre échantillons, son abondance dans l'un (IGR.ET2020) contraste fortement avec sa très faible, voire non-représentation, dans les autres lots. Les quarante spécimens IGR.ET2020 sont contenus dans seulement huit fragments d'ambre et parmi ces huit fragments, trois renferment respectivement treize, dix et sept ouvrières mineures. Cette concentration semble démontrer, cette fois incontestablement, un écoulement de résine le long d'une file d'ouvrières ou à proximité d'une fourmilière. Les dix autres inclusions, retrouvées au sein d'un même échantillon, sont susceptibles de provenir d'autres fragments d'une même coulée, ou bien d'illustrer un piégeage répété à proximité d'une même colonie. En ce cas, la présence du genre dans l'échantillon traduit la présence d'une fourmilière à proximité de l'arbre producteur.

Un tel scénario signifie que la sur-expression du genre dans l'assemblage global correspond en réalité à une abondance localisée. La faible représentation du taxon dans les autres échantillons tend d'ailleurs à appuyer cette dernière suggestion. Ceci étant, cette hypothèse ne peut être vérifiée ; considérer l'ensemble des occurrences comme biaisées et ne pas les prendre en compte risquerait d'effacer un signalement potentiellement réel. Par précaution, il est donc préférable de considérer le genre séparément du reste de l'assemblage et ne pas conclure pour le moment. A l'avenir de nouveaux échantillons pourront potentiellement permettre de revenir sur cette interprétation et d'apporter des précisions quant à la faible ou forte occurrence de *Trichomyrmex* dans l'ambre d'Ethiopie.

Afin d'atténuer la possible sur-expression du genre et donc de Myrmicinae dans les analyses de biodiversité, j'ai choisi, lorsque plus de cinq spécimens d'un même genre sont observés dans une pièce de moins de quatre centimètres de diamètre, d'estimer ces individus comme non représentatifs, car potentiellement soumis à un biais de piégeage. Pour ces pièces, et afin de ne pas ignorer en totalité l'occurrence du taxon, seuls deux individus sont comptabilisés dans les analyses, ce qui permet de limiter une possible sur-expression tout en ne perdant pas le signalement du taxon. Les proportions d'abondances, mentionnées plus tôt et ci-après, corrèlent les estimations obtenues en prenant en compte les données pour l'ensemble des inclusions et celles revues afin d'atténuer la sur-expression de Myrmicinae (e.g. Fig.38).

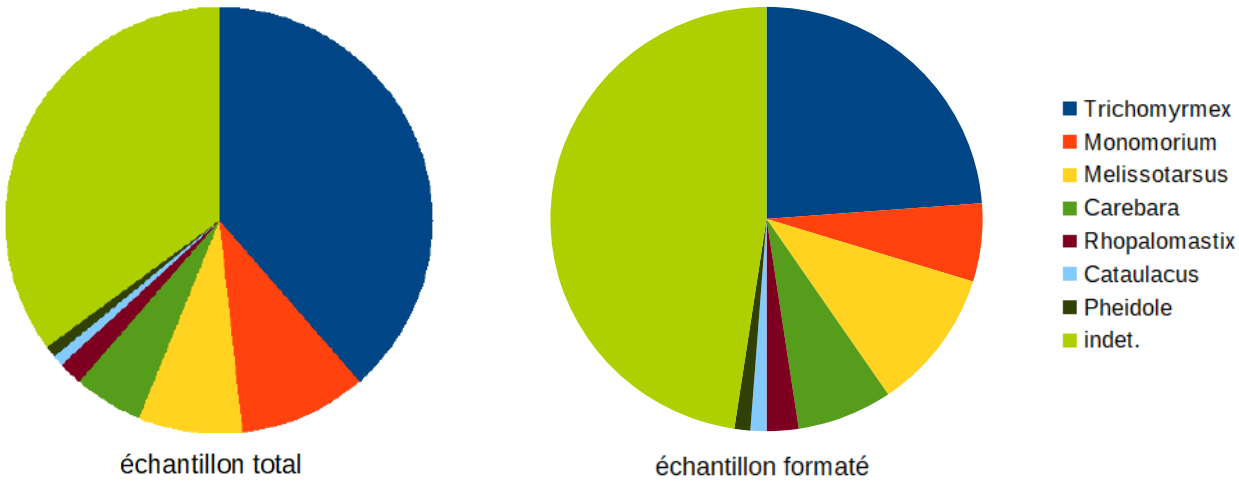


Figure 38 : Comparaison des représentations des taxons Myrmicinae dans l'assemblage de l'ambre d'Ethiopie en prenant en compte l'ensemble des inclusions (échantillon total), et sans comptabiliser les potentiels regroupements pouvant biaiser la représentation des genres *Trichomyrmex* et *Monomorium* (échantillon formaté).

5. Diptera

Comme mentionné plus tôt, l'abondance de l'ordre Diptera dans l'entomofaune est attendue. Néanmoins il est intéressant de se pencher sur les familles composant cet assemblage et les possibles raisons de leur présence (Fig.39).

Sur les sept familles de diptères identifiées, quatre présentent aujourd'hui des vols en essaim (principalement en période de reproduction) : Cecidomyiidae et Psychodidae, et celles moins abondantes Chironomidae et Dolichopodidae (Martínez-Delclòs et al., 2004 ; Jarzembowski et al., 2008) (Fig.39). Chironomidae et Dolichopodidae ne sont représentées que par un individu chacune, ce qui ne permet pas de discuter de l'implication de leur mode de vie dans leur piégeage. En revanche, Cecidomyiidae et Psychodidae sont représentées toutes deux au sein de

trois des quatre collections (IGR.ET2019, IGR.ET2020 et MAIG), par respectivement treize et dix individus (ca. 30 % et 20 % de l'assemblage). Dans les deux cas, quatre spécimens sont observés au sein de mêmes pièces (MAIG 6017 pour Cecidomyiidae et IGR.ET2019/001 pour Psychodidae). Ces regroupements, bien que trop faibles pour en attester, pourraient suggérer des piégeages lors de déplacements en essaim, suggérant que la véritable représentation des familles dans le milieu puisse-t-être en réalité moins importante. Néanmoins, si l'on fait abstraction de ces deux pièces, Cecidomyiidae et Psychodidae demeurent majoritaires au sein des inclusions, en adéquation avec leur représentation au sein de la plupart des ambres cénozoïques et des environnements actuels

.

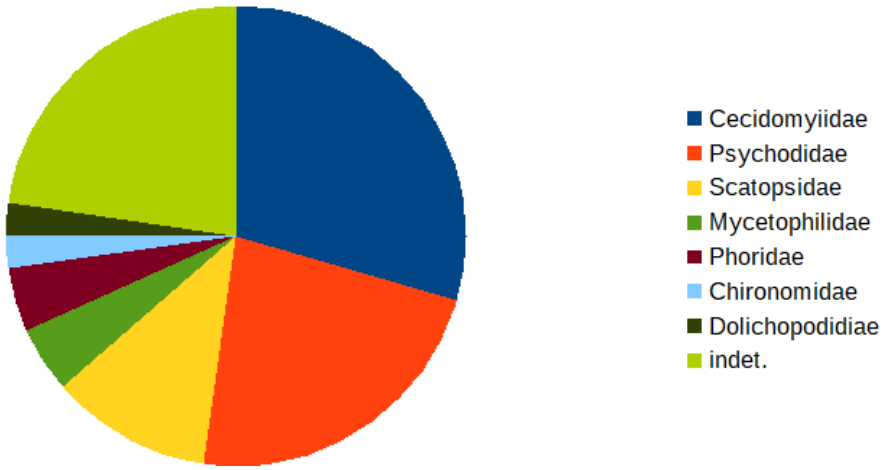


Figure 39 : Représentation graphique de la biodiversité des familles Diptera dans l'ambre d'Ethiopie.

6. Hemiptera

Si l'on regarde maintenant le troisième ordre d'arthropodes le plus représenté dans l'assemblage : Hemiptera, on remarque que sur quinze individus identifiés, huit appartiennent à la super-famille Coccoidea (Fig.40). Or, parmi les représentants actuels de la super-famille, nombreux sont ceux vivant en groupe à proximité de leurs œufs (Azar, 2007). Toutes les espèces actuelles ne présentent pas ce comportement, et rien ne prouve qu'il ait concerné les représentants miocènes d'Ethiopie. Néanmoins, sept des huit individus mis en évidence proviennent d'une seule et même pièce (IGR.ET2019/001), ce qui soutiendrait l'hypothèse d'un piégeage d'individus regroupés localement. Cette supposition ne permet donc pas d'assurer qu'une dominance du taxon ait pu véritablement s'exercer dans le milieu vis à vis des autres super-familles identifiées.

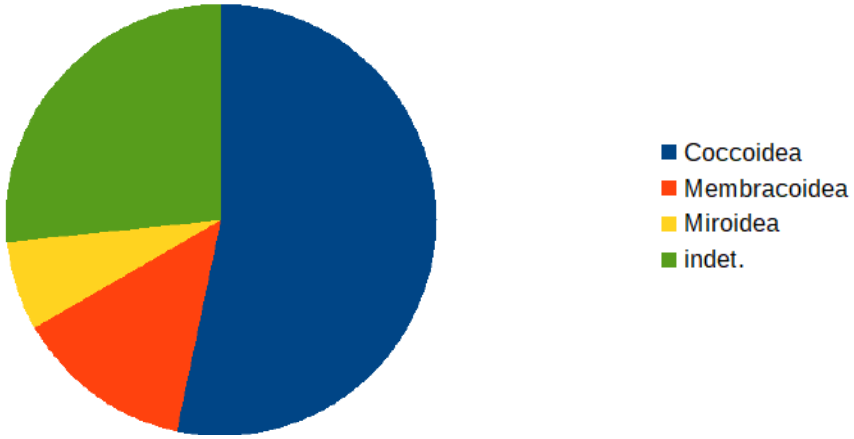


Figure 40 : Représentation graphique de la biodiversité des familles Hemiptera dans l'ambre d'Ethiopie.

C. Discussion

1. Les coléoptères Mordellidae et Scolytinae

Au sein de l'assemblage Coleoptera, la présence de Mordellidae et Scolytinae peut être plus particulièrement soulevée en raison de leurs possibles interactions avec l'arbre producteur.

Chez les représentants de ces deux taxons a été mis en évidence un effet attractif de molécules volatiles, libérées par certaines résines, ayant pu inciter leur piégeage (e.g. Labandeira et al., 2001). Par ailleurs, cette attractivité de la résine est suspectée jouer un rôle de pollinisation pour l'arbre producteur puisque les Mordellidae consomment les fleurs et leur pollen (pollinivores) et sont donc susceptibles d'en transporter au moment de leur piegeage (Bao & Walczyńska, 2018).

L'effet positif pour l'arbre derrière le piégeage des Scolytinae est tout autre, puisque ce dernier fait partie des arthropodes xylophages, dont les attaques sur le bois sont régulées par un rôle cette fois-ci défensif de la résine (Martínez-Delclòs et al., 2004 ; Peris, 2020). Les attaques de Scolytinae endommagent le bois et provoquent d'ailleurs parfois l'écoulement de résine (Martínez-Delclòs et al., 2004 ; Peris, 2020). A la suite d'incendies, suspectés être à l'origine de la production d'ambre de certains gisements, ces coléoptères sont retrouvés en grand nombre sur les troncs laissés à vifs (Martínez-Delclòs et al., 2004 ; Bleiker et al., 2005 ; Labandeira, 2014 ; Seyfullah et al., 2018). Dans l'ambre d'Ethiopie, seulement trois individus ont pour le moment été repérés. Ces occurrences sont faibles, et retrouvées séparées en trois fragments, répartis dans deux échantillons. Elles attestent de la présence du taxon dans le milieu mais n'appuient pas l'hypothèse d'un écoulement de résine en réponse à une invasion car lors de telles attaques, les premiers Scolytinae émettent des phéromones attirant leurs congénères, provoquant un

regroupement en masse au niveau de l'arbre, que l'on ne constate pas ici (Bleiker et al., 2005 ; Pureswaran et al., 2006 ; Kerchev & Pousheva, 2016). De même, la faible occurrence de Scolytinae ne suggère pas non plus un contexte d'incendie, qui aurait d'ailleurs été illustré par d'autres traces (e.g. bois brûlé).

Toutefois, la présence d'arthropodes herbivores plus diversifiés dans l'assemblage a elle aussi pu stimuler les mécanismes de défense d'*Hymenaea*. (True and Snow, 1949; Farrell et al.,1991). Chez les représentants actuels de l'arbre, Mc Coy et al. (2017) mentionnent la libération de certaines molécules volatiles de la résine repoussant les attaquants herbivores (α-humulene). Si les analyses chimiques réalisées jusqu'à maintenant ne permettent pas de mettre en évidence la présence des composés concernés dans la résine fossile éthiopienne, leur synthèse n'en demeure pas exclue (cf. Mc Coy et al., 2017). Des trichomes ont par ailleurs été observés dans l'ambre (particulièrement fréquents dans l'échantillon MAIG). Leur présence a été décrite par Levin (1973) comme indicatrice de défense de l'arbre contre certaines invasions. Cependant, l'origine botanique de ces trichomes n'a pu être vérifiée pour le moment, et leur présence dans l'ambre a jusqu'alors principalement été associée à une saisonnalité de production de la résine (printemps-été) plus qu'à une perturbation biotique (Martínez-Delclòs et al., 2004).

2. L'étonnante occurrence de *Melissotarsus*

Au sein de la famille Formicidae, les quatre sous-familles principales sont présentes : Myrmicinae, Ponerinae, Dolichoderinae et Formicinae (aussi désignées par le nom Big Four) (Ward et al., 2015). Myrmicinae est la plus abondante de toutes, constituant au moins la moitié de l'assemblage. Sa diversité dans l'ambre d'Ethiopie est décrite par sept genres dont l'étonnante présence de *Melissotarsus*. Le genre, non seulement présent pour la première fois au sein d'inclusions dans l'ambre, est représenté en quantité non négligeable, constituant le second voire troisième genre le plus représenté de l'assemblage Myrmicinae (second si les huit spécimens *Monomorium* occurrant dans la même pièce ne sont pas tous pris en compte). Cette occurrence, et l'observation de structures morphologiques déjà spécialisées pour un mode de vie cryptique, soulèvent une interrogation : si les représentants miocènes étaient déjà confinés aux tunnels creusés dans le bois, comment expliquer la présence d'individus piégés dans une résine s'étant visiblement écoulée à l'air libre, comme le démontrent les autres inclusions d'arthropodes et végétaux associés ?

Plusieurs hypothèses peuvent être avancées. Il pourrait s'agir de cadavres évacués hors des tunnels ; cependant au moins certains spécimens devraient montrer des traces de décomposition

ou de prédation ce qui n'est pas le cas des inclusions étudiées. Une deuxième explication serait le piégeage des individus lors d'excursion à l'extérieur, ceci étant, leur morphologie étant similaire à celle des représentants actuels, ils devaient avoir autant de difficultés à se déplacer hors des tunnels (dont les représentants actuels ne semblent d'ailleurs jamais sortir). La dégradation de ces tunnels, provoquant l'expulsion d'ouvrières, pourrait alors être suggérée. Mais cela sous-entendrait qu'un même scénario ait pu se répéter en plusieurs endroits pour résulter en une préservation de quelques individus en plusieurs échantillons, provenant potentiellement de milieux distincts et éloignés. Cette répétition est envisageable dans le cas d'évènements catastrophiques de crues ou tempêtes mais le dépôt manque d'indices pour conforter cette explication. Enfin, des ouvrières creusant des tunnels à proximité directe d'une zone de sécrétion pourraient être entrées en contact avec la résine et auraient été transportées au gré de la coulée, se retrouvant associées à d'autres organismes.

Quoi qu'il en soit, la présence de *Melissotarsus* dans l'ambre demeure difficile à expliquer et une meilleure connaissance du comportement des représentants actuels dans leur environnement pourra à l'avenir apporter des clés de réponse.

VII. Proposition de reconstitution paléoenvironnementale

A. Le climat

Au sein de l'ambre d'Ethiopie, la plupart des arthropodes identifiés présentent aujourd'hui une large distribution, mais leurs représentants actuels indiquent des régions climatiques préférentielles, au sein desquels les taxons sont les plus riches, en terme d'abondance et de diversité. La majorité des familles présentes dans l'assemblage possèdent ainsi un centre d'abondance et de diversité dans les régions tropicales et subtropicales, ou tropicales à tempérées, mais les taxons particulièrement abondants en milieux tempérés sont rares (Chironomidae et Formicinae) (Tableau 2).

Les inclusions végétales peuvent elles aussi apporter des indications quant au climat de la forêt miocène d'Ethiopie. Parmi les végétaux cryptogames identifiés, de nombreuses hépatiques et bryophytes illustrent la flore au sein de laquelle se développaient les arthropodes. La présence en quantité non anecdotique d'hépatiques des genres *Frullania*, *Thysananthus* et *Lejeunea* s'ajoute aux témoignages précédents, indiquant les zones intertropicales comme spot de diversité et d'abondance des genres (Gradstein, 1992, 1994 ; Wilson et al., 2007 ; Heinrichs et al., 2012, 2016). D'ailleurs, comme mentionné plus tôt dans l'article Bouju et al. (2021) (cf. IV.B.), l'assemblage des trois genres rappelle celui observé dans l'ambre contemporain de République Dominicaine, décrit comme un environnement de climat tropical à sub-tropical. En outre, pour ces deux ambres l'arbre producteur a été identifié comme appartenant au genre *Hymenaea* se développant aujourd'hui dans différents milieux forestiers avec parfois des saisons sèches, mais plus généralement sous climat chaud et humide (Solórzano Kraemer, 2007).

Les indices climatiques portés par les éléments de flore de l'assemblage fossile semblent ainsi corroborer la conclusion suggérée par l'entomofaune selon laquelle l'environnement préservé dans l'ambre d'Ethiopie correspondrait à une forêt sub-tropicale à tropicale humide.

B. Le paléoenvironnement

Au sein de cette forêt, un grand nombre de taxons identifiés sont écologiquement généralistes mais nécessitent la présence d'un milieu d'eau douce proche pour le développement de leurs larves (e.g. Trichoptera ou la plupart des familles de diptères) (Tableau 2). Les inclusions n'apportent guère plus de précisions mais les indices sédimentaires du milieu de dépôt sont eux caractéristiques de cette influence aquatique. Les descriptions des faciès ont été communiquées

par J. Cole suite à l'analyse des prélèvements de sédiments de l'affleurement de Zemero en Ethiopie (localité Woll).

Le milieu de dépôt de l'ambre d'Ethiopie est révélé au travers de deux types de lithofaciès. Au sein du faciès argileux, les morceaux de résine sont déposés en association avec des débris de feuilles (cuticules), et fragments de bois. Le dépôt en un même milieu de ces éléments de taille et poids variables, ainsi, que la préservation des éléments fragiles (débris de feuilles), illustrent un déplacement de faible hydrodynamisme. Le second lithofaciès, faciès sableux, présente quant à lui quelques rares kérogènes de bois et feuilles, dont la formation atteste de la profondeur du milieu de dépôt. Ce transport lent menant à un dépôt en zone plus profonde semble décrire une influence lacustre, corroborée par l'identification de kystes alguaires dans le faciès sableux.

L'étude de l'assemblage palynologique a permis de détailler ce contexte lacustre. Les spores identifiés indiquent une dominance des fougères (Ptéridophytes) dans le milieu : *Retibrevisporites obodoensis, Nephrolepis* sp., *Laevigatosporites* sp., et *Verrucatosporites usmensis.* Ce type d'occurrence est principalement retrouvé dans les assemblages de flores au substrat régulièrement inondé, pouvant correspondre dans notre cas à un environnement de type marais ou marécage. Cette interprétation peut d'ailleurs être appuyée par certaines identifications de l'assemblage d'arthropodes de l'ambre, occupant aujourd'hui ce type d'habitats (e.g. Isoptera Kalotermitidae, Hymenoptera Diapriidae) (Tableau 2).

La composition de la flore de cet environnement est dévoilée par les assemblages palynologiques. Comme pour la plupart des milieux cénozoïques et actuels, la strate arborescente est formée d'angiospermes, les indices de la présence d'*Hymenaea* sont ainsi accompagnés de nombreux pollens de plantes à fleurs, dont les plus fréquents *Striatricolpites catatumbus* et *S. variabilis, Retitrescolpites typicus* ou encore *Palaquium* spp. (Sapotaceae), mais également quelques occurrences d'*Alnipollenites verus* et *Praedopollis flexibilis*.

Comme pouvait le laisser soupçonner les similarités des assemblages fossiles, ce paysage de forêt marécageuse, tropicale humide, est également retrouvé dans l'interprétation des fossiles miocènes de République Dominicaine et du Mexique. Pour ce dernier, un rapprochement a d'ailleurs été suggéré avec le milieu aujourd'hui retrouvé sur la côte Pacifique du Mexique (Solórzano Kraemer, 2007).

Tableau 2 : Synthèse des données environnementales : distribution climatique, type de milieu et habitat préférentiels, des taxons identifiés dans l'ambre d'Ethiopie :

Taxon				Climat	Environnement	Conditions	Occurrence
Angiospermae	*Hymenaea*			tropical			
Marchantiophyta	*Frullania*			tempéré-tropical		humide	tronc
	Lejeunea			tropical		humide	tronc
	Thysananthus			tropical		humide	tronc
Bryophyta	*Isopterygium*					humide	tronc
Ascomycota	Lecanorales						
Acari						humide	sol, bois
	Oribatida			tempéré-tropical			sol, bois, plantes épiphytes
Araneae							
Collembola					forêt		litière, tronc
Hemiptera	Coccoidea			tropical	forêt		tronc
	Membracoidea	Cicadellidae	Typhlocybinae				
	Miridae	Mirinae					
Psocoptera					forêt		
Coleoptera	Curculionidae	Scolytinae		tropical			
	Cybocephalidae				forêt		litière, végétation
	Mordellidae			tropical	forêt		bois mort, fleurs
	Staphylinidae				forêt	humide	sol, litière, tronc, matière en décomposition
Diptera	Cecidomyiidae			tropical			
	Chironomidae			tempéré		humide	
	Mycetophilidae			tempéré-tropical	forêt	humide	tronc, bois mort
		Allodia			forêt	humide	litière
	Psychodidae			tropical	forêt	humide	
	Scatopsidae						bois mort, fèces
	Dolichopodidae			tropical		humide	tronc, végétation
	Phoridae						nids d'arthropodes
Hymenoptera	Apoidea						

	Ceraphronidae						
	Chalcidoidea	Mymaridae					
	Diapriidae				forêt	humide	
	Formicidae	Dolichoderinae		tropical			sol, bois mort
			Ravavy				
			Technomyrmex	tropical			
		Dorylinae		tempéré-tropical			
		Formicinae		tempéré			
		Myrmicinae	indet	tropical			
			Carebara	tropical			sol, litière, bois mort
			Cataulacus	tropical			
			Melissotarsus				bois vivant
			Monomorium	tropical-tempéré			
			Pheidole	tropical			sol
			Rhopalomastix				bois vivant
			Trichomyrmex				
		Ponerinae		tropical	forêt		sol, litière, bois mort
			Cryptopone		forêt		sol, litière, bois mort
			Hypoponera		forêt		sol, litière, bois mort
		Pseudomyrmecinae	*Tetraponera*	tropical			
	Mymarommatidae				forêt	humide	
Lepidoptera							
Trichoptera						humide	végétation
Thysanoptera				tropical			litière, tronc
Isoptera	Kalotermitidae	*Glyptotermes*		tropical			bois mort

VIII. Conclusion

L'ambre d'Ethiopie est le premier ambre cénozoïque découvert en Afrique. Il comble l'une des lacunes majeures du registre fossile, rejoignant les quelques occurrences d'origine gondwaniennes connues, dont les ambres contemporains du Pérou et de Nouvelle Zélande.

Lors de sa première mention en 2010, le niveau à ambre a été faussement associé à la Formation grèseuse de l'Upper Sandstone, suggérant un âge crétacé du dépôt. Pourtant, les arthropodes observés dans les premiers échantillons d'ambre semblent alors grandement pré-dater leurs hypothétiques apparitions. La première description du contexte stratigraphique d'un affleurement d'ambre en Ethiopie, a permis de corriger cette première supposition stratigraphique en indiquant le dépôt du niveau argilo-sableux fossilifère entre deux niveaux basaltiques et non grèseux. Le niveau à ambre est donc bien déposé entre deux épisodes volcaniques cénozoïques, pré-oligocènes à miocènes, la Formation crétacée de l'Upper Sandstone ne semblant affleurer qu'un peu plus bas. En parallèle, l'analyse de nouveaux prélèvements sédimentaires et la révision de certaines détermination antérieures, ont finalement permis d'affiner l'estimation de l'âge du dépôt pour un âge miocène moyen (16-23 Ma). La description du contenu fossilifère de l'ambre corrobore cette fois-ci cette nouvelle datation avec la présence de lignée apparaissant à cette époque en Afrique ou ailleurs dans le monde.

Au sein de l'assemblage fossilisé dans l'ambre, plus d'une inclusion sur dix est d'origine végétale. Plusieurs fragments de macro-végétaux ont été inventoriés, provenant de structures différentes : feuilles, anthères, fleurs. Les micro-restes appartiennent à des cryptogames : bryophytes s.s. (mousses), hépatiques, ou lichens (ces derniers comptabilisés pour raisons pratiques comme végétaux bien que leur nature soit en réalité distincte). Les cryptogames ne sont pas fréquents dans l'ambre, les bryophytes en particulier sont rares et le genre *Isopterygium* observé dans l'ambre éthiopien n'était jusqu'ici connu que de l'ambre de Rovno (Ukraine, Eocène). Le fragment de lichen Lecanorales, détaché de l'arbre par la coulée de résine, est lui aussi peu fréquent dans le registre fossile puisqu'il s'agit du quatrième signalement de l'ordre dans l'ambre (trois gisements connus jusqu'ici) et du premier spécimen fossile connu en Afrique. Les inclusions d'hépatiques, bien que plus distribuées dans le registre fossile, sont regroupées sous une diversité de quatre nouvelles espèces, appartenant à trois genres différents, jusqu'alors retrouvés ensemble uniquement dans l'ambre de République Dominicaine.

En ce qui concerne l'écosystème d'arthropodes de l'ambre éthiopien, les modes de vie de la plupart des taxons peuvent avoir favorisé leur piégeage dans la résine (e.g. habitats, comportements grégaires) et constituer de ce fait un biais de représentation pour l'appréhension

de la biodiversité. Pour ces raisons, il est important de garder à l'esprit que les conclusions écologiques tirées de telles études sont représentatives d'une diversité des inclusions préservées mais diffère immanquablement de l'abondance réelle des organismes dans le milieu (cf. Solórzano Kraemer et *al.*, 2015).

L'ambre d'Ethiopie, représente la première occurrence afrotropicale fossile pour plusieurs taxons (e.g. *Isopterygium*, *Melissotarsus, Rhopalomastix, Trichomyrmex, Allodia*, *Glyptotermes*). La nature inédite de ces signalements en font de nouveaux points de calibrations essentiels pour de futures analyses évolutives biogéographiques, permettant de mieux connaître et appréhender l'histoire de ces lignées, manquant par ailleurs souvent de précisions à l'échelle du continent africain.

L'entomofaune préservée dans l'ambre miocène d'Ethiopie, associée aux composants floristiques de l'écosystèmes, illustre un environnement forestier humide sous climat tropical à subtropical. La flore arborescente décrite par les assemblages palynologiques et l'ambre lui-même indique une dominance d'angiospermes, dont le genre *Hymenaea* (Fabaceae), producteur majeur de résine, retrouvé aujourd'hui en forêts humides de région néotropicale et afrotropicale. La strate herbacée est quant à elle dominée par les fougères, indicatrices d'une zone inondée de type marais ou marécage. Enfin, le domaine aquatique proche, suggéré par de nombreux taxons, ainsi que par la nature des dépôts, semble témoigner d'un système lacustre sur les bords duquel se serait développée la forêt et son écosystème.

CHAPITRE IV

LES AMBRES D'AFRIQUE, TÉMOINS DE GRANDS CHANGEMENTS

I. L'ambre du Congo, à l'aube de grands changements

A. Les ambres gondwaniens crétacés

L'ambre du Congo est l'un des trois gisements crétacés connus en Afrique, avec l'ambre valanginien (Crétacé inférieur) d'Afrique du Sud et celui cénomanien (Crétacé supérieur) du Niger (cf. Chap.I, II.). Aucune bioinclusion n'a été décrite jusqu'ici pour ces deux derniers ambres, l'Aptien du Congo représente donc le premier et unique témoignage africain d'un écosystème crétacé dans la résine. Cette découverte est d'autant plus significative qu'il s'agit également de l'un des rares signalements gondwaniens mésozoïques connus aujourd'hui dans le monde (cf. Chap.I, III. Et Chap.II.).

De nombreux gisements laurasiens documentent la fin du Mésozoïque. Parmi ceux-ci peuvent être retenus plus particulièrement les ambres d'Espagne (Albien), du Taimyr (Sibérie, Albien-Cénomanien et Santonien), des Charentes (France, Albien-Cénomanien), du Canada (Campanien) ou encore du New-Jersey (Maastrichtien) (Fig.41). Le reflet gondwanien est quant à lui plus limité (Fig.41).

Au Liban et en Jordanie, des résines du Crétacé inférieur (Barrémien) ont pendant longtemps été considérées comme les plus anciennes occurrences d'ambre fossilifère au monde (Kaddumi, 2007 ; Maksoud & Azar, 2020). Depuis ces vingt dernières années des ambres pré-datent cependant ces signalements fossiles, avec quelques rares bioinclusions repérées dans les ambres du Trias supérieur d'Italie (micro-organismes et arthropodes), du Jurassique supérieur de Thaïlande (micro-algues), et du Crétacé inférieur (Berriasien-Barrémien) du Brésil (ciliophore) (e.g. Schmidt et al., 2006, 2012 ; Sidorchuk et al., 2015 ; Girard et al., 2020 ; Paiva & Carvalho, 2021). Ce sont néanmoins plusieurs centaines de gisements d'ambre qui sont décrits aujourd'hui au Liban (ca. 450), allant du Jurassique au Crétacé, et dont une vingtaine, du Crétacé inférieur, révèlent des fossiles d'arthropodes (Azar, 2007 ; Kirejtshuk & Azar, 2008 ; Kirejtshuk et al., 2009 ; Drohojowska & Szwedo, 2011a ; Maksoud & Azar, 2020 ; Maksoud et al., 2017, 2020, 2021a). A ces signalements s'ajoutent ceux de Syrie (e.g. Choufani et al., 2015). Les analyses chimiques de la composition des résines suggèrent une origine Araucariaceae, Podocarpaceae ou Cheriolepidiaceae des ambres (Nohra, 2015). Au vu du contexte stratigraphique, l'ensemble de ces occurrences est estimé barrémien, la stabilité constatée dans les entomofaunes décrites laissant suggérer une contemporanéité des différents dépôts (e.g. Azar et al., 2003 ; Maksoud et al., 2017, 2020). L'ambre du Liban demeure ainsi le plus ancien témoignage entomologique connu dans la résine à l'échelle du Gondwana.

Affleurant également au Proche-Orient, l'ambre de Jordanie est lui aussi daté de la fin du Crétacé inférieur : Barrémien (Kaddumi, 2007). La découverte d'une résine aptienne au Congo en Afrique vient pré dater cette occurrence, devenant alors le second ambre fossilifère gondwanien le plus ancien et celui de Jordanie, le troisième.

Contrairement aux gisements précédemment cités, déposés et préservés dans la partie nord du Gondwana, les occurrences du Crétacé supérieur (ou en transition Crétacé inférieur-Crétacé supérieur) sont connues du sud du Gondwana et correspondent donc à une province floristique différente (e.g. Dejax, 1987 ; Rasnitsyn & Öhm-Kühnle, 2018).

L'ambre du Myanmar, ou tout du moins les gisements du Crétacé moyen du Kachin, sont aujourd'hui les plus célèbres. La localisation actuelle de la Birmanie, l'associe géographiquement aux régions laurasiennes, et a pendant longtemps laissé s'interroger quant à son origine. Aujourd'hui, une meilleure appréhension de l'histoire du terrane ouest-birman (*West Burma Block*) permet de l'associer avec assurance à une origine gondwanienne (e.g. Zhang et al., 2018a ; Poinar, 2019 ; Westerweel et al., 2019 ; Licht et al., 2020). Daté du Crétacé moyen (Albien-Cénomanien), et d'origine probablement araucarienne, il s'agit de l'un des ambres les plus étudiés aujourd'hui dans le monde. Cela s'explique en partie par son importante exploitation dont résulte la disponibilité de quantités phénoménales d'ambre et une ample connaissance de la biodiversité de son contenu fossilifère.

S'il s'agit là des gisements fossilifères crétacés connus aujourd'hui, quelques occurrences faiblement à non fossilifères sont également rapportées, par exemple au Brésil pour le Crétacé inférieur, ou en Australasie et Nouvelle-Zélande, où, parmi des ambres datés du Trias au Néogène, quelques occurrences crétacées ont été mentionnées (e.g. Sonibare et al., 2014 ; Schmidt et al., 2018 ; Stilwell et al., 2020). Un ambre daté du Cénomanien à Turonien (Crétacé supérieur) affleure en Australie au sein des formations Flaxman et Waare du sud de l'état de la Victoria. Les inclusions y étant décrites se limitent à des micro-organismes. L'ambre turonien de Nouvelle Zélande, découvert dans les îles Chatham, correspond quant à lui à une résine araucarienne, fossilisée dans les canaux de l'arbre. Jamais exsudée, elle ne présente aucune bioinclusion indicatrice d'un écosystème environnant. Récemment, l'occurrence de résine, s'étant cette fois-ci écoulée hors des arbres, a été mise en évidence, mais depuis sa découverte, en 2015-2016, aucun spécimen d'arthropode n'en a encore été décrit (Thiel et al., 2016 ; Stilwell et al., 2020).



Figure 41 : Carte des gisements d'ambre fossilifères crétacés laurasiens : d'Espagne (Es), du Taimyr (Ta), des Charentes (Fr), du Canada (Ca) ou encore de New-Jersey (Ne) ; et gondwaniens : du Liban (Li), de Jordanie (Jo), du Congo (Co), du Myanmar (My).

B. Les affinités des entomofaunes crétacées

1. Une distribution crétacée globalement étendue

Au Crétacé, les super-continents Laurasia et Gondwana, géographiquement séparés enregistrent des écosystèmes distincts de provinces floristiques différentes. Du fait de l'ampleur du super-continent, des distinctions s'observent également au sein même du Gondwana. Nouvelle au sein de ces assemblages, on peut se demander si la diversité de l'entomofaune du Congo témoigne d'affinités avec certains de ces écosystèmes, ou est, au contraire, d'une nature autochtone bien marquée. Pour chaque taxon identifié au sein de l'ambre du Congo, sa présence dans d'autres ambres crétacés gondwaniens et laurasiens a été recherchée. Le tableau 3 synthétise les occurrences référencées.

La quasi totalité des classes, ordres, familles et genres, composant l'entomofaune du Congo se retrouvent dans les autres ambres gondwaniens du Liban, de Jordanie et du Myanmar (Tableau 3). Ces co-occurrences suggèrent une affinité particulière entre ces trois assemblages, pouvant provenir de leur origine gondwanienne commune. Ceci étant, les taxons se retrouvent en réalité tout aussi bien dans les ambres laurasiens (Tableau 3). Cette continuité de distribution ne permet pas de mettre en exergue une affinité exclusivement gondwanienne de l'assemblage du Congo, et indique plutôt une vaste distribution de ce type d'assemblage au cours du Crétacé.

Tableau 3: Occurrences, dans le registre fossile crétacé de l'ambre, des différents taxons composants l'entomofaune de l'ambre du Congo. Ambres gondwaniens : Li = Liban (Crétacé inf., Barrémien) ; Jo = Jordanie (Crétacé inf., Barrémien) ; My = Myanmar (Crétacé sup., Albien-Cénomanien) ; ambres laurasiens : Es = Espagne (Crétacé inf., Albien) ; Ta = Taimyr, Sibérie (Crétacé inf-sup, Albien-Cénomanien, Santonien) ; Fr = Charentes, France (Crétacé sup., Albien-Cénomanien) ; Ca = Canada (Crétacé sup., Campanien) ; Ne = New Jersey, Etats-Unis (Crétacé sup., Maastrichtien) (données d'après Paleobiodiversity Database, https://paleobiodb.org/#/ ; Penney, 2010 ; Maksoud & Azar, 2020) :

Assemblage aptien du Congo		Registre fossile gondwanien	Registre fossile laurasien
Acari		Li, Jo, My	Es, Fr, Ne
	Oribatida	Li, My	Es
	Oribatida, Gustavioidea		
	Prostigmata	My	Es, Fr, Ca
	Prostigmata, Anystoidea		
Opiliones		My	Es, Fr
Coleoptera		Li, Jo, My	Es, Ta, Fr, Ne
Diptera		Li, Jo, My	Es, Ta, Fr, Ca, Ne
	Anisopodidae	My	Ca
	Ceratopogonidae	Li, Jo, My	Es, Ta, Fr, Ca, Ne
	Ceratopogonidae, *Lebanoculicoides*	Li	Es
	Ceratopogonidae, *Leptoconops*	Li, My	Es, Ta, Fr, Ca, Ne
	Chironomidae	Li, Jo, My	Fr, Ta, Ca
	Mycetophilidae	Jo, My	Es, Ca, Ne
Hemiptera		Li, Jo, My	Es, Ta, Fr, Ca, Ne
	Aleyrodidae	Li, Jo, My	
Hymenoptera		Li, Jo, My	Es, Ta, Fr, Ca, Ne
	Evaniidae	Li, Jo, My	Es, Ta, Fr, Ne
	Evaniidae, *Cretevania*	Li, Jo, My	Es, Ta
	Scelionidae	Li, Jo, My	Es, Ca, Ne
	Scelionidae, Scelioninae	Li	Ca
Psocoptera		Li, Jo, My	Es, Ta, Fr, Ne

2. Les premières traces d'affinité arabo-africaine

Il est à présent nécessaire de rappeler que les déterminations réalisées jusqu'ici sont globalement limitées, restreintes en nombre, et que peu de genres ont été définis. Puisque les familles décrites semblent communes et largement distribuées à la fin du Mésozoïque, seules des données de niveau générique pourraient permettre de distinguer des éléments autochtones ou gondwaniens dans l'assemblage du Congo. Actuellement trois genres ont été décrits : *Lebanoculicoides* et *Leptoconops* (Diptera, Ceratopogonidae), et *Cretevania* (Hymenoptera,

Evaniidae). Seuls les ambres du Liban et d'Espagne partagent, avec l'ambre du Congo, la co-occurrence des trois taxons.

A l'Aptien, le Gondwana est à l'aube de sa dislocation : le super-continent commence à se séparer en plusieurs blocs (Guiraud et al.,1992) (Fig.42). Les faunes et flores du Proche-Orient (Liban et Jordanie), faisant partie du bloc arabo-africain, sont alors les seules à garder une position géographique privilégiée avec celles d'Afrique (Maksoud & Azar, 2021) (Fig.42). Les écosystèmes évoluant selon un contexte tectonique et climatique similaire, ce rapprochement suggère de plus fortes affinités entre les assemblages fossiles d'Afrique et ceux du Proche-Orient. Si l'on compare les paléoenvironnements, associés aux dépôts d'ambre fossilifères au Crétacé inférieur, au Congo, au Liban et en Jordanie, on retrouve en effet des forêts de conifères à système fluviatile, d'un climat chaud et globalement humide, avec quelques taxons xérophytes indiquant une aridité plus ou moins saisonnière (Barale & Azar, 2004 ; Azar2007 ; Maksoud & Azar, 2020 ; Maksoud et al., 2017, 2019, 2020, 2021b). En ce qui concerne l'entomofaune, à l'exception d'acariens et de la famille de diptères Anisopodidae, les composants de l'assemblage aptien congolais sont également présents dans ceux barrémien du Liban puis albien de Jordanie (cf. Tableau 3). Ces affinités pourraient ainsi être liées à une origine commune arabo-africaine, ou plus globalement gondwanienne des écosystèmes.

Dans l'ambre laurasien d'Espagne, la grande majorité des arthropodes composants l'assemblage de l'ambre du Congo sont également retrouvés. L'espèce *Leptoconops* représentée dans l'Aptien d'Afrique peut d'ailleurs être davantage rapprochée de l'espèce décrite dans l'ambre d'Espagne : *L. zherikhini* Szadziewski & Arillo, 2003, que de celles de l'ambre libanais : *L. antiquus* Borkent, 2001 et *L. amplificatus* Borkent, 2001. En dépit de la localisation de l'Espagne au sein du Laurasia au Crétacé, les affinités constatées entre les écosystèmes peuvent, là encore, traduire une origine gondwanienne de certains composants. A la fin du Crétacé inférieur, l'Espagne se trouve très proche de la côte nord-ouest africaine (e.g. Cao et al., 2017) et, avec l'extension des milieux favorables, des déplacements ont pu avoir lieu, d'un super-continent à l'autre (Fig.42). Les affinités d'assemblage, partagées par les écosystèmes barrémiens du Proche-Orient, corroborent la possibilité d'une telle dispersion des faunes, en parallèle de l'expansion des forêts côtières chaudes et humides (à semi-arides) à la fin du Crétacé inférieur.

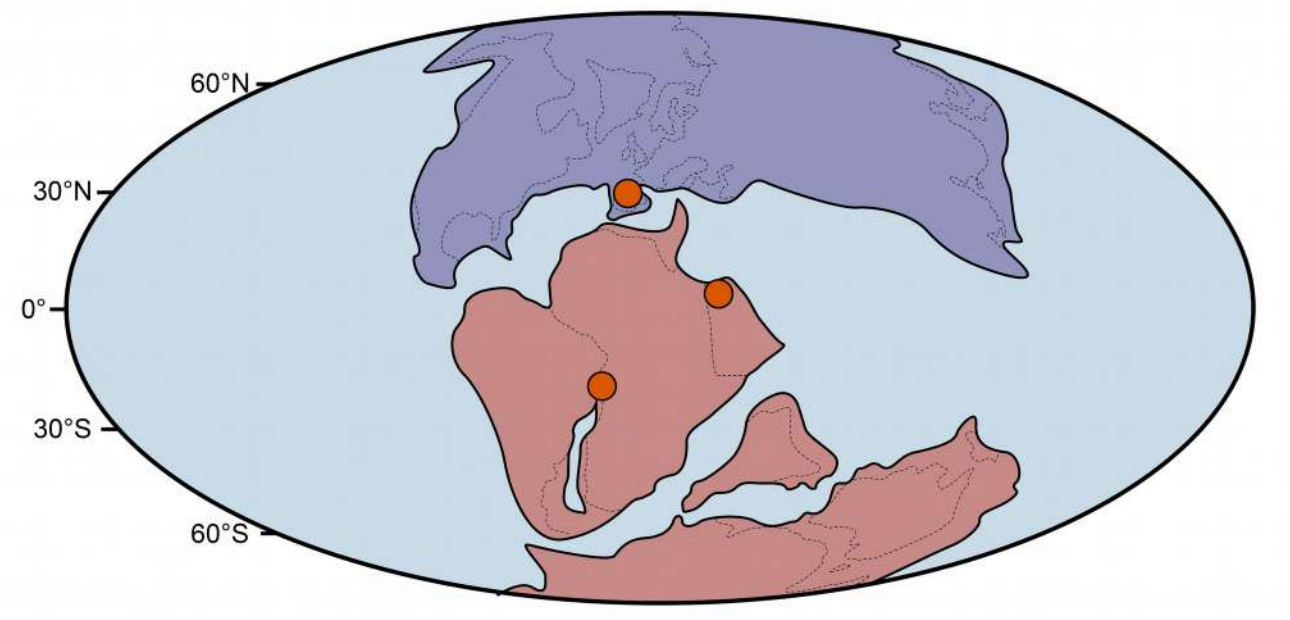


Figure 42 : Carte du Gondwana (rouge) et Laurasia (bleu) à l'Aptien (d'après Seton et al., 2012). Les points rouges positionnent les écosystèmes des ambres, de plus basse à plus haute latitude, du Congo (Afrique), Liban et Jordanie (Proche Orient) et Espagne (Europe).

C. Les ambres du Congo et du Brésil, comparaison illustratrice de l'ouverture de l'Atlantique Sud

Non mentionné lors de l'étude précédente, un ambre gondwanien affleure dans le Crétacé inférieur du Brésil (Berriasien-Barrémien à Aptien) (e.g. Paiva & Carvalho, 2021). En dehors de ciliophores très récemment mentionnés par Paiva & Carvalho (2021), aucune bioinclusion n'a pour le moment été décrite. Cet ambre sud-américain présente néanmoins un grand intérêt comparatif pour l'étude du contexte tectonique et environnemental de l'ambre du Congo.

L'ambre du Brésil affleure en plusieurs localités : la formation d'Alter do Chão (ambre Amazonas), la formation de Crato (ambre Araripe) et la formation Maracangalha (ambre Recôncavo) (Seyfullah et al., 2020) (Fig.43). Tout comme l'ambre du Congo, le producteur présumé de la résine est un conifère, possiblement Cheirolepidiaceae (cf. Chap.II, V.B.) (Pereira et al., 2020 ; Seyfullah et al., 2020).

Au sein du super-continent Gondwana, la côte est de l'Amérique du Sud et celle ouest-africaine sont en contact. Au Crétacé inférieur, les deux croûtes continentales commencent à s'éloigner et l'environnement brésilien, et son reflet au Congo, sont alors au premier plan de la dislocation du super-continent. Les bassins se formant des deux côtés de la zone de rift (Fig.43) enregistrent la succession de dépôts, narrant l'évolution de la zone, et ont fait l'objet de

nombreuses études sédimentologiques, en partie en raison de leur intérêt pour les compagnies pétrolières (e.g. Valença et al., 2003 ; Brownfield & Charpentier, 2006 ; Anka et al., 2009 ; Kadima et al., 2011 ; Poropat & Colin, 2012 ; Chaboureau et al., 2013 ; Delhaye-Prat et al., 2016 ; Kebi-Tsoumou, 2018). Les connaissances sédimentologiques, dont les analyses des assemblages de palynomorphes (e.g. Dejax, 1987 ; Salard-Cheboldaeff & Dejax, 1991) ou ostracodes (e.g. Arai, 2009 ; Antonietto, 2010), offrent un aperçu d'environnements similaires et évoluant en parallèle dans le temps.

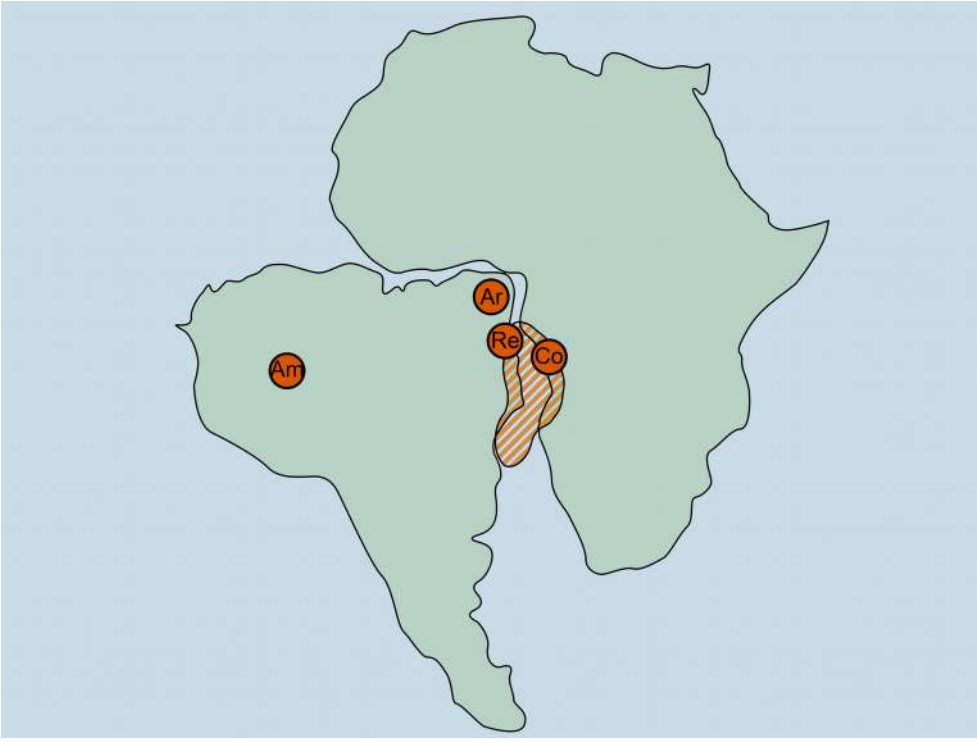


Figure 43 : Carte de l'Afrique et de l'Amérique du Sud, à l'Aptien, avec indication des bassins côtiers de rift (zone hachurée) enregistrant l'ouverture de l'océan Atlantique Sud (positionnement d'après Kebi-Tsoumou, 2018). Les gisements d'ambre crétacés sont représentés par les points rouges : Congo (Co), Amazonas (Am), Araripe (Ar) et Recôncavo (Re).

Au début du Crétacé, le Congo et le Brésil sont localisés au centre du Gondwana, et forment un bassin intracratonique qui enregistre des dépôts continentaux lacustres de pré-rift (Fig.44). A l'Aptien, des ostracodes et dinoflagellés, jusqu'ici absents, apparaissent dans les couches sédimentaires lacustres. Les bassins du Congo et du Brésil, n'enregistrant jusqu'alors que des dépôts purement continentaux, commencent à témoigner d'une influence marine dans le milieu (Fig.44). Cette transition correspond au passage du stade de pré-rift à rift et c'est dans ces niveaux que les résines fossiles se sont déposées. La transgression se poursuit et le milieu de dépôt est couvert d'apports sédimentaires marins (Fig.44). A la fin de l'Aptien, des niveaux évaporitiques se forment, comme au sein de la Formation de Loémé dans le bassin du Congo (Fig.44).

L'ouverture du milieu marin, entre les croûtes continentales étirées d'Afrique de l'Ouest et d'Amérique du Sud, se poursuit au Crétacé supérieur, formant peu à peu l'actuel océan Atlantique Sud. Le développement des forêts, à l'origine des ambres du Congo et du Brésil, correspond à cette transition environnementale, passage d'un contexte intracontinental à celui de bordure côtière, et les écosystèmes fossilisés sont les témoins d'une phase aptienne de l'évolution du rift ouest africain.

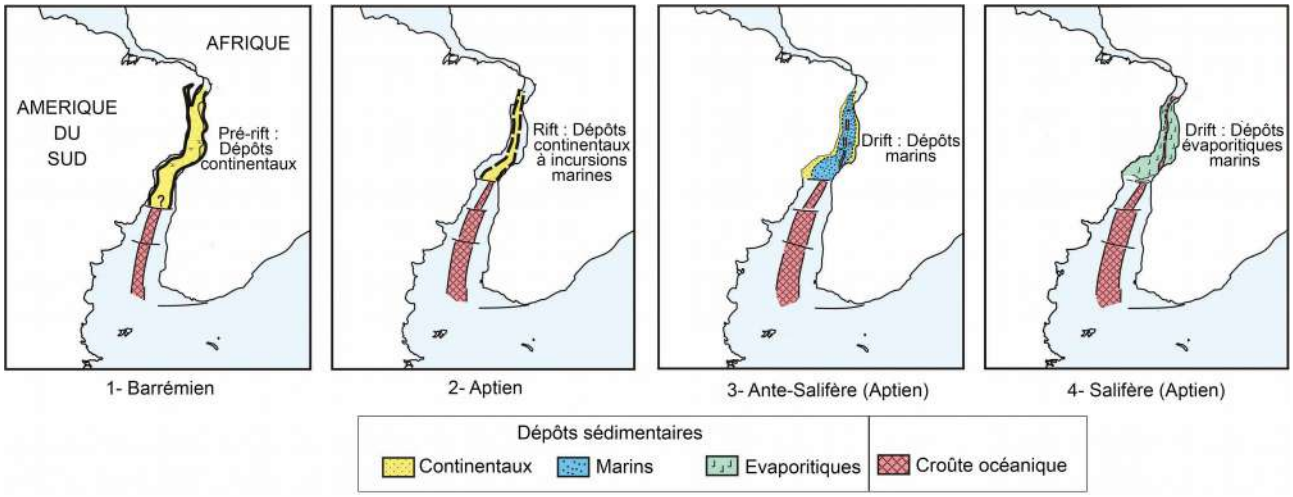


Figure 44 : Evolution des dépôts enregistrés dans les bassins de la côte ouest-africaine et est sud-américaine : les apports jusqu'alors continentaux enregistrent petit à petit une influence marine, en parallèle de l'avancement du rift et de l'ouverture de l'Océan Atlantique Sud (d'après Arai, 2009).

II. Les conséquences environnementales de la dislocation du Gondwana

A. L'évolution climatique

L'évolution des configurations des terres émergées, qui accompagne la dislocation des super-continents Gondwana et Laurasia, a pour impact un changement des conditions climatiques : passant au cours du Crétacé d'un climat global aride, à semi-aride, à un climat humide (Chaboureau et al., 2014). Cette évolution des conditions d'humidité se traduit par une hausse globale du régime des précipitations au cours du Mésozoïque.

Du Trias au Jurassique, le climat global sec est relativement stable, bien que Chaboureau et al. (2014) notent déjà une augmentation du régime des précipitations due à la dislocation de la Pangée. Le véritable passage d'un climat aride à humide s'observe au Crétacé avec un maximum du régime de précipitations au Crétacé supérieur (Cénomanien) (Salard-Cheboldaeff & Dejax, 1991 ; Bobe, 2006 ; Chaboureau et al., 2014). La dislocation de Laurasia et Gondwana induit une réduction de l'étendue des terres émergées, par subdivision en plusieurs masses continentales moins vastes. Les masses d'air humide se déplaçant des côtes vers l'intérieur des continents (source océanique), les zones côtières sont les plus soumises aux précipitations. En revanche, les zones les plus reculées présentent des conditions arides à semi-arides, car les masses d'air humide sont nettement amoindries, voire s'épuisent, avant d'atteindre le centre du continent (Chaboureau et al., 2014). Après la dislocation des super-continents, les étendues continentales sont moins vastes et les zones côtières plus nombreuses, ce qui renforce l'influence océanique et résulte en une hausse globale du régime de précipitations (Salard-Cheboldaeff & Dejax, 1991 ; Bobe, 2006 ; Chaboureau et al., 2014). L'humidité atmosphérique couvrant la majeure partie de terres émergées, les zones intracontinentales arides s'amenuisent.

B. L'évolution des paysages

En parallèle de la mise en place de ce climat global plus humide, les flores fossiles reflètent la réduction des étendues arides, au profit de l'expansion de forêts verdoyantes (Chaboureau et al., 2014). Les quelques zones de bordures de lacs, qui abritent des écosystèmes de forêts humides au Crétacé inférieur, s'étendent dès l'Aptien avec le développement des systèmes lacustres (ouverture des domaines océaniques) (Dejax, 1987 ; Salard-Cheboldaeff & Dejax, 1991 ; Giresse, 2005).

En raison de sa position intracontinentale au début du Crétacé, le bassin du Congo est particulièrement représentatif de l'impact environnemental qu'a pu avoir la dislocation du Gondwana. Son éloignement du domaine océanique le soumettait à un climat sec et des flores attestent d'une occupation centrée autour de zones privilégiées de bord d'eau, maintenant une certaine humidité du milieu (Bamford & Corbett, 1994, 1995 ; Gomez et al., 2002). Avec l'ouverture de l'Atlantique Sud, le Congo occupe une position côtière et ces habitats privilégiés s'étendent (Dejax, 1987 ; Salard-Cheboldaeff & Dejax, 1991). Cette transition, tout juste initiée à l'Aptien, est déjà visible dans la flore associée au dépôt d'ambre du Congo, avec des Ptéridophytes et Cicadophytes de zones humides, au sein d'un assemblage encore dominé par des taxons de climat sec (xériques) tels que Cheiropidiaceae (Dejax, 1987 ; Salard-Cheboldaeff & Dejax, 1991). Par la suite, les gisements cénozoïques dans l'Eocène du Nigéria et le Miocène d'Ethiopie témoignent de résultats de l'expansion des forêts marécageuses tropicales à la fin du Crétacé (Bankole et al., 2014 ; Ikegwuonu & Umeji, 2016 ; Ola & Adeoti, 2017).

III. Du Crétacé au Cénozoïque, de nouveaux écosystèmes

A. L'essor des angiospermes

1. L'apparition des angiospermes dans les flores

Les modifications environnementales ont impacté les compositions des écosystèmes et notamment des flores, avec le développement des plantes à fleurs, s'épanouissant en milieu humide, au détriment des gymnospermes (Chaboureau et al., 2014 ; Herendeen et al., 2017).

Les premières flores à angiospermes sont véritablement détectées au Crétacé, à partir du Barrémien-Aptien (130-110 Ma), mais l'origine de la lignée est plus ancienne encore. Les indices fossiles ne remontent pour le moment pas plus loin qu'au Crétacé inférieur : les plus anciens fossiles avérés sont des grains de pollen, décrits dans des dépôts valanginiens à hautériviens (139-131 Ma) (e.g. Italie, Israël) (Brenner, 1996 ; Ren, 1998 ; Doyle, 2012 ; Li et al., 2019). Plusieurs fossiles pré-crétacés ont été suggérés mais leur appartenance à la lignée n'a pu être démontrée (Peris, 2020 ; Peris et al., 2020). En revanche, des analyses moléculaires estiment une origine jurassique des plantes à fleurs (180-140 Ma), voire une discrète apparition plus ancienne encore (Wikström et al., 2001 ; Zeng et al., 2014 ; Herendeen et al., 2017 ; Peris et al., 2017). Cette apparition, antérieure à la dislocation de la Pangée, concorde avec l'évolution parallèle des angiospermes sur les continents Gondwana et Laurasia (Coiffard et al., 2012).

Quoi qu'il en soit, les premières angiospermes sont discrètes : peu nombreuses et limitées à des arbustes ou des formes aquatiques, telles que les Nymphaeaceae (Doyle, 2012 ; Coiffard et al., 2012 ; Chaboureau et al., 2014 ; Herendeen et al., 2017). Leur présence se fait plus visible au Crétacé inférieur, bien que demeurant anecdotique dans des flores dominées par les gymnospermes (Chaboureau et al., 2014). L'écosystème du Congo héberge par exemple quelques premières plantes à fleurs, à l'image des flores du Gabon, de Tunisie, d'Egypte et du Brésil (Dejax, 1987 ; Salard-Cheboldaeff & Dejax, 1991 ; Chaboureau et al., 2014).

2. L'expansion et la diversification des angiospermes à la fin du Mésozoïque

L'expansion des angiospermes au cours du Crétacé est surprenante. Dans le registre fossile, les occurrences avérées sont tout d'abord limitées aux environnements propices (principalement en zone équatoriale), mais apparaissent, dès le Crétacé supérieur, plus nombreuses, et dispersées sur de plus vastes latitudes (Coiffard et al., 2012 ; Chaboureau et al.,

2014). Cette expansion latitudinale dans la distribution des angiospermes suit celle des biomes détaillée plus tôt (cf. II.) et est corrélée à une diversification des milieux occupés (Coiffard et al., 2012 ; Chaboureau et al., 2014). Du Barrémien à Albien (130-100Ma), les milieux propices, ou niches écologiques, sont limités aux zones humides, incluant les bords de lacs et de rivières (Coiffard et al., 2012 ; Chaboureau et al., 2014). Mais à la fin du Crétacé (Cénomanien-Campanien, 100-85Ma), des angiospermes sont retrouvées dans des milieux jusqu'alors peu occupés, tels que les forêts marécageuses s'étant particulièrement étendues grâce à l'optimum du régime de précipitations (Coiffard et al., 2012 ; Chaboureau et al., 2014).

Liée à cette expansion, la diversification et la dominance écologique des angiospermes est exceptionnellement rapide. Dans le bassin du Congo, celle-ci est illustrée dans la succession d'assemblages palynologiques (Dejax, 1987 ; Salard-Cheboldaeff & Dejax, 1991). On constate les premières traces d'angiospermes à l'Aptien, rapidement suivies par une diversification nettement visible dès l'Albien. Celle-ci conduit dès le Cénomanien au remplacement de la flore jusqu'alors majoritairement gymnospermienne (Cheirolepidiaceae dominant dans la flore aptienne, absent des assemblages turoniens), l'Afrique ne comptant plus qu'une diversité réduite de gymnospermes à la fin du Mésozoïque (Le Gall & Nel, 2013).

D'après Peris et al. (2020), la dominance des plantes à fleurs pourrait s'observer dans certaines flores avant même la fin du Crétacé inférieur (Albien). Dans tous les cas, les angiospermes constitueraient 50 à 80 % des flores dès la fin du Crétacé (estimation par Lidgard & Crane (1990) basée sur les indices de palynomorphes et macrofossiles), avec l'apparition de nouvelles lignées telle que celle des Fabacées *Hymenaea*, à l'origine d'un grand nombre d'ambres cénozoïques et de copals en Afrique et Amérique (McCoy et al., 2017).

B. L'interaction plantes-arthropodes

L'adaptation et le développement rapide des angiospermes dans la majorité des milieux à la fin du Mésozoïque-début Cénozoïque semble également avoir bénéficié de multiples facteurs stimulants, dont l'un des plus étudiés : l'interaction plantes-insectes (Grimaldi, 1999 ; Crepet, 2008 ; Augusto et al., 2014 ; Peris et al., 2020). Pour définir les modalités de cette relation souvent mutualiste, dans les anciens écosystèmes, l'ambre est un matériel d'intérêt puisque la plupart des inclusions sont des organismes qui se développaient à proximité ou directement sur l'arbre producteur, donc susceptibles d'être présents du fait de leur interaction avec l'arbre. Le comportement des arthropodes a pu avoir des conséquences positives comme négatives sur l'arbre, favorisant par exemple son développement et sa dispersion, ou bien provoquant des dégradations. Ces interactions ont toutes pu stimuler la mise en place d'adaptations de l'arbre, et favoriser son développement au sein de l'écosystème.

1. L'exemple de la pollinisation

Les angiospermes et gymnospermes arborescentes présentent aujourd'hui plusieurs modes de pollinisation, souvent cumulés, favorisant la reproduction des individus. L'anémogamie, ou pollinisation par le vent, est actuellement majoritaire chez les gymnospermes (conifères principalement), tandis que la pollinisation de 85 % des angiospermes passe par un vecteur pollinisateur animal (zoogamie), dont les insectes (entomogamie) (Peris et al., 2017, 2020). La pollinisation est l'un des exemples d'interaction angiospermes-insectes les plus connus et est soupçonné d'avoir jouer un rôle primordial lors de l'émergence des plantes à fleurs, puis dans leur expansion et diversification (Grimaldi, 1999 ; Crepet, 2008 ; Peris et al., 2020).

Dans les ambres d'Afrique, bien qu'aucune association insecte-pollen n'ait été repérée, la présence de certains taxons peut illustrer l'évolution des interactions de pollinisation. La flore aptienne du Congo (strate arborée) est presque exclusivement composée de gymnospermes. Des spécimens Diptera et Coleoptera y sont piégés dans la résine, probablement du fait de leur présence sur les arbres producteurs Cheirolepidiaceae ou Araucariaceae. Ces taxons font partie des premiers insectes pollinisateurs, ayant interagi avec les gymnospermes, possiblement dès la fin du Paléozoïque, avant de jouer un rôle dans la reproduction et dans la dispersion des premières angiospermes (Grimaldi, 1999 ; Labandeira, 2007 ; Crepet, 2008 ; Peris et al., 2017). Les coléoptères Scarabaeoidea, Tenebrionoidea, Curculionoidea ou encore Chrysomeloidea, par exemple, sont tout d'abord retrouvés en association avec des gymnospermes, puis, dès le début

du Crétacé, une activité généraliste est suggérée par de possibles associations avec les premières angiospermes (e.g. coléoptères Kateretidae et nénuphars Nymphaeaceae au Valanginien-Aptien) (Peris et al., 2017 ; Bao & Walczynska, 2018). Cette association est d'ailleurs concordante avec le rôle des représentants actuels dans la pollinisation de certaines lignées basales d'angiospermes (Peris et al., 2017 ; Bao & Walczynska, 2018).

Ainsi, le scénario évolutif pressenti actuellement serait le développement des premières angiospermes dans les milieux avec l'aide d'une pollinisation, probablement par couplage d'une dispersion du pollen par le vent ou l'eau, et par des insectes jusqu'alors associés aux gymnospermes (Bao & Walczynska, 2018 ; Peris, 2020 ; Peris et al., 2017, 2020). Par la suite, les plantes et insectes associés ont pu coévoluer plus étroitement (Peris, 2020). La trop faible co-occurrence de taxons dans les ambres du Congo et d'Ethiopie ne permet pas de comparer les représentants de l'Aptien et ceux du Miocène ; cependant, les compositions taxinomiques observées restent cohérentes, avec des pollinisateurs généralistes au Crétacé, puis des plus diversifiés et plus spécifiques aux plantes à fleurs au Cénozoïque, incluant les lignées de pollinisateurs modernes.

En gardant l'exemple des premiers coléoptères transporteurs de pollen, il est intéressant de noter la présence, dans l'ambre miocène d'Ethiopie, de la sous-famille Curculionoidea et notamment la famille Mordellidae. Les représentants de cette dernière, tout d'abord pollinisateurs de gymnospermes, présentent une activité généraliste au Crétacé, avant de se spécialiser dans la pollinisation des angiospermes (Lawrence & Ślipiński, 2010 ; Bao et al., 2018, 2019 ; Peris, 2020 ; Peris et al., 2020). La présence de représentants dans la résine d'Ethiopie pourrait ainsi être liée à une interaction entre le coléoptère et *Hymenaea.*

Lorsque l'on parle d'insectes pollinisateurs d'angiospermes, les hyménoptères : abeilles, guêpes et fourmis, sont souvent les premiers à venir à l'esprit, du fait de leur activité aujourd'hui bien connue et fréquemment observée dans la nature. Dans l'ambre d'Ethiopie, les fourmis sont particulièrement nombreuses, au point de dominer l'assemblage d'arthropodes. Une telle abondance et diversité, à proximité de l'arbre producteur, pourrait là encore laisser envisager que des interactions privilégiées aient pu exister. Les abeilles, bien que moins fréquentes, étaient également présentes dans la flore angiosperme tropicale miocène. Parmi les pollinisateurs majeurs actuels, Apoidea est un modèle de coévolution (Grimaldi, 1999 ; Cardinal & Danforth, 2013 ; Peris et al., 2017). L'origine de la super-famille semble remonter au Crétacé inférieur, aux environs de 113 à 132 Ma, et la radiation des clades majeurs au Crétacé moyen-supérieur (à partir de l'Albien), en parallèle de l'expansion continentale des plantes à fleurs (Grimaldi, 1999 ; Crepet

et al., 2004 ; Cardinal & Danforth, 2013). De façon plus concrète, dès le Crétacé, le développement de caractères structurels complémentaires, et favorisant l'activité pollinisatrice, s'observe sur les acteurs de l'interaction : le corps de certaines abeilles est par exemple couvert de poils, et les grains de pollens d'angiospermes développent des propriétés collantes (« pollen clumping »), ce qui en favorise l'attache (Sargent & Otto, 2004 ; Peris et al., 2020).

2. Exemples d'exploitation des ressources végétales

Le transport de grain de pollens n'est pas toujours dû à un accrochage fortuit et involontaire de la part du vecteur. Certains insectes récoltent le pollen pour leur alimentation ou celle des jeunes (pollinivorie). C'est le cas par exemple des thysanoptères, ou encore des abeilles, dont certaines possèdent une corbicula, une structure en panier s'étant développé sur le tibia de la patte arrière et permettant de déplacer le pollen récolté (Peñalver et al., 2012 ; Wappler et al., 2015). Cette structure est d'ailleurs visible sur le spécimen mentionné dans l'ambre d'Ethiopie et témoigne d'une activité de visite bien que des grains de pollen ne soient pas observés. Les abeilles collectent également la résine produite au niveau de la fleur. Cette ressource n'a cette fois pas un but alimentaire mais présente un intérêt pour la construction de nid ou pour ses propriétés antimicrobiennes (Cardinal & Danforth, 2013 ; Peris et al., 2017). Plusieurs familles de diptères consomment également le nectar des fleurs (nectarivorie). C'est le cas des Chironomidae ou des Psychodidae, identifiés dans l'ambre d'Ethiopie, (Labandeira, 2005).

Les interactions entre la fleurs et les insectes visiteurs ont découlé, au cours de leurs évolutions respectives, en la sélection d'adaptations et co-adaptations spécifiques, telles que, chez la plante, le développement de la morphologie florale et des structures de production de résine, et le développement des pièces buccales des insectes (e.g. ambre turonien de New Jersey, USA) (Crepet & Nixon, 1998 ; Labandeira, 2005, 2006 ; Cardinal & Danforth, 2013 ; Peris et al., 2017, 2020).

IV. L'ambre d'Ethiopie et les évolutions biogéographiques au Cénozoïque

A. L'ambre d'Ethiopie et les autres ambres miocènes

Au sein des divers gisements d'ambre cénozoïques, le Miocène est une période particulièrement bien représentée. L'ambre d'Ethiopie rejoint ainsi l'ensemble des ceux déjà connus en Europe (e.g. Bitterfeld, Sicile), en Asie (e.g. Sumatra, Zhangpu, Bornéo en Malaisie), en Amérique du Sud (e.g. Pérou, République Dominicaine, Mexique) et en Nouvelle-Zélande (Fig.45). Comme cela a pu être fait précédemment pour les inclusions de l'ambre du Congo, la distribution au Miocène des composants de l'assemblage éthiopien est étudiée au travers des occurrences dans les différents ambres listés. Les tableaux 4 et 5 indiquent les occurrences dans les ambres miocènes de chaque taxon déterminé dans l'ambre éthiopien.

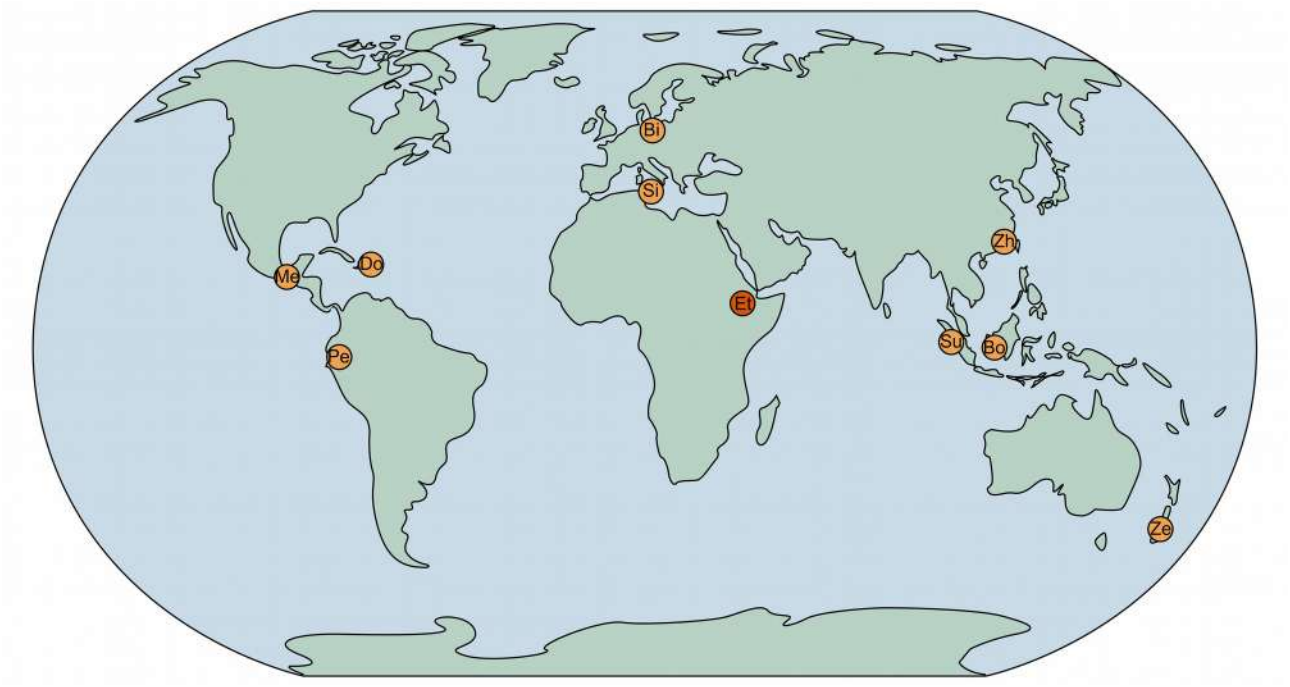


Figure 45 : Carte des gisements d'ambres fossilifères miocènes : de Bitterfeld (Bi), de Sicile(Si), de Sumatra (Su), de Zhangpu (Zh), de Bornéo (Bo), de Nouvelle-Zélande (Ze), du Mexique (Me), de République Dominicaine (Do), du Pérou (Pe), et d'Ethiopie (Et).

Si l'on s'intéresse tout d'abord à la présence des ordre de l'assemblage d'Ethiopie dans les autres registres, on constate un déséquilibre de représentation entre les ambres de Bitterfeld, Zhangpu, République Dominicaine, Mexique et Nouvelle-Zélande, pour lesquels la majorité des ordres sont retrouvés, et les ambres de Sumatra, Pérou, Bornéo et Sicile, présentant à l'inverse seulement quelques correspondances (Tableau 4). Ce premier constat illustre le fait que certains ambres sont moins fossilifères, ou bien définis par un moins grand nombre d'inclusions, et leur biodiversité est donc moins connue que pour d'autres assemblages. Une étude comparative, les

confrontant à des registres constitués par un nombre plus important d'inclusions, n'est donc que peu significative. Ceci étant, des inventaires plus complets de certaines familles ou certains genres peuvent apporter des données significatives à l'échelle d'études plus ciblées.

Ce premier aperçu (Tableau 4) nous permet d'appréhender les ordres les plus représentés dans le registre et donc ceux pour lesquels une analyse plus précise (au rang de familles) peut être envisagée. Quatre ordres sont représentés par au moins six ambres différents (soit deux tiers des ambres considérés) : Coleoptera, Diptera, Hemiptera et Hymenoptera. Ce sont donc sur les représentations des familles au sein de ces ordres-ci, que l'on va à présent se pencher (Tableau 5).

Tableau 4 : Occurrences, dans le registre fossile miocène de l'ambre, des différents ordres composant l'entomofaune de l'ambre d'Ethiopie : Bi = Bitterfeld, Allemagne (Oligo-Miocène) ; Su = Sumatra, Indonésie (Miocène) ; Zh = Zhangpu, Chine (Miocène) ; Pe = Perou (Miocène) ; Bo = Bornéo, Malaisie (Miocène) ; Do = République Dominicaine (début Miocène) ; Me = Mexique (début Miocène) ; Si = Sicile, Italie (fin Miocène) ; Ze=Nouvelle Zélande (fin Miocène) (données d'après Paleobiodiversity Database, https://paleobiodb.org/#/ ; Antoine et al., 2006 ; Penney, 2010 ; Schmidt et al., 2018 ; Wang et al., 2021):

Assemblage Et	Registre fossile miocène
Acari	Zh, Do, Me, Ze
Araneae	Bi, Zh, Do, Me, Ze
Coleoptera	Bi, Su, Zh, Pe, Do, Me, Si, Ze
Collembola	Zh, Pe, Do, Me, Ze
Diptera	Bi, Su, Zh, Pe, Do, Me, Ze
Hemiptera	Bi, Zh, Pe, Bo, Do, Ze
Hymenoptera	Bi, Su, Zh, Pe, Bo, Do, Me, Si, Ze
Isoptera	Do, Me
Lepidoptera	Do, Me, Ze
Psocoptera	Bi, Pe, Do, Me, Ze
Thysanoptera	Bi, Do
Trichoptera	Bi, Pe, Do, Me

La composition de l'assemblage des hyménoptères Formicidae est plus précise, grâce à de plus nombreuses déterminations de genres, ce qui permet d'y rechercher des affinités (Tableau 5). Les six sous-familles composant l'assemblage éthiopien se retrouvent en totalité dans l'ambre de Bitterfeld, avec quatre genres en commun, en quasi totalité (à l'exception de Ponerinae) dans l'ambre de République Dominicaine, avec deux genres en commun, et aux deux tiers dans les ambres du Mexique, de Sicile et de Zhangpu. Cette dernière affinité avec l'ambre de Chine est surtout remarquée par la présence de mêmes genres pour chacune des quatre sous-familles communes.

Ces constatations ne permettent cependant pas réellement de déduire de véritables degrés de similitude entre les différents ambres, puisque la quantité d'informations et de matériel pris en compte varie de nouveau d'un gisement à l'autre. Grâce à certaines publications, telles que celle de Wang et al. (2021) sur l'ambre de Zhangpu, ou bien celle de Solórzano Kraemer (2007) sur l'ambre mexicain, la diversité de certains assemblages est appréhendée avec plus de précision et de façon plus exhaustive que pour d'autres, et des correspondances sont donc plus facilement suggérées entre les inventaires.

Tableau 5 : Occurrences, dans le registre fossile miocène de l'ambre, des différentes familles composant les assemblages Coleoptera, Diptera, Hemiptera et Hymenoptera de l'ambre d'Ethiopie : Bi = Bitterfeld, Allemagne (Oligo-Miocène) ; Su = Sumatra, Indonésie (Miocène) ; Zh = Zhangpu, Chine (Miocène) ; Pe = Perou (Miocène) ; Bo = Bornéo, Malaisie (Miocène) ; Do = République Dominicaine (début Miocène) ; Me = Mexique (début Miocène) ; Si = Sicile, Italie (fin Miocène) ; Ze=Nouvelle Zélande (fin Miocène) (données d'après Paleobiodiversity Database, https://paleobiodb.org/#/ ; Antoine et al., 2006 ; Penney, 2010 ; Schmidt et al., 2018 ; Wang et al., 2021):

Assemblage Et	Registre fossile miocène
Coleoptera	Bi, Su, Zh, Pe, Do, Me, Si, Ze
Curculionidae	Bi, Su, Do, Me, Si
Curculionidae, Scolytinae	Su, Do
Cybocephalidae	
Mordellidae	Me,
Staphylinidae	Zh, Do, Me, Si
Diptera	Bi, Su, Zh, Pe, Do, Me, Ze
Dolichopodidae	Me
Cecidomyiidae	Zh, Do, Me, Ze
Chironomidae	Zh, Pe, Do, Ze
Mycetophilidae	Pe, Do, Me, Ze
Mycetophilidae, *Allodia*	
Phoridae	Bi, Zh, Pe, Do, Me
Psychodidae	Bi, Zh, Pe, Do, Me
Scatopsidae	Do, Me
Hemiptera	Bi, Zh, Pe, Bo, Do, Ze
Cicadellidae	Zh, Do
Cicadellidae, Typhlocybinae	Do
Coccoidea	Bi, Do
Miridae, Mirinae	Bi, Do
Hymenoptera	Bi, Su, Zh, Pe, Bo, Do, Me, Si, Ze
Apoidea	Zh, Do, Me, Si
Ceraphronidae	Do, Me
Chalcidoidea	Pe, Do, Me, Si, Ze
Chalcidoidea, Mymaridae	Me, Si, Ze
Diapriidae	
Formicidae	Bi, Su, Zh, Pe, Bo, Do, Me, Si, Ze

Formicidae, Dolichoderinae	Bi, Zh, Pe, Do, Me, Si, Ze
Formicidae, Dolichoderinae, *Ravavy*	
Formicidae, Dolichoderinae, *Technomyrmex*	Zh, Do, Si
Formicidae, Dorylinae	Bi, Do, Me
Formicidae, Formicinae	Bi, Do, Me, Si
Formicidae, Myrmicinae	Bi, Su, Zh, Bo, Do, Me, Si
Formicidae, Myrmicinae, *Carebara*	Bi, Zh, Si
Formicidae, Myrmicinae, *Cataulacus*	Zh, Bo, Si
Formicidae, Myrmicinae, *Melissotarsus*	
Formicidae, Myrmicinae, *Rhopalomastix*	
Formicidae, Myrmicinae, *Trichomyrmex*	
Formicidae, Myrmicinae, *Monomorium*	Bi, Zh
Formicidae, Myrmicinae, *Pheidole*	Zh, Do, Me
Formicidae, Ponerinae	Bi, Su, Zh, Si
Formicidae, Ponerinae, *Cryptopone*	
Formicidae, Ponerinae, *Hypoponera*	Bi, Zh
Formicidae, Pseudomyrmecinae	Bi, Zh, Do
Formicidae, Pseudomyrmecinae, *Tetraponera*	Bi, Zh
Mymarommatidae	Si

Cette première approche comparative ne permet ainsi que de mettre en évidence une large distribution de l'assemblage de l'ambre d'Ethiopie au Miocène, avec la plupart des taxons retrouvés aussi bien sur des continents de l'hémisphère nord que de l'hémisphère sud. Des distinctions plus précises d'affinités entre les écosystèmes nécessiteraient une comparaison plus précise prenant en compte les abondances quantitatives des différents taxons. De telles estimations ont été acquises au cours de cette thèse pour les inclusions de l'ambre d'Ethiopie, et constituent une base de données conséquente, avec plus de trois cents identifications décrivant l'entomofaune (et les cryptogames). Celle-ci est suffisante pour envisager une approche statistique comparative, prenant cette fois en compte les abondances de chaque taxon au sein des différents assemblages miocènes. Hélas, de telles données sont peu nombreuses ou insuffisantes pour les autres ambres : la plupart des études rendent compte de la richesse spécifique des familles, genres ou espèces, mais pas du nombre d'occurrences dans l'assemblage. Seules quelques études offrent un inventaire adéquat du nombre de spécimens repérés par familles (voire sous-familles ou genres) (e.g. Antoine et al., 2006 ; Solórzano Kraemer, 2007 ; Schmidt et al., 2018), Mais les quelques gisements concernés (Mexique, Nouvelle-Zélande, Pérou) sont trop peu nombreux pour permettre une analyse comparative, et celle-ci n'a donc pu être menée.

L'analyse envisagée (analyse factorielle des correspondances), aurait pourtant permis de représenter les similitudes de composition entre les différents assemblages, et de définir

différents ensembles, montrant un rapprochement avec celui éthiopien. A l'avenir, la description d'inventaires de certaines collections pourront peut-être permettre de reprendre ces données et de réaliser l'analyse envisagée. Les hypothèses suivantes pourront alors être vérifiées ou réfutées, et approfondies, afin de mieux comprendre les indices de distinction des entomofaunes.

Une première hypothèse serait le rapprochement entre les ambres d'Ethiopie, du Pérou et de Nouvelle-Zélande, dans un ensemble distinct de celui constitué par les ambres laurasiens, démontrant l'origine gondwanienne de l'assemblage cénozoïque éthiopien.

De plus, au vu des constats réalisés lors de la précédente analyse, une seconde observation attendue serait un rapprochement entre les assemblages de République Dominicaine et du Mexique, et ceux gondwanien, ou du moins celui d'Ethiopie. Ceci confirmerait un lien plus spécifique entre ces écosystèmes et permettrait de discuter des affinités gondwaniennes impliquées dans ce rapprochement.

Bien que ne pouvant s'appuyer sur les résultats d'études statistiques significatives, cette dernière hypothèse peut déjà être plus amplement investiguée.

B. Les ambres d'Afrique et d'Amérique centrale, exemple d'évolution biogéographique des écosystèmes

1. Origine botanique

Le premier point commun entre les trois résines : éthiopienne, dominicaine et mexicaine, est une même origine botanique *Hymenaea*, dont des éléments sont d'ailleurs à chaque fois retrouvés en inclusions. L'ambre d'Ethiopie présente une signature chimique proche de celle des copals et résines d'Afrique, produits par *H. verrucosa*, seul représentant africain actuel du genre (Afrique de l'Est et Madagascar) (McCoy et al., 2017). Les espèces *H. protera* et *H. mexicana*, à l'origine des ambres respectivement de République Dominicaine et du Mexique, semblent elles aussi apparentées à cette espèce primitive d'Afrique (McCoy et al., 2017). Ceci pourrait suggérer une apparition de la lignée *Hymenaea* en Afrique, suivie d'une expansion vers l'Amérique du Sud au Crétacé, lorsque les deux continents étaient encore proches. Suite à la dislocation, les aires favorables s'étant étendues sur de plus hautes latitudes, les essences ont pu se développer de l'Amérique du Sud vers l'Amérique centrale et les Caraïbes. Un tel scénario expliquerait la présence de la lignée en Afrique et en Amérique, ainsi que la parenté des essences miocènes fossiles, plus proches du représentant actuel africain que de ceux américains. D'ailleurs, les

ambres du Vénézuéla et du Pérou sont possiblement eux aussi produits par *Hymenaea*, et pourraient constituer des témoins intermédiaires de cette phase d'expansion de la lignée, de l'Afrique vers l'Amérique centrale (Nohra, 2015 ; McCoy et al., 2017). De plus amples analyses chimiques seraient nécessaires afin de déterminer et comparer le degré d'affinité de ces résines sud-américaines avec celle d'*H. verrucosa* et celles fossiles d'Ethiopie, du Mexique, et de République Dominicaine.

De même, les indices fossiles de l'espèce *Hymenaea* productrice de la résine d'Ethiopie sont actuellement étudiés par une équipe de l'Université de Gdańsk. Les résultats de ces analyses pourront révéler des précisions quant aux similitudes entre les différentes espèce miocènes éthiopienne et d'Amérique centrale.

2. Contenu fossile des ambres

Si les résines miocènes du Mexique et de République Dominicaine sont un premier indice quant à une affinité gondwanienne des écosystèmes, les contenus fossilifères peuvent également en révéler des indices.

De façon générale, les composants des assemblages décrits dans les ambres d'Amérique centrale semblent davantage provenir d'Amérique latine et du Sud que d'Amérique du Nord, soit révéler davantage des origines gondwaniennes que laurasiennes (e.g. Solórzano Kraemer, 2007). Au regard de l'entomofaune identifiée dans l'ambre d'Ethiopie (cf. Tableaux 4 et 5), les ambres de République Dominicaine et du Mexique sont ceux qui partagent le plus d'occurrences. Des affinités avec des lignées actuelles africaines avaient d'ailleurs déjà été constatées, par exemple pour certains coléoptères de l'ambre de République Dominicaine (e.g. Engel & Chatzimanolis, 2009 ; Cognato, 2013). De telles similitudes de composition sont retrouvées avec d'autres ambres, mais pour certains ordres uniquement, tel que l'ambre sicilien au regard des assemblages de coléoptères et d'hyménoptères, ou les ambres de Zhangpu et du Pérou au regard de l'assemblage de diptères (cf. Tableau 5). Si l'analyse factorielle de correspondance décrite plus tôt avait pu être réalisée, celle-ci aurait probablement démontré un regroupement entre les ambres d'Amérique (République Dominicaine, Mexique et Pérou), puis des liens plus proches avec les autres ambres d'origine gondwanienne (Ethiopie et Nouvelle Zélande) que des ambres laurasiens.

Tout comme pour les arbres *Hymenaea*, ces constats illustrent le résultat d'une dispersion des écosystèmes gondwaniens vers de plus hautes latitudes au début du Cénozoïque (Paléocène-Eocène), suivant l'expansion des milieux humides luxuriants, sous l'effet du climat tropical à

subtropical. Les pollens, par leur taille et leur adaptation au transport, aérien (anémogamie) ou aquatique (hydrogamie), peuvent être transportés sur d'importantes distances et traverser des étendues d'eau. Les modalités de dispersion des arthropodes sont, elles, plus contraignantes et, si la traversée d'eau est possible, il est plus probable que ceux-ci aient bénéficié de passages, tels que les « ponts » mentionnés par Solórzano Kraemer (2007), reliant l'Amérique du Sud aux Caraïbes et aux Antilles durant l'Eocène-Oligocène.

Après l'optimum climatique éocène, le régime de précipitations diminue, se traduisant par un remplacement des milieux forestiers luxuriants par des milieux ouverts de prairies (Salard-Cheboldaeff & Dejax, 1991 ; Bobe, 2006). Les forêts d'Ethiopie, de République Dominicaine et du Mexique peuvent avoir persister sous des conditions favorables, à l'image des vallées forestières de l'Omo, au sud-est de l'Ethiopie, jouant le rôle de niches écologiques pour les écosystèmes abrités, et ce en dépit du retour de conditions globales moins propices (Bobe, 2006). Ces paysages luxuriants ont pu s'épanouir de nouveau au Miocène, avec le nouvel optimum climatique, ce dernier ayant probablement favorisé la formation d'ambres, devenus les traces de ces changements de paysages (Bobe, 2006).

V. Conclusion

Les ambres fossilifères d'Afrique apportent des informations d'intérêt quant à l'étude de l'évolution des environnements et de leurs composants. Le Crétacé est une période tout particulièrement clé, puisque la dislocation des zones continentales, jusqu'alors étendues du Gondwana et Laurasia, provoque l'une des phases les plus importantes de modification des flores, et part conséquent une des phases les plus importantes de l'évolution des arthropodes.

A l'Aptien, le bassin du Congo est aux premières loges de cette révolution. Les côtes ouest-africaine et est sud-américaine, anciennement assemblées au sein d'un contexte intracontinental, enregistrent une même succession de dépôt. Celle-ci décrit l'évolution du paysage au cours du rift, entre les plaques africaine et américaine. Jusqu'à la fin du Crétacé inférieur, les environnements continentaux, éloignés des côtes, étaient caractérisés par des conditions chaudes et sèches, favorables aux végétaux gymnospermes xérophytes. A partir de l'Aptien, la progression du rift se traduit par l'arrivée d'une influence marine dans les dépôts, et les environnements deviennent plus humide, du fait de leur position dorénavant côtière.

Ces changements climatiques découlent dans les écosystèmes par l'expansion des angiospermes, jusqu'alors discrètes face à l'épanouissement des flores gymnospermes plus adaptées au climat aride à semi-aride. Les ambres crétacés sont de fait produits par des gymnospermes, et les palynomorphes décrivent des flores gymnospermiennes dominantes, avec néanmoins déjà quelques occurrences angiospermiennes. Au début du Cénozoïque, cette tendance s'inverse. Favorisées par le développement de zones humides le long de systèmes fluviatiles et lacustres, les angiospermes se dispersent et se diversifient rapidement. Cette adaptation aux nouveaux écosystèmes est d'autant plus efficace qu'elle se fait en parallèle de celle des arthropodes, entretenant un moteur de co-évolution.

L'ambre miocène d'Ethiopie est un exemple de ces écosystèmes luxuriants, résultants de ces changements (bien que d'autres évènements intermédiaires entre ces deux époques aient pu également intervenir). Comme la plupart des ambres cénozoïques, la résine est cette fois d'origine angiospermienne, produite au sein d'une flore dominée par les plantes à fleurs, elles mêmes accompagnée d'une entomofaune composée de représentants des lignées modernes.

Dans une distribution continentale globalement similaire à celle observée actuellement, l'écosystème d'Ethiopie garde la trace de son origine gondwanienne. Celle-ci se retrouve dans la composition de l'assemblage d'arthropodes et de cryptogames, partageant la plupart des

occurrences avec les ambres d'Amérique du Sud (Pérou) et d'Amérique centrale (République Dominicaine et Mexique).

Si l'ambre crétacé du Congo et l'ambre miocène éthiopien participent tous deux au comblement du manque d'enregistrements fossiles afrotropicaux et gondwaniens dans l'ambre, il serait intéressant à l'avenir de les comparer à un gisement africain intermédiaire, afin d'apporter une meilleur compréhension des étapes évolutives des écosystèmes afrotropicaux. Au sein des ambres déjà connus, celui éocène du Nigeria n'a jusqu'ici été étudié qu'au travers de petites quantités de matériel, et serait susceptible de révéler de précieuses informations.

REFERENCES

Abiy A., Dejene H., Fekadu H., Feredu C., Mulugeta H., et al., 2009. Geological map of Debre Markos sheet (NC37-6), scale 1:250,000. *Ethiopian Institute of Geological Survey*.

Abrham M., Alemu G., Assegid G., Kiflemariam G., Metebie M., et al., 2009. Geological map of Debre Birhan area (NC37-11), scale 1:250,000. *Ethiopian Institute of Geological Survey*.

Ackonor J.B., 1997. *The distribution, nesting habits and activity pattern of* Cataulacus guineensis *F. Smith (Hymenoptera: Formicidae) in a Ghanaian cocoa farm. Unpublished thesis*, Univ. Ghana.

Aldawood A.S., Sharaf M.R., Taylor B., 2011. First record of the myrmicine ant genus *Carebara* Westwood, 1840 (Hymenoptera: Formicidae) from Saudi Arabia with description of a new species, *C. abuhurayri* sp. n. *ZooKeys*, 92, 61-69. Doi : 10.3897/zookeys.92.770.

Alekseev V.I., Mitchell J., McKellar R.C., Barbi M., Larsson H.C.E., et al., 2021. The first described turtle beetles from Eocene Baltic amber, with notes on fossil Chelonariidae (Coleoptera: Byrrhoidea). *Fossil Record*, 24, 19-32. doi : 10.5194/fr-24-19-2021.

Almeida-Neto M., Machado G., Pinto-da-Rocha R., Giaretta A.A., 2006. Harvestman (Arachnida: Opiliones) species distribution along three Neotropical elevational gradients: an alternative rescue effect to explain Rapoport's rule. *Journal of Biogeography*, 33(2), 361-375.

Ament D.C. & Brown B.V., 2016. Family Phoridae. *Zootaxa*, 4122(1), 414-451. Doi : 10.11646/zootaxa.4122.1.37.

Amorim D.S., 1998. Amber fossil Scatopsidae (Diptera: Scatopsidae), I. Considerations on Scatopsidae described fossils, *Procolobostema roseni* sp. n. from Dominican amber and the position of *Procolobostema* in the family. *American Museum Novitates*, 3227, 1-17.

Amorim D.S., 2009. 22. Scatopsidae (minute black scavenger flies). In : Brown B.V., Borkent A., Cumming J.M., Wood D.M., Woodley N.E., et al. (eds), *Manual of Central American Diptera,* Volume 1, 347-355.

Amorim D.S., 2016. Family Scatopsidae. *Zootaxa*, 4122(1), 239-245. Doi : 10.11646/zootaxa.4122.1.21.

Antoine P.O., De Franceschi D., Flynn J.J., Nel A., Baby P., et al., 2006. Amber from western Amazonia reveals Neotropical diversity during the middle Miocene. *PNAS*, 103(37), 13595–13600. Doi : 10.1073/pnas.0605801103.

Antonietto L.S., 2010. Ostracodes da formação santana (Cretáceo inferior, Aptiano superior), bacia do Araripe, NE-Brasil: taxonomia, distribuição estratigráfica e paleoecologia. *Unpublished thesis*, Univ. Brasília, Brésil.

Anka Z., Séranne M., Lopez M., Scheck-Wenderoth M., Savoye B., 2009. The long-term evolution of the Congo deep-sea fan: A basin-wide view of the interaction between a giant submarine fan and a mature passive margin (ZaiAngo project). *Tectonophysics*, 470, 42-56. Doi : 10.1016/j.tecto.2008.04.009.

Anonymous, 1942. *Le copal*. Bruxelles, Belgique, *Publications de l'Office Colonial*, 1-7.

Arai M., 2009. Paleogeografia do Atlantico sul no Aptiano : um novo modelo a partir de dados micropaleontologicos recentes. *Boletim de Geociencias da Petrobras,* 17, 331-351.

Aria C., Perrichot V., Nel A., 2011. Fossil Ponerinae (Hymenoptera: Formicidae) in Early Eocene amber of France. *Zootaxa*, 2870(1), 53-62.

Arillo A., Subías L.S., Sánchez-García A., 2016. New species of fossil oribatid mites (Acariformes, Oribatida), from the Lower Cretaceous amber of Spain. *Cretaceous Research*, 63, 68-76. Doi : 10.1016/j.cretres.2016.02.009.

Arillo A., Subías L.S., da Rocha G.C., Azar D., 2019. First fossil oribatid mite from Lebanese amber (Acariformes, Oribatida, Neoliodidae). *Palaeoentomology*, 2(6), 611-617. Doi : 10.11646/palaeoentomology.2.6.12.

Aubréville A.M., 1933. Les copaliers de l'Afrique occidentale française. *Bulletin de l'Agence Générale des Colonies*, 292, 981-986.

Augusto L., Davies T.J., Delzon S., De Schrijver A., 2014. The enigma of the rise of angiosperms: can we untie the knot?. *Ecology Letters*, 17(10), 1326-1338.

Azar D., 2000. *Les ambres mésozoïques du Liban. Unpublished thesis*, Univ. Paris-Sud, France.

Azar D., 2007. Preservation and accumulation of biological inclusions in Lebanese amber and their significance. *Comptes Rendus Palevol*, 6(1-2), 151-156. Doi : 10.1016/j.crpv.2006.10.004.

Azar D. & Nel A., 2004. Four new Psocoptera from Lebanese amber (Insecta: Psocomorpha: Trogiomorpha). *Annales de la Société Entomologique de France*, 40(2), 185-192, Doi : 10.1080/00 379 271.2004.10697 415.

Azar D., Nel A., Gèze R., 2003. Use of amber fossil inclusions in palaeoenvironmental reconstruction, dating and palaeobiogeography. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 46, 393-398.

Bamford M.K. & Corbett I.A., 1994. Fossil wood of Cretaceous age from the Namaqualand continental shelf, South Africa. *Palaeontological Africana*, 31, 83-95.

Bamford M.K. & Corbett I.A., 1995. More fossil wood from the Namaqualand coast, South Africa; onshore material. *Palaeontological Africana*, 32, 67-74.

Bankole S.I., Schrank E., Osterloff P.L., 2014. Palynostratigraphy, palaeoclimates and palaeodepositional environments of the Miocene aged Agbada Formation in the Niger Delta, Nigeria. *Journal of African Earth Sciences*, 95, 41-62.

Bao T. & Walczyńska K.S., 2018. Fossil Beetles From Cretaceous Amber Show New Insights Into Early Plant-Insect Relationships. *Science Trends*. Doi : 10.31988/SciTrends.45528.

Bao T., Walczyńska K.S., Moody S., Wang B., Rust J., 2018. New family Apotomouridae fam. nov. (Coleoptera: Tenebrionoidea) from lower Cenomanian amber of Myanmar. *Cretaceous Research*, 91, 14-19. Doi : 10.1016/j.cretres.2018.05.007.

Bao T., Walczyńska K.S., Moody S., Wang B., Rust J., 2019. The first true Mordellidae (Coleoptera: Tenebrionoidea) from lower Cenomanian amber of Myanmar. *Cretaceous Research*, 93, 60-65. Doi : 10.1016/j.cretres.2018.09.008.

Barale G. & Azar D., 2004. Cuticules végétales dans le Crétacé inférieur du Sud du Liban. *Comptes Rendus Palevol*, 3(2), 119-124.

Basibuyuk H.H., Fitton M.G., Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J., 2000. Two new genera of the Evaniidae (Insecta: Hymenoptera) from Late Cretaceous New Jersey amber. In : Grimaldi D. (ed.), *Studies on fossils in amber, with particular reference to the Cretaceous of New Jersey*, 313-325.

Beimforde C., Tuovila H., Schmidt A.R., Lee W.G., Gube M., et al., 2017. *Chaenothecopsis schefflerae* (Ascomycota: Mycocaliciales): a widespread fungus on semi-hardened exudates of endemic New Zealand Araliaceae. *New Zealand Journal of Botany*, 55(4), 387-406. Doi : 10.1080/0 028 825X.2017.1360368.

Beauchamp J. & Lemoigne Y., 1973. Description d'une paléoflore du Crétacé terminal-Éocène dans le Massif du Chercher (province d'Harar, Éthiopie). In: *Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon*, Notes et Mémoires, 56, 167-180.

Bejarano E.E. & Estrada L.G., 2016. Family Psychodidae. *Zootaxa*, 4122(1), 187-238. Doi : 10.11646/zootaxa.4122.1.20.

Ben-Dov Y. & Fisher B.L., 2010. The mutualism of *Melissotarsus* ants and armoured scale insects in Africa and Magadascar: distribution, host plants and biology. *Entomologia Hellenica*, 19(2), 45-53.

Bickel D.J. & Solórzano Kraemer M.M., 2016. The Dolichopodidae (Diptera) of Mexican amber. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 68(1), 11-21.

Billing H.J., 1944. Congo copal. *The Oil and Colour Trades Journal*, 3, 666-668.

Bleiker K.P., Staffan Lindgren B., Maclauchlan L.E., 2005. Resistance of fast-and slow-growing subalpine fir to pheromone-induced attack by western balsam bark beetle (Coleoptera: Scolytinae). *Agricultural and Forest Entomology*, 7(3), 237-244.

Blum S. & Hermann H.R., 1978. Venoms and Venom Apparatuses of the Formicidae: Dolichoderinae and Aneuretinae. In : Bettini S. (ed), *Arthropod Venoms, Handbook of Experimental Pharmacology/Handbuch der experimentellen Pharmakologie.* Doi : 10.1007/978-3-642-45 501-8_26.

Blumberg D., 1973. Survey and distribution of Cybocephalidae (Coleoptera) in Israël. *Entomophaga*, 18(2), 125-131.

Bobe R., 2006. The evolution of arid ecosystems in eastern Africa. *Journal of Arid Environments*, 66(3), 564-584.

Bolton B., 1974. A revision of the Palaeotropical arboreal ant genus *Cataulacus* F. Smith (Hymenoptera: Formicidae). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B, Geologie und Paläontologie*, 30, 1-105.

Bolton B., 2020. An Online Catalog of the Ants of the World. Disponible sur : http://antcat.org/ (dernier accès le 30 août 2021)

Borowiec M.L., 2016. Generic revision of the ant subfamily Dorylinae (Hymenoptera, Formicidae). *ZooKeys*, 608, 1-280. Doi: 10.3897/zookeys.608.9427.

Bouju V. & Perrichot V., 2020. A review of amber and copal occurrences in Africa and their paleontological significance. *BSGF-Earth Sciences Bulletin*, 191(17).

Bouju V., Feldberg K., Kaasalainen U., Schäfer-Verwimp A., Hedenäs L., et al., 2021. Miocene Ethiopian amber: A new source of fossil cryptogams. *Journal of Systematics and Evolution*. Doi : 10.1111/jse.12796.

Brady S.G., Fisher B.L., Schultz T.R., Ward P.S., 2014. The rise of army ants and their relatives: diversification of specialized predatory doryline ants. *BMC Evolutionary Biology*, 14(93), 1-14. Doi : 10.1186/1471-2148-14-93.

Brandão C.R.F., Wagensberg J., Urbani C.B., Yamamoto C.I., 1999. New *Technomyrmex* in Dominican amber (Hymenoptera: Formicidae), with a reappraisal of Dolichoderinae phylogeny. *Entomologica scandinavica*, 29(4), 411-428.

Brazil R.P. & Filho J.D.A., 2014. Arthropods and Parasites Found in Amber. In : Ferreira L.F., Reinhard K.J., Araújo A. (eds), *Foundations of Paleoparasitology*, 161-170. Doi : 10.7476/9 788 575 415 986.0012.

Brenner G.J., 1996. Evidence for the Earliest Stage of Angiosperm Pollen Evolution: A Paleoequatorial Section from Israel. In : Taylor D.W., Hickey L.J. (eds), *Flowering Plant Origin, Evolution & Phylogeny*. Doi : 10.1007/978-0-585-23095-5_5.

Briggs D.E.G., 2014. Konservat-lagerstatten 40 years on: the exceptional becomes mainstream. *The Paleontological Society Papers*, 20, 1-13.

Brownfield M.E., Charpentier R.R., 2006. Geology and Total petroleum systems of the west-central coastal province (7203), West Africa. *US Geological Survey Bulletin*, 2207-B. Doi : 10.3133/b2207B.

Brunke A.J., Żyła D., Yamamoto S., Solodovnikov A., 2019. Baltic amber Staphylinini (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae): a rove beetle fauna on the eve of our modern climate. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 187(1), 166-197.

Buhl P.N, 2002. On a Baltic amber collection of Platygastridae and Diapriidae (Hymenoptera). *Entomologiske Meddelelser*, 70 (1), 57-61.

Cadena E.A., Mejia-Molina A., Brito C.M., Peñafiel S., Sanmartin K.J., et al., 2018. New Mesozoic and Cenozoic fossils from Ecuador: Invertebrates, vertebrates, plants, and microfossils. *Journal of South American Earth Sciences*, 83, 27-36. Doi : 10.1016/j.jsames.2018.02.004.

Cai C.Y. & Huang D.Y., 2014. The oldest micropepline beetle from Cretaceous Burmese amber and its phylogenetic implications (Coleoptera: Staphylinidae). *Naturwissenschaften*, 101(10), 813-817.

Cao W., Zahirovic S., Flament N., Williams S., Golonka J., et al., 2017. Improving global paleogeography since the late Paleozoic using paleobiology. *Biogeosciences*, 14, 5425-5439. Doi : 10.5194/bg-14-5425-2017.

Capellari R.S., 2016. Family Dolichopodidae. *Zootaxa*, 4122(1), 404-413. Doi : 10.11646/zootaxa.4122.1.36.

Cardinal S. & Danforth B.N., 2013. Bees diversified in the age of eudicots. *Proceedings of the Royal Society B*, 280(1755). Doi : 10.1098/rspb.2012.2686.

Cardoso D.C., Cristiano M.P., Barros L.A.C., Lopes D.M., Pompolo S.D.G., 2012. First cytogenetic characterization of a species of the arboreal ant genus *Azteca* Forel, 1978 (Dolichoderinae, Formicidae). *Comparative Cytogenetics*, 6(2), 107-114. Doi : 10.3897/CompCytogen.v6i2.2397.

Casadei-Ferreira A., Chaul J.C.M., Feitosa R.M., 2019. A new species of *Pheidole* (Formicidae, Myrmicinae) from Dominican amber with a review of the fossil records for the genus. *ZooKeys*, 866, 117-125. Doi : 10.3897/zookeys.866.35756.

Chaboureau A.C., Sepulchre P., Donnadieu Y., Franc A., 2014. Tectonic-driven climate change and the diversification of angiosperms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111, 14 066-14 070. Doi : 10.1073/pnas.1324 002 111.

Chaboureau A.C., Guillocheau F., Robin C., Rohais S., Moulin M., et al., 2013. Paleogeographic evolution of the central segment of the South Atlantic during Early Cretaceous times: Paleotopographic and geodynamic implications. *Tectonophysics*, 604, 191-223. Doi : 10.1016/j.tecto.2012.08.025.

Chen J., Wang B., Jones J.R., Zheng Y., Jiang H., et al., 2019. A representative of the modern leafhopper subfamily Ledrinae in mid-Cretaceous Burmese amber (Hemiptera, Cicadellidae). *Cretaceous Research*, 95, 252-259. Doi : 10.1016/j.cretres.2018.11.022.

Chény C., 2020. *Taxonomie, phylogénie et biogéographie des fourmis Myrmicines : apports des fossiles cénozoïques. Unpublished thesis*, Univ. Rennes 1, France.

Chiotis M., Jermiin L.S., Crozier R.H., 2000. A molecular framework for the phylogeny of the ant subfamily Dolichoderinae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 17(1), 108-116. Doi : 10.1006/mpev.2000.0821.

Choufani J., El-Halabi W., Azar D., Nel A., 2015. First fossil insect from Lower Cretaceous Lebanese amber in Syria (Diptera: Ceratopogonidae). *Cretaceous Research*, 54, 106-116. Doi : 10.1016/j.cretres.2014.12.006.

Christiano De Souza I.C., Ricardi Branco F.S., Vargas Y.L., 2012. Permian bryophytes of western Gondwanaland from the Parana Basin in Brazil. *Palaeontology*, 55(1), 229-241. Doi : 10.1111/j.1475-4983.2011.01111.x.

Claps L.E. & de Haro M.E., 2001. Coccoidea (Insecta: Hemiptera) associated with Cactaceae in Argentina. J PACD, 4, 77-83.

Clouâtre A., Coderre D., Gagnon D., 1989. Habitat of a new Mymarommatidae found in southern Quebec, Canada (Hymenoptera: Terebrantes). *The Canadian Entomologist*, 121(9), 825-826.

Cognato, A., 2013. *Electroborus brighti*: The first Hylesinini bark beetle described from Dominican amber (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae). *The Canadian Entomologist*, 145(5), 501-508. Doi : 10.4039/tce.2013.31.

Cognato A.I. & Grimaldi D., 2009. 100 million years of morphological conservation in bark beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). *Systematic Entomology*, 34(1), 93-100.

Coiffard C., Gomez B., Daviero-Gomez V., Dilcher D.L., 2012. Rise to dominance of angiosperm pioneers in European Cretaceous environments. *PNAS*, 109(51), 20 955-20 959. Doi : 10.1073/pnas.1218 633 110.

Coleman C.O., 2018. Shadings in digital taxonomic drawings. *Zoosystematics and Evolution*, 94(2), 529-533. Doi : 10.3897/zse.94.28624.

Coty D., Lebon M., Nel A., 2016. When phylogeny meets geology and chemistry: doubts on the dating of Ethiopian amber. *Annales de la Société entomologique de France*, 52(3), 161-166.

Crepet W.L., 2008 The fossil record of angiosperms: requiem or renaissance. Annals of the Missouri Botanical Garden, 95, 3-33. Doi : 10.3417/2 007 065.

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(9), 1122-1133.

Crepet W.L., Nixon K.C., Gandolfo M.A., 2004 Fossil evidence and phylogeny: the age of major angiosperm clades based on mesofossil and macrofossil evidence from Cretaceous deposits. *American Journal of Botany*, 91, 1666-1682. Doi:10.3732/ajb.91.10.1666.

Dadet P., 1966. Carte géologique de la république du Congo: zone comprise entre les paralleles 2e et 5e sud. *Bureau de recherches géologique et minières*.

da Rocha G.C. & da Serra-Freire N.M., 2014. Mites, Ticks, and Paleoparasitology. In : Ferreira L.F., Reinhard K.J., Araújo A. (eds.), *Foundations of Paleoparasitology*, 171-186. Doi : 10.7476/9 788 575 415 986.

Dejax J., 1987. *Une étude palynologique dans le Crétacé inférieur du Congo*. *Unpublished* thesis, Univ. Paris VI, Frances.

Delclòs X., Arillo A., Peñalver E., Barrón E., Soriano C., et al., 2007. Fossiliferous amber deposits from the Cretaceous (Albian) of Spain. *Comptes Rendus Palevol*, 6(1-2), 135-149. Doi : 10.1016/j.crpv.2006.09.003.

Delhaye-Prat V., Dupont G., Buratti N., Moron J.M., Esnault J., et al., 2016. The Vembo Shales (Republic of the Congo): New insights on the transition from lacustrine to marine settings for the South Atlantic. In : *35th International Geological Congress*.

de Wildeman E., 1927. Matériaux pour la flore forestière du Congo Belge, XIII, sur un producteur de copal. *Annales de la Société Scientifique de Bruxelles*, 47, 118-124.

de Wildeman E., 1933. Quelques considérations sur les résines dénomées « Copals ». *Bulletin des séances–Institut Royal Colonial Belge*, 4(2), 478-497.

Dietrich C.H. & Perkovsky E.E., 2019. First record of Cicadellidae (Insecta, Hemiptera, Auchenorrhyncha) from Eocene Sakhalinian amber. *ZooKeys*, 886, 127-134. Doi : 10.3897/zookeys.886.38828.

Dlussky G.M., 2008. Ants of the Tribe Formicini (Hymenoptera, Formicidae) from the Late Eocene amber of Europe. *Paleontological Journal*, 42(5), 500-513. Doi : 10.1134/S0 031 030 108 050 055.

Dorchin N., Harris K.M., Stireman J.O., 2019. Phylogeny of the gall midges (Diptera, Cecidomyiidae, Cecidomyiinae): Systematics, evolution of feeding modes and diversification rates. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 140. Doi : 10.1016/j.ympev.2019.106602.

Downie D.A. & Gullan P.J., 2004. Phylogenetic analysis of mealybugs (Hemiptera: Coccoidea: Pseudococcidae) based on DNA sequences from three nuclear genes, and a review of the higher classification. *Systematic Entomology*, 29(2), 238-260.

Doyle J.A., 2005. Early evolution of angiosperm pollen as inferred from molecular and morphological phylogenetic analyses. *Grana*, 44, 227-251. Doi : 10.1080/0 017 313 050 0 424 557.

Doyle, J.A., 2012. Molecular and fossil evidence on the origin of angiosperms. Annual Review of Earth and Planetary Sciences, 40, 301-326.

Doyle J.A. & Donoghue M.J., 1993. Phylogenies and angiosperm diversification. *Paleobiology*, 19(2), 141-167.

Drohojowska J. & Szwedo J., 2011a. A new whitefly from Lower Cretaceous Lebanese amber (Hemiptera: Sternorrhyncha: Aleyrodidae). *Insect Systematics & Evolution*, 42(2), 179-196.

Drohojowska J. & Szwedo J., 2011b. New Aleyrodidae (Hemiptera: Sternorrhyncha: Aleyrodomorpha) from Eocene Baltic amber. *Polish Journal of Entomology*, 80, 659-677. Doi : 10.2478/v10 200-011-0051-y.

Drohojowska J. & Szwedo J., 2015. Early Cretaceous Aleyrodidae (Hemiptera: Sternorrhyncha) from the Lebanese amber. *Cretaceous Research*, 52, 368-389. Doi : 10.1016/j.cretres.2014.03.015.

Economo E.P., Klimov P., Sarnat E.M., Guénard B., Weiser M.D., et al., 2015. Global phylogenetic structure of the hyperdiverse ant genus *Pheidole* reveals the repeated evolution of macroecological patterns. *Proceedings of the Royal Society B.*, 282. Doi : 10.1098/rspb.2014.1416.

Emery C., 1891. Le formiche dell'ambra Siciliana nel Museo Mineralogico dell'Università di Bologna. *Memorie della Reale Accademia delle Scienze dell'Istituto di Bologna*, 5, 141-165.

Engel M.S., 2013. A ceraphronid wasp in Early Miocene amber from the Dominican Republic (Hymenoptera: Ceraphronidae). *Novitates Paleoentomologicae*, 2, 1-6.

Engel M.S., 2017. New evanioid wasps from the Cenomanian of Myanmar (Hymenoptera: Othniodellithidae, Aulacidae), with a summary of family-group names among Evanioidea. *American Museum Novitates*, 3871, 1-28.

Engel M.S. & Chatzimanolis S., 2009. An oxyteline rove beetle in Dominican amber with possible African affinities (Coleoptera: Staphylinidae: Oxytelinae). *Annals of Carnegie Museum*, 77(4), 425-429.

Engel M.S. & Grimaldi D.A., 2005. Primitive new ants in Cretaceous amber from Myanmar, New Jersey and Canada (Hymenoptera : Formicidae). *American Museum Novitates*, 3485, 1-23.

Engel M.S. & Krishna K., 2007. Drywood termites in Dominican amber (Isoptera: Kalotermitidae). *Beiträge zur Entomologie/Contributions to Entomology*, 57(2), 263-275.

Engel M.S. & Perkovsky E.E., 2006. Psocoptera (Insecta) in Eocene Rovno amber (Ukraine). *Vestnik zoologii*, 40(2), 175-179.

Engel M.S., Ortega-Blanco J., Soriano C., Grimaldi D.A., Delclòs X., 2013. A new lineage of enigmatic diaprioid wasps in Cretaceous amber (Hymenoptera: Diaprioidea). *American Museum Novitates*, 3771, 1-23.

Engel M.S., Huang D., Alqarni A.S., Cai C., Alvarado M., et al., 2017. An apterous scelionid wasp in mid-Cretaceous Burmese amber (Hymenoptera: Scelionidae). *Comptes Rendus Palevol*, 16(1), 5-11. Doi : 10.1016/j.crpv.2016.03.005.

Ermias B., 2014. *Landslide hazard zonation around the route from Alemketema town to Ambat village, North Shewa, Ethiopia. Unpublished master thesis*, Univ. Addis Ababa, Ethiopia.

Erpenbach A. & Wittig R., 2016. Termites and savannas–an overview on history and recent scientific progress with particular respect to West Africa and to the genus *Macrotermes*. *Flora et Vegetatio Sudano-Sambesica*, 19, 35-51. Doi : 10.21248/fvss.19.34.

Esnault J., 2015. *Ambre et plantes associées du Crétacé Inférieur du Congo : études systématiques et paléoécologiques. Unpublished master thesis*, Univ. Rennes 1, France.

Evenhuis N.L., 2017. Family Anisopodidae. In : Catalog of fossil Diptera of the world (Insecta: Diptera) (Version 2.0), Disponible sur : http://hbs.bishopmuseum.org/fossilcat/ (dernier accès le 01 octobre, 2021).

Ezhova E.E. & Kostyashova Z.V., 1997. Specimens of fossil oribatids (Acarina, Oribatida) from Baltic amber in the museums of Kaliningrad (Russia). *Sonderheft Metalla*, 45-50.

Farrell B.D., Dussourd D.E., Mitter C., 1991. Escalation of plant defense: do latex and resin canals spur plant diversification. *The American Naturalist*, 138(4), 881-900.

Fischer G., Azorsa F., Fisher B.L., 2014. The ant genus *Carebara* Westwood (Hymenoptera, Formicidae): synonymisation of *Pheidologeton* Mayr under *Carebara*, establishment and revision of the *C. polita* species group. *ZooKeys*, 438, 57-112. Doi : 10.3897/zookeys.438.7922.

Fischer G., Zorsa F., Hita Garcia F., Mikheyev, A., Economo, E., 2015. Two new phragmotic ant species from Africa: morphology and next-generation sequencing solve a caste association problem in the genus *Carebara* Westwood. *ZooKeys*. 525, 77-105.

Fisher B.L., 2009. Two new dolichoderine ant genera from Madagascar: *Aptinoma* gen. n. and *Ravavy* gen. n. (Hymenoptera: Formicidae). *Zootaxa*, 2118, 37-52.

Frahm J.P., 1993. Mosses in Dominican amber. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 74, 249-259.

Frahm J.P., 2003. Climatic habitat differences of epiphytic lichens and bryophytes. *Cryptogamie-Bryologie*, 24(1), 3-14.

Franklin E., Santos E.M., Albuquerque M.I.C., 2007. Edaphic and arboricolous oribatid mites (Acari; Oribatida) in tropical environments: changes in the distribution of higher level taxonomic groups in the communities of species. *Brazilian Journal of Biology*, 67, 447-458.

Fujiyama I., 1994. Two parasitic wasps from Aptian(Lower Cretaceous) Choshi amber, Chiba, Japan. NaturalHistory Research, 3(1), 1-5.

Ghezali D. & Fekkoum S., 2012. Répartition spatio-temporelle des acariens (Acari : Oribatida Michel, 1883 et Gamasida Reuter, 1909) dans différents étages bioclimatiques du Nord de l'Algérie. *Lebanese Science Journal*, 13(2), 49-68.

Giłka W., Zakrzewska M., Lukashevich E.D., Vorontsov D.D., Soszyńska-maj A., et al., 2021. Wanted, tracked down and identified: Mesozoic non-biting midges of the subfamily Chironominae (Chironomidae, Diptera). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 10, 1-19.

Girard V., Saint Martin S., Buffetaut E., Saint Martin J.P., Néraudeau D., et al., 2020. Thai amber: insights into early diatom history. *BSGF-Earth Sciences Bulletin*, 191(1), 23.

Giresse P., 2005. Mesozoic-Cenozoic history of the Congo basin. *Journal of African Earth Sciences*, 43(1-3), 301-315.

Gomez B., Martínez-Delclòs X., Bamford M., Philippe M., 2002. Taphonomy and palaeoecology of plant remains from the oldest African Early Cretaceous amber locality. *Lethaia*, 35, 300-308.

Gradstein S.R., 1992. Threatened bryophytes of the neotropical rain forest: a status report. *Tropical bryology*, 6(1), 83-93.

Gradstein S.R., 1994. Lejeuneaceae: Ptychantheae, Brachiolejeuneae. *Flora Neotropica*, Monograph 62, 1-216.

Gradstein S.R., Churchill S.P., Salazar-Allen N., 2001. Guide to the bryophytes of tropical America. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 86, 1-577.

Grimaldi D., 1999 The co-radiations of pollinating insects and angiosperms in the Cretaceous. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 86, 373–406. Doi : 10.2307/2 666 181.

Grimaldi D. & Agosti D., 2000. A formicine in New Jersey Cretaceous amber (Hymenoptera: Formicidae) and early evolution of the ants. *PNAS*, 97(25), 13 678-1683. Doi : 10.1073ypnas.240452 097.

Grosdidier E., Braccini E., Dupont G., Moron J.-M., 1996. Biozonation du Crétacé Inférieur non marin des bassins du Gabon et du Congo. In : Jardine S., De Klasz I., Debeney J.P. (eds.), *Géologie de l'Afrique et de l'Atlantique Sud*, *Bulletin Recherches Exploration-Production Elf Aquitaine*, 67-82.

Grund M., 2006. Chironomidae (Diptera) in Dominican amber as indicators for ecosystem stability in the Caribbean. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 241, 410-416. Doi : 10.1016/j.palaeo.2006.04.005.

Gruwell M.E., Hardy N.B., Gullan P.J., Dittmar K., 2010. Evolutionary relationships among primary endosymbionts of the mealybug subfamily Phenacoccinae (Hemiptera: Coccoidea: Pseudococcidae). *Applied and Environmental Microbiology*, 76(22), 7521-7525.

Guénard B., Weiser M., Gomez K., Narula N., Economo E.P., 2017. The Global Ant Biodiversity Informatics (GABI) database: a synthesis of ant species geographic distributions. *Myrmecological News*, 24, 83-89.

Guiraud R., Binks R.M., Fairhead J.D., Wilson M., 1992. Chronology and geodynamic setting of Cretaceous-Cenozoic rifting in West and Central Africa. *Tectonophysics*, 213, 227-234.

Gunter N.L., Levkaničová Z., Weir T.H., Ślipiński A., Cameron S.L., et al., 2014. Towards a phylogeny of the Tenebrionoidea (Coleoptera). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 79, 305-312. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.05.028.

Hasegawa M., Okabe K., Fukuyama K., Makino S., Okochi I., et al., 2013. Community structures of Mesostigmata, Prostigmata and Oribatida in broad-leaved regeneration forests and conifer plantations of various ages. *Experimental and Applied Acarology*, 59, 391-408. Doi : 10.1007/s10 493-012-9618-x.

Heinrichs J., Reiner-Drehwald M.E., Feldberg K., von Konrat M., Hentschel J., et al., 2012. The leafy liverwort *Frullania* (Jungermanniopsida) in the Cretaceous amber forest of Myanmar. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 169, 21-28. Doi :10.1016/j.revpalbo.2011.10.002.

Heinrichs J., Schäfer-Verwimp A., Boxberger J., Feldberg K., Solórzano Kraemer M.M., et al., 2014. A fossil species of Ceratolejeunea (Lejeuneaceae, Porellales) preserved in Miocene Mexican amber. *The Bryologist*, 117, 10-14.

Heinrichs J., Kettunen E., Lee G.E., Marzaro G., Pócs T., et al., 2015. Lejeuneaceae (Marchantiophyta) from a species-rich taphocoenosis in Miocene Mexican amber, with a review of liverworts fossilised in amber. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 221, 59-70.

Heinrichs J., Scheben A., Bechteler J., Lee G.E., Schäfer-Verwimp A., et al., 2016. Crown group Lejeuneaceae and pleurocarpous mosses in Early Eocene (Ypresian) Indian amber. *PLoS One*, 11(5). Doi : 10.1371/journal.pone.0156301.

Hense J.B., 2016. *Oribatid mite (Acari: Oribatida) and Chironomid (Diptera: Chironomidae) communities from a high-Andean cushion peatland in Peru (14°S) and their use for palaeoenvironmental reconstruction during the Nasca cultural period. Unpublished thesis*, Univ. of Köln, Germany.

Herczek A. & Popov Y.A., 2015. First new fossil plant bugs of the genus *Psallops* Usinger, 1946 (Hemiptera: Heteroptera, Miridae, Psallopinae) from the Eocene Baltic amber. *Zootaxa*, 4052(4), 495-500.

Herendeen P.S., Friis E.M., Pedersen K.R., Crane P.R., 2017. Palaeobotanical redux: revisiting the age of the angiosperms. *Nature Plants*, 3(3), 1-8.

Hofmann C., Courtillot V., Féraud G., Rochette P., Yirgu G., et al., 1997. Timing of the Ethiopian flood basalt event and implications for plume birth and global change. *Nature*, 389, 838-841.

Holzenthal R.W., Blahnik R.J., Prather A.L., Kjer K.M., 2007. Order Trichoptera Kirby, 1813 (Insecta), Caddisflies. *Zootaxa*, 1668, 639-698.

Hood S., Sala A., Heyerdahl E.K., Boutin M., 2015. Low severity fire increases tree defense against bark beetle attacks. *Ecology*, 96(7), 1846-1855. Doi : 10.1890/14-0487.1.

Huber J.T., 1986. Systematics, biology, and hosts of the Mymaridae and Mymarommatidae (Insecta: Hymenoptera): 1758-1984. *Entomography*, 4, 185-243.

Huber J.T. & Poinar G.O.J., 2011. A new genus of fossil Mymaridae (Hymenoptera) from Cretaceous amber and key to Cretaceous mymarid genera. In: Shcherbakov D.E., Engel M.S., Sharkey M.J. (eds), Advances in the Systematics of Fossil and Modern Insects: Honouring Alexandr Rasnitsyn. *ZooKeys*, 130, 461-472. Doi: 10.3897/zookeys.130.1241.

Hübers M. & Kerp H., 2012. Oldest known mosses discovered in Mississippian (late Visean) strata of Germany. *Geology*. Doi : 10.1130/G33 122.1.

Hübers M., Kerp H., Schneider J.W., Gaitzsch B., 2013. Dispersed plant mesofossils from the Middle Mississippian of eastern Germany: Bryophytes, pteridophytes and gymnosperms. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 193, 38-56.

Ikegwuonu O.N. & Umeji O.P., 2016. Palynological age and palaeoenvironment of deposition of Mid-Cenozoic sediments around Umuahia, Niger delta basin, southeastern Nigeria. *Journal of African Earth Sciences* 117, 160-170.

Ilfios T., Assiged G., Matebe M., Suraphel M., Yonas H., et al., 2011. Geological map of the Addis Ababa area (NC37-10), scale 1:250,000. *Ethiopian Institute of Geological Survey*.

Jałoszyński P., & Perkovsky E., 2016. Diversity of Scydmaeninae (Coleoptera: Staphylinidae) in Upper Eocene Rovno amber. *Zootaxa*, 4157(1), 1-85.

Janicki J., Narula N., Ziegler M., Guénard B., Economo E.P., 2016. Visualizing and interacting with large-volume biodiversity data using client-server web-mapping applications: the design and implementation of antmaps.org. *Ecological Informatics*, 32, 185-193.

Jansen J.H.F., Giresse P., Moguedet G., 1984. Structural and sedimentary geology of the Congo and Southern Gabon continental shelf; a seismic and acoustic reflection survey. *Netherlands Journal of Sea Research*, 17(2-4), 364-384.

Jarzembowski E.A., Azar D., Nel A., 2008. A new chironomid (Insecta: Diptera) from Wealden amber (Lower Cretaceous) of the Isle of Wight (UK). *Geologica Acta*, 6(3), 285-291.

Jouault C., Ngo-Muller V., Zhang Q., Nel A., 2020a. New empidoid flies (Diptera: Atelestidae; Dolichopodidae) from mid-Cretaceous Burmese amber. *Palaeoentomology*, 3(2), 204-211. Doi : 10.11646/palaeoentomology.3.2.10.

Jouault C., Perrichot V., Nel A., 2020b. A new genus and species of parasitic wasps (Hymenoptera: Diapriidae) from Hkamti mid Cretaceous Burmese amber. *Cretaceous Research*, 115. Doi : 10.1016/j.cretres.2020.104533.

Kaddumi H.F., 2007. Amber of Jordan, the oldest prehistoric insects in fossilized resin, Third edition. *Publications of the Eternal River Museum of Natural History*, Amman, 298pp.

Kadima E., Delvaux D., Sebagenzi W.S.N., Tack L., Kabeya S.M., 2011. Structure and geological history of the Congo Basin: an integrated interpretation of gravity,magnetic and reflection seismic data. *Basin Research*, 23, 499-527. Doi: 10.1111/j.1365-2117.2011.00500.x.

Kanervo J. & Kozlov M.V., 2014. Diversity and abundance of arboreal psocids (Psocoptera) along latitudinal gradients in northern Europe. *European Journal of Entomology*, 111(1), 51-58. Doi : 10.14411/eje.2014.006.

Kebi-Tsoumou S.P.C., 2018. *La phase d'hyperextension (Sag) du rift de l'Océan Atlantique sud au Congo : milieux de dépôt, provenance des sédiments et paléoreliefs*. *Unpublished thesis*, Univ. Rennes 1, France.

Kerchev I.A. & Pousheva M.S., 2016. Olfactometric Evidence for Aggregation Pheromone Production by Females of the Four-Eyed Fir Bark Beetle Polygraphus proximus Blandf. (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae). *Entomological Review*, 96(7), 821-825.

Khalife A., Keller R.A., Billen J., Garcia F.H., Economo E.P., Peeters C., 2018. Skeletomuscular adaptations of head and legs of Melissotarsus ants for tunnelling through living wood. *Frontiers in Zoology*, 15(30). Doi : 10.1186/s12983-018-0277-6.

Kiefert L., Schollenbruch K., Wenxin X., 2015. Natural green amber from Ethiopia. In : *34th International Gemmological Conference,* 22-25.

Kieffer B., Arndt N., Lapierre H., Bastien F., Bosch D., et al., 2004. Flood and Shield Basalts from Ethiopia: Magmas from the African Superswell. *Journal of Petrology*, 45(4), 793-834. Doi : 10.1093/petrology/egg112.

Kim J., Lim H.S., Jung S., 2021. A first member of bamboo-feeding lineage plant bug (Hemiptera: Heteroptera: Miridae: Mecistoscelini) in mid-Cretaceous Burmese amber. *Cretaceous Research*, 121.

Kim J. & Jung S., 2019. Phylogeny of the plant bug subfamily Mirinae (Hemiptera: Heteroptera: Cimicomorpha: Miridae) based on total evidence analysis. *Systematic Entomology*, 44(4), 686-698.

Kirejtshuk A.G. & Azar D., 2008. New taxa of beetles (Insecta, Coleoptera) from Lebanese amber with evolutionary and systematic comments. *Alavesia*, 2, 15-46.

Kirejtshuk A.G. & Azar D., 2013. Current knowledge of Coleoptera (Insecta) from the Lower Cretaceous Lebanese amber and taxonomical notes for some Mesozoic groups. *Terrestrial Arthropod Reviews*, 6, 103-104.

Kirejtshuk A.G. & Nel A., 2016. Lidryopinae, new byrrhid subfamily from the Lower Cretaceous of France (Coleoptera, Byrrhidae). *Cretaceous Research*, 67, 140-147. Doi : 10.1016/j.cretres.2016.07.007.

Kirejtshuk A.G., Azar D, Beaver R.A., Mandelshtam M.Y., Nel, A., 2009. The most ancient bark beetle known: a new tribe, genus and species from Lebanese amber (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae). *Systematic Entomology*, 34, 101-112.

Kjærandsen J., Kurina O., Ólafsson E., 2007. The fungus gnats of Iceland (Diptera, Keroplatidae & Mycetophilidae). Insect Systematics and Evolution, 64, 61-96.

Klimaszewski J. & Watt J.C., 1997. Coleoptera: family-group review and keys to identification. *Fauna of New Zealand*, 37.

Koch C.L. & Berendt G.C., 1854. Die im Bernstein befindlichen Crustaceen, Myriapoden, Arachniden und Apteren der Vorwelt. In : Berendt G.C. (ed.), *Die in Bernstein Befindlichen Organischen Reste der Vorwelt Gesammelt in Verbindung mit Mehreren Bearbeitetet und Herausgegeben*, 1(2),1-124.

Kocsis L., Usman A., Jourdan A.L., Jumat N., Daud D., et al., 2020. The Bruneian record of "Borneo Amber": A regional review of fossil tree resins in the Indo-Australian Archipelago. *Earth-Science Reviews*, 201.

Krishna K., Grimaldi D.A., Krishna V., Engel M.S., 2013. Treatise on the Isoptera of the world. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 377(1).

Labandeira C.C., 2005. Fossil history and evolutionary ecology of Diptera and their associations with plants. In : Yeates D.K. & Wiegmann B.M. (eds.), *The Evolutionary Biology of Flies*, 217-273.

Labandeira C.C., 2006. The four phases of plant-arthropod associations in deep time. *Geológica acta*, 4(4), 409-438.

Labandeira C.C., 2014. Amber. In : Laflamme M., Schiffbauer J.D., Darroch S.A.F. (eds.), *Reading and writing of the fossil record: Preservational pathways of exceptional fossilization*, The Paleontological Society Papers, 20, 163-216.

Labandeira C.C., LePage B.A., Johnson A.H., 2001. A *Dendroctonus* bark engraving (Coleoptera, Scolytidae) from a middle Eocene *Larix* (Coniferales, Pinaceae), early or delayed colonization. *American Journal of Botany*, 88(11), 2026-2039.

Labandeira C.C., Kvaček J., Mostovski M.B., 2007. Pollination drops, pollen, and insect pollination of Mesozoic gymnosperms. *Taxon*, 56(3), 663-695.

Lak M. & Nel A., 2009. An enigmatic diapriidae wasp (Insecta, Hymenoptera) from French Cretaceous amber. *Geodiversitas*, 31, 137-144.

Lambert J.B. & Poinar G.O.J., 2002. Amber: the organic gemstone. *Accounts of Chemical Research*, 35, 628-636.

Lambert J.B., Tsai C.Y.H., Shah M.C., Hurtley A.E., Santiago-Blay J.A, 2012. Distinguishing amber and copal classes by proton magnetic resonance spectroscopy. *Archaeometry*, 54, 332-348. Doi : 10.1111/j.1475-4754.2011.00625.x.

Langenheim J.H., 1969. Amber: A Botanical Inquiry. *Science*, 163(3872), 1157-1169.

Langenheim J.H., 1990. Plant resins. *American Scientist*, 78(1), 16-24.

Langenheim J.H., 1995. Biology of Amber-Producing Trees: Focus on Case Studies of Hymenaea and Agathis. In : Anderson K.B. & Crelling J.C. (eds.), *Amber, Resinite and Fossil Resins*, 1-31.

Langenheim J.H., 2003. *Plant resins: chemistry, evolution, ecology, and ethnobotany*, 586 p.

Langenheim J.H., Stubblebine W.H., Lincoln D.E., Foster C.E., 1978. Implications of variation in resin composition among organs, tissues and populations in the tropical legume Hymenaea. *Biochemical systematics and ecology*, 6(4), 299-313.

LaPolla J.S., Dlussky G.M., Perrichot V., 2013. Ants and the fossil record. *Annual review of entomology*, 58, 609-630.

Lawrence J.F., Slipinski S.A., 2010. Oedemeridae Latreille, 1810. In : Leschen R.A.B., Beutel R.G., Lawrence J.F. (eds.), *Coleoptera, beetles, Volume 2: morphology and systematics (Elateroidea, Bostrichiformia, Cucujiformia partim)*, In : Kristensen N.P. & Beutel R.G. (eds.), *Handbook of zoology, A natural history of the phyla of the animal kingdom, Volume IV: Arthropoda: Insecta, Part 38*, 674-681.

Lee G.E., Kolberg L., Bechteler J., Schäfer-Verwimp A., Renner M.A.M., 2017. The leafy liverwort genus Lejeunea (Porellales, Jungermanniopsida) in Miocene Dominican amber. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 238, 144-150.

Le Gall P. & Nel A., 2013. Paléoentomologie des insectes associés aux plantes. In : *Interactions insectes-plantes,* 23-31.

Leschen R.A.B., Lawrence J.F., Kuschel G., Thorpe S., Wang Q., 2003. Coleoptera genera of New Zealand. *New Zealand Entomologist*, 26, 15-28.

Levin D.A., 1973. The role of trichomes in plant defense. *The Quarterly Review of Biology*, 48(1), 3-15.

Li H.T., Yi T.S., Gao L.M., Ma P.F., Zhang T., et al., 2019. Origin of angiosperms and the puzzle of the Jurassic gap. *Nature Plants*, 5, 461-470. Doi : 10.1038/s41477-019-0421-0.

Licht A., Win Z., Westerweel J., Cogné N., Morley C.K., et al., 2020. Magmatic history of central Myanmar and implications for the evolution of the Burma Terrane. *Gondwana Research*, 87, 303-319. Doi : 10.1016/j.gr.2020.06.016.

Lidgard S. & Crane P.R., 1990. Angiosperm diversification and Cretaceous floristic trends: a comparison of palynofloras and leaf macrofloras. Paleobiology,16(1), 77-93.

Lyu D., 2008. Taxonomic Study on the Poneromorph Subfamilies Group (Hymenoptera: Formicidae) in Korea. Korean Journal of Applied Entomology, 47(4), 315-331.

Magnussen T., 2020. *Integrative taxonomy and systematics of Allodia Winnertz (Diptera, Mycetophilidae). Unpublished thesis*, Univ. Oslo Natural History Museum, Norway.

Maksoud S. & Azar N., 2020. Lebanese amber: latest updates. *Palaeoentomology*, 3(2), 125-155. Doi: 10.11646/palaeoentomology.3.2.2.

Maksoud S. & Azar N., 2021. Hjoula: A remarkable mid-Cenomanian Lebanese fossil fish Lagerstätte now also promising for fossil insects. *Palaeoentomology*, 4(3), 223-227. Doi : 10.11646/palaeoentomology.4.3.8.

Maksoud S., Azar D., Granier B., Gèze R., 2017. New data on the age of the Lower Cretaceous amber outcrops of Lebanon. *Palaeoworld*, 26, 331-338. Doi : 10.1016/j.palwor.2016.03.003.

Maksoud S., Taleb K., Azar D., 2019. Four new Lower Barremian amber outcrops from Northern Lebanon. *Palaeoentomology*, 002(4), 333-339. Doi : 10.11646/palaeoentomology.2.4.6.

Maksoud S., Taleb K., Gèze R., Azar D., 2020. New early Barremian amber outcrops from Lebanon. *Palaeoentomology*, 3(6), 569-573. Doi : 10.11646/palaeoentomology.3.6.7.

Maksoud S., Zaidan O.T., Azar D., 2021a. Kfar Selouan: A new early Barremian fossiliferous amber outcrop from Lebanon. *Palaeoentomology*, 4(3), 257-265. Doi : 10.11646/palaeoentomology.4.3.13.

Maksoud S., Taleb K., Azar D., 2021b. New early Barremian fossiliferous amber outcrop from North Lebanon. *Palaeoentomology*, 4(1), 23-26. Doi : 10.11646/palaeoentomology.4.1.4.

Maldonado Capriles J., & Poinar G.O., 1995. *Stomatomiris*, a new fossil mirid genus in Dominican amber (Heteroptera: Miridae). *Caribbean Journal of Science*, 31, 281-283.

Mank H.G., 1923. The Biology of the Staphylinidæ. *Annals of the Entomological Society of America*, 16(3), 220-237. Doi : 10.1093/aesa/16.3.220.

Martill D.M., Loveridge R.F., Andrade J.A.F.G., Cardoso A.H., 2005. An unusual occurrence of amber in laminated limestones: the Crato Formation Lagerstätte (Early Cretaceous) of Brazil. *Palaeontology*, 48(6), 1399-1408.

Martínez-Delclòs X., Briggs D.E.G., Peñalver E., 2004. Taphonomy of insects in carbonates and amber. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 203, 19-64. Doi : 10.1016/S0031-0182(03)00643-6.

Mays C. & Stilwell J.D., 2013. Pollen and spore biostratigraphy of the mid-Cretaceous Tupuangi Formation, Chatham Islands, NewZealand. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 192, 79-102. Doi : 10.1016/j.revpalbo.2012.12.008.

Mays C., Coward A.J., O'Dell L., Tappert R., 2019. The botanical provenance and taphonomy of Late Cretaceous Chatham amber, Chatham Islands, New Zealand. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 260, 16-26. Doi : 10.1016/j.revpalbo.2018.08.004.

McAlpine J. & Martin J., 1969. Canadian amber-a paleontological treasure-chest. *The Canadian Entomologist*, 101(8), 819-838. Doi:10.4039/Ent101819-8.

McCoy V.E., Boom A., Solórzano Kraemer M.M., Gabbott S.E., 2017. The chemistry of American and African amber, copal, and resin from the genus *Hymenaea*. *Organic Geochemistry*, 113, 43-54. Doi : 10.1016/j.orggeochem.2017.08.005.

McKellar R., Glasier J.R.N., Engel M.S., 2013. New ants (Hymenoptera, Formicidae, Dolichoderinae) from Canadian Late Cretaceous amber. *Bulletin of Geosciences*, 88(3), 583-594. Doi : 10.3140/bull.geosci.1425.

Mertens E., 1933. Recherches sur le copal du Congo. *Bulletin des séances–Institut Royal Colonial* Belge, 4, 268-291.

Mockford E.L., Lienhard C., Yoshizawa K., 2013. Revised classification of « Psocoptera » from Cretaceous amber, a reassessment of published information. *Insecta matsumurana, new series*, 69, 1-26.

Moreau, C.S., 2008. Unraveling the evolutionary history of the hyperdiverse ant genus *Pheidole* (Hymenoptera: Formicidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 48(1), 224-239.

Moreau C.S., Dell C.D., Vila R., Archibald B.S., Pierce N.E., 2006. Phylogeny of the ants: diversification in the age of angiosperms. *Science*, 312, 101-104. Doi : 10.1126/science.1124891.

Mound L.A., 2005. Thysanoptera: diversity and interactions. *Annual Reviews of Entomology*, 50, 247-269. Doi : 10.1146/annurev.ento.49.061802.123318.

Mound L.A. & Teulon D.A.J., 1995. Thysanoptera as phytophagous opportunists. In: Parker B.L., Skinner M., Lewis T. (eds.), *Thrips Biology and Management*, 276, 3-19. Doi : 10.1007/978-1-4899-1409-5_1.

Munro J.B., Heraty J.M., Burks R.A., Hawks D., Mottern J., et al., 2011. A Molecular Phylogeny of the Chalcidoidea (Hymenoptera). *PLoS ONE*, 6(11). Doi :10.1371/journal.pone.0027023.Nel A. & Coty D, 2016. A fossil dung midge in Mexican amber (Diptera: Scatopsidae). Palaeontologia Electronica, 19.2.22A: 1-6.

Nel A. & Prokop J., 2006. New fossil gall midges from the earliest Eocene French amber (Insecta, Diptera, Cecidomyiidae). *Geodiversitas*, 28(1), 37-54.

Nel A., Prokop J., Ploëg G., Millet J., 2005. New Psocoptera (Insecta) from the lowermost Eocene amber of Oise, France. *Journal of Systematic Palaeontology*, 3(4), 371-391. Doi : 10.1017/S1477201905001598.

Nel A., Waller A., Poinar, G.O., 2006. The first fossil Myopsocidae (Psocoptera) in Dominican amber. *Zootaxa*, 1349, 63-68.

Newton A.F., Thayer M.K., Ashe J.S., Chandler D.S., 2000. 22-Staphylinidae Latreille, 1802. *American beetles*, 1, 272-418.

Nohra Y., 2015. *Résines végétales actuelles et fossiles: origine, caractérisation chimique et évolution. Unpublished thesis*, Univ. Rennes 1, France.

Nohra Y.A., Perrichot V., Jeanneau L., Le Pollès L., Azar D., 2015. Chemical characterization and botanical origin of French ambers. *Journal of Natural Products*, 78(6), 1284-1293. Doi : 10.1021/acs.jnatprod.5b00 093.

Nudds J. & Selden P., 2008. Fossil-Lagerstätten. *Geology Today*, 24(4), 153-158.

Ola P.S. & Adeoti B., 2017. Palynomorphs of the First Down-Hole Shale Occurrence in Three Contiguous Basins in Nigeria: Implication on the K-Pg Boundary. *Geosciences Research*, 2(3), 151-160.

Oliveira S.S. & Amorim D.S., 2014. Catalogue of Neotropical Diptera. Mycetophilidae. *Neotropical Diptera*, 25, 1-87.

Ortega-Blanco J., Peñalver E., Delclòs X., Engel M.S., 2011. False fairy wasps in Early Cretaceous amber from Spain (Hymenoptera: Mymarommatoidea). *Palaeontology*, 54(3), 511-523. Doi : 10.1111/j.1475-4983.2011.01049.x.

Ortega-Blanco J., McKellar R.C., Engel M.S., 2014. Diverse scelionid wasps from Early Cretaceous Álava amber, Spain (Hymenoptera, Platygastroidea). *Bulletin of Geosciences*, 89(3), 553-571. Doi : 10.3140/bull.geosci.1463.

Ospina-Sánchez C.M., Soto-Adames F.N., González G., 2020. Checklist and distribution of Collembola from Greater Puerto Rico. *Biodiversity Data Journal*, 8. Doi : 10.3897/BDJ.8.e52 054.

Paiva T.S. & Carvalho I.S., 2021. A putatively extinct higher taxon of Spirotrichea (Ciliophora) from the Lower Cretaceous of Brazil. *Scientific reports*, 11(19 110). Doi : 10.1038/s41 598.021-97 709-2.

Patiño J. & Vanderpooorten A., 2018. Bryophyte biogeography. *Critical reviews in Plant Sciences*, 37(2-3), 175-209.

Peeters C., Foldi I., Matile-Ferrero D., Fisher B.L., 2017. A mutualism without honeydew: what benefits for Melissotarsus emeryi ants and armored scale insects (Diaspididae). *PeerJ*, 5.

Peñalver E., Ortega-Blanco J., Delclòs X., 2010. Mesozoic Evaniidae (Insecta, Hymenoptera) in Spanish amber: Reanalysis of the Phylogeny of Evanioidea. *Acta Geologica Sinica*, 84(4), 809-827.

Peñalver E., Labandeira C.C., Barrón E., Delclòs X., Nel P., et al., 2012. Thrips pollination of Mesozoic gymnosperms. *PNAS*, 109(22), 8623-8628. Doi : 10.1073/pnas.1120499109.

Peñalver E., Arillo A., Pérez-de la Fuente R., Riccio M.L., Delclòs X., et al., 2015. Long proboscid flies as pollinators of Cretaceous gymnosperms. *Current Biology*, 25(14), 1917-1923.

Penney D., 2010. *Biodiversity of fossils in amber from the major world deposits.* Penney D. (ed.), 305pp.

Penteado-Dias A.M. & Pasenow Braga S.M., 2002. First record of Mymarommatidae (Hymenoptera) from Brazil. Revista Brasileira de Zoologia, 19(2), 629-630.

Pereira R., Carvalho I.S., Simoneit B.R.T., Azevedo D.A., 2009. Molecular composition and chemosystematic aspects of Cretaceous amber from the Amazonas, Araripe and Recôncavo basins, Brazil. *Organic Geochemistry,* 40, 863-875. Doi : 10.1016/j.orggeochem.2009.05.002.

Pereira R., Carvalho I.S., Fernandes A.C.S., Azevedo D.A., 2011a. Chemotaxonomical Aspects of Lower Cretaceous Amber from Recôncavo Basin, Brazil. *Journal of the Brazilian Chemical Society*, 22(8), 1511-1518.

Pereira R., San Gil R.A.S., Carvalho I.S., Fernandes A.C.S., Azevedo D.A., 2011b. Solid state 13C NMR analysis of Brazilian Cretaceous ambers. *Journal of Brazilian Chemical Society*, 22, 92-97.

Pereira R., Lima F.J., Simbras F.M., Bittar S.M.B., Kellner A.W.A., et al., 2020. Biomarker signatures of Cretaceous Gondwana amber from Ipubi Formation (Araripe Basin, Brazil) and their palaeobotanical significance. *Journal of South American Earth Sciences*, 98. Doi : 10.1016/j.jsames.2019.102413.

Pérez-Gelabert D.E., 1999. La biota fossil del amber dominicano: catalogo sistematico y bibliografia. *Hispaniolana, nueva serie*, 1.

Peris D., 2020. Coleoptera in amber from Cretaceous resiniferous forests. *Cretaceous Research*, 113. Doi : 10.1016/j.cretres.2020.104484.

Peris D. & Ruzzier E., 2013. A new tribe, new genus, and new species of Mordellidae (Coleoptera: Tenebrionoidea) from the Early Cretaceous amber of Spain. *Cretaceous Research*, 45, 1-6. Doi : 10.1016/j.cretres.2013.07.002.

Peris D., Chatzimanolis S., Delclòs X., 2014. Diversity of rove beetles (Coleoptera: Staphylinidae) in early Cretaceous Spanish amber. *Cretaceous Research*, 48, 85-95.

Peris D., Ruzzier E., Perrichot V., Delclòs X., 2016. Evolutionary and paleobiological implications of Coleoptera (Insecta) from Tethyan-influenced Cretaceous ambers. *Geoscience Frontiers*, 7, 695-706. Doi : 10.1016/j.gsf.2015.12.007.

Peris D., Pérez-de-la-Fuente R., Peñalver E., Delclòs X., Barrón E., et al., 2017. False blister beetles and the expansion of gymnosperm-insect pollination modes before angiosperm dominance. *Current Biology*, 27, 897-904. Doi : 10.1016/j.cub.2017.02.009.

Peris D., Labandeira C.C., Barrón E., Delclòs X., Rust J., et al., 2020. Generalist Pollen-Feeding Beetles during the Mid-Cretaceous. *Iscience*, 100913. Doi : 10.1016/j.isci.2020.100913.

Perkovsky E.E., 2009. On finding a single-clawed aphid, *Germaraphis ungulata* (Homoptera, Aphidinea), in a syninclusion with the ant Monomorium mayrianum (Hymenoptera, Formicidae) in the Saxonian amber. *Paleontological Journal*, 43(9), 1006-1007.

Perkovsky E.E., 2016. Tropical and holarctic ants in Late Eocene ambers. *Vestnik zoologii*, 50(2), 111-122. Doi : 10.1515/vzoo-2016-0014.

Perkovsky E.E. & Wegierek P., 2017. Oldest amber species of Palaeoaphididae (Hemiptera) from Baikura (Taimyr amber). *Cretaceous Research*, 80, 56-60. Doi : 10.1016/j.cretres.2017.08.013.

Perrichot V., 2003. *Environnements paraliques à ambre et à végétaux du Crétacé Nord-Aquitain (Charentes, Sud-Ouest de la France). Unpublished thesis*, Univ. Rennes 1, France.

Perrichot V., 2019. New Cretaceous records and the diversification of crown-group ants (Hymenoptera: Formicidae). In : *8th International congress on fossil insects, arthropods and amber.*

Perrichot V. & Nel A., 2008. A new belytine wasp in Cretaceous amber from France (Hymenoptera: Diapriidae). *Alavesia*, 2, 203-209.

Perrichot V., Azar D., Neraudeau D., Nel A., 2003. New Psocoptera in the Early Cretaceous amber of SW France and Lebanon (Insecta: Psocoptera: Trogiomorpha). *Geological Magazine*, 140(6), 669-683. Doi : 10.1017/S0016756803008355.

Perrichot V., Antoine P.O., Salas-Gismondi R., Flynn J.J., Engel M.S., 2014. The genus *Macroteleia* Westwood in Middle Miocene amber from Peru (Hymenoptera, Platygastridae s.l., Scelioninae). *ZooKeys*, 426, 119-127. Doi: 10.3897/ zookeys.426.7822.

Perrichot V., Boudinot B.E., Cole J., Delhaye-Prat V., Esnault J., et al., 2016. African fossiliferous amber: A review. In: Penney D., Ross A.J., (eds.), *Abstract book of the 7th international conference on fossil insects, arthropods and amber*, 41.

Perrichot V., Boudinot B., Chény C., Cole J., Jeanneau L., et al., 2018. The age and paleobiota of Ethiopian amber revisited. In : *5th International Paleontological Congress*, *Paris, France, Abstract book*, 23.

Pie M.R. & Traniello J.F.A., 2007. Morphological evolution in a hyperdiverse clade: the ant genus *Pheidole*. *Journal of Zoology*, 271(1), 99-109.

Pinent S.M.J., Romanowski H.P., Redaelli L.R., Pinent C.E.C., 2005. Thysanoptera diversity: survey of the species occuring at Parque Estadual de Itapuã, Viamão, RS, Brazil. In : Marullo R. & Mound L. (eds.), *Thrips and tospoviruses, Proceedings of the 7th international symposium on Thysanoptera*, 289-291.

Panche-Chocué J., González-Obando R., García Aldrete A.N., 2020. Diversity and vertical distribution of psocids (Psocodea: Psocoptera) in two forests of the Colombian Amazon. *Revista de Biología Tropical*, 68(3), 898-908.

Poinar G.O., 1992. *Life in Amber*. *Stanford University Press,* 65pp.

Poinar G.O.J., 1993. Insects in amber. *Annual Review of Entomology*, 46, 145-159. Doi : 10.1146/annurev.en.38.010193.001045.

Poinar G.O.J., 2019. Burmese amber: Evidence of Gondwanan origin and Cretaceous dispersion. *Historical Biology*, 31, 1304-1309. Doi : 10.1080/08912963.2018.1446531.

Poinar G.O.J. & Legalov A.A., 2019. A key to the bark beetles (Coleoptera, Scolytidae) of Dominican amber. *Baltic Journal of Coleopterology*, 19(2), 135-140.

Popov Y., Kosmowska-Ceranowicz B., Herczek A., Kupryjanowicz J., 2011. Review of true bugs (insecta: Hemiptera, heteroptera) from the amber collection of the Museum of the Earth of PAS in Warsaw with some remarks on heteropteran insects from Eocene European amber. *Polish Journal of Entomology*, 80(4), 699. Doi : 10.2478/v10200-011-0054-8.

Poropat S.F. & Colin J.P., 2012. Early Cretaceous ostracod biostratigraphy of eastern Brazil and western Africa: an overview. *Gondwana Research*, 22, 772-798. Doi : 10.1016/j.gr.2012.06.002.

Proud D.N., Felgenhauer B.E., Townsend V.R.J., Osula D.O., Gilmore III W.O., et al., 2012. Diversity and Habitat Use of Neotropical Harvestmen (Arachnida: Opiliones) in a Costa Rican Rainforest. *ISRN Zoology*. Doi : 10.5402/2012/549765.

Pureswaran D.S., Sullivan B.T., Ayres M.P., 2006. Fitness consequences of pheromone production and host selection strategies in a tree-killing bark beetle (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). *Oecologia*, 148, 720-728. Doi : 10.1007/s00442-006-0400-9.

Pynaert L., 1924. Le copal et son exploitation au Congo belge. *Bulletin Agricole du Congo Belge*, 15(2), 334-359.

Ragazzi E. & Schmidt A.R., 2011. Amber. In : Reitner J. & Thiel V. (eds.), *Encyclopedia of Geobiology, Encyclopedia of Earth Sciences Series*, 24-36. Doi : 10.1007/978-1-4020-9212-1_9.

Radchenko A., Dlussky G.M., Gröhn C, 2019. New extinct species of the ant genus *Carebara* (Hymenoptera: Formicidae) from the Late Eocene European ambers. In : *Annales Zoologici*, 69(3), 609-616.

Radchenko A.G. & Perkovsky E.E., 2009. *Monomorium kugleri* n. sp., a new fossil ant species (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae) from the late Eocene Rovno Amber (Ukraine). *Israel Journal of entomology*, 39, 99-103.

Rasnitsyn A.P., Öhm-Kühnle C., 2018. Three new female *Aptenoperissus* from mid-Cretaceous Burmese amber (Hymenoptera, Stephanoidea, Aptenoperissidae): unexpected diversity of paradoxical wasps suggests insular features of source biome. *Cretaceous Research*, 91, 168-175. Doi : 10.1016/j.cretres.2018.06.004.

Rasnitsyn A.P. & Öhm-Kühnle C., 2019. Revision of the Cretaceous Proctotrupomorpha (Insecta, Hymenoptera) of Australia. *Cretaceous Research*, 100, 91-96.

Reiner-Drehwald M.E., Schmidt A.R., Heinrichs J., 2012. The genus *Lejeunea* in Miocene amber from the Dominican Republic. *Cryptogamie, Bryologie*, 33(1), 33-38.

Ren D., 1998. Flower-associated Brachycera flies as fossil evidence for Jurassic angiosperm origins. *Science*, 280(5360), 85-88.

Ricardi-Branco F., Rohn R., Longhim M.E., Costa J.S., Martine A.M., et al., 2016. Rare Carboniferous and Permian glacial and non-glacial bryophytes and associated lycophyte megaspores of the Parana Basin, Brazil: A new occurrence and paleoenvironmental considerations. *Journal of South American Earth Sciences*, 72, 63-75.

Robin N., D'Haese C., Barden P., 2019. Fossil amber reveals springtails' longstanding dispersal by social insects. *BMC Evolutionary Biology*, 19(213). Doi : 10.1186/s12862-019-1529-6.

Ross H.H., 1944. The caddis flies, or Trichoptera, of Illinois. *Illinois Natural History Survey Bulletin*, 23(1), 1-326.

Rusek J., 1998. Biodiversity of Collembola and their functional role in the ecosystem. *Biodiversity and Conservation*, 7, 1207-1219.

Saint Martin J.P. & Saint Martin S., 2021. Amber, from deposit to inclusions: new data. *Bulletin de la Société Géologique de France,* 192(1). Doi : 10.1051/bsgf/2021001.

Salard-Cheboldaeff M. & Dejax J., 1991. Evidence of Cretaceous to Recent West African intertropical vegetation from continental sediment spore-pollen analysis. *Journal of African Earth Sciences*, 12(1-2), 353-361.

Santos F.E. & Albuquerque M.I.C., 2006. Diversity and distribution of oribatidmites (Acari: Oribatida) in a lowland rain forest in Peru and in several environments of the Brazilians states of Amazonas, Rondônia, Roraima and Pará. *Brazilian Journal of Biology*, 66(4), 999-1020. Doi : 10.1590/S1519-69842006000600007.

Sargent R.D. & Otto S.P., 2004. A phylogenetic analysis of pollination mode and the evolution of dichogamy in angiosperms. *Evolutionary Ecology Research*, 6, 1183-1199.

Savoye B., Babonneau N., Dennielou B., Bez M., 2009. Geological overview of the Angola–Congo margin, the Congo deep-sea fan and its submarine valleys. *Deep Sea Research II*, 56(23), 2169-2182. Doi : 10.1016/j.dsr2.2009.04.001. Insu-00429479.

Sayre R.M., Smiley R.L., Walter D.E., 1992. Report of a teneriffiid mite (acari) in Baltic amber and notes on recent discoveries. *International Journal of Acarology*, 18(4), 303-305. Doi : 10.1080/01647959208683964.

Schatz H. & Behan-Pelletier V., 2008. Global diversity of oribatids (Oribatida: Acari: Arachnida). *Hydrobiologia*, 595, 323-328. Doi : 10.1007/s10750-007-9027-z.

Scheffrahn R.H., Su N.Y., Křeček J., 2001, *Glyptotermes amplus*, a new dampwood termite (Isoptera: Kalotermitidae) from St. Lucia. *Florida Entomologist*, 84, 426-430.

Schlee D. & Glöckner W., 1978. Bernstein-Bernsteine und Bernstein-Fossilien. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, C(8), 1-72.

Schmidt C.A. & Shattuck S.O., 2014. The higher classification of the ant subfamily Ponerinae (Hymenoptera: Formicidae), with a review of ponerine ecology and behavior. *Zootaxa* 3817, 1-242. Doi : 10.11646/zootaxa.3817.1.1.

Schmidt A.R., Ragazzi E., Coppellotti O., Roghi G., 2006. A microworld in Triassic amber. *Nature*, *Brief communications*, 444, 835.

Schmidt A.R., Perrichot V., Svojtka M., Anderson K.B., Belete K.H., et al., 2010. Cretaceous African life captured in amber. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 107, 7329-7334. Doi : 10.1073/pnas.1000948107.

Schmidt A.R., Jancke S., Lindquist E.E., Ragazzi E., Roghi G., et al., 2012. Arthropods in amber from the Triassic Period. *PNAS*, 109(37), 14796-14801. Doi : 10.1073/pnas.1208464109.

Schmidt A.R., Kaulfuss U., Bannister J.M., Baranov V., Beimforde C., et al., 2018. Amber inclusions from New Zealand. *Gondwana Research*, 56, 135-146.

Selden P.A. & Ren D., 2017. A review of Burmese amber arachnids. *The Journal of Arachnology*, 45(3), 324-343.

Sellnick M., 1919. Die Oribatiden der Bernsteinsammlung der Universität Königsberg I. *Pr. Schriften der Physikalisch-Ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg*, 59, 21-42

Seyfullah L.J., Beimforde C., Corso J.D., Perrichot V., Rikkinen J., et al., 2018. Production and preservation of resins, past and present. *Biological Reviews*, 93, 1684-1714. Doi : 10.1111/brv.12414.

Seyfullah L.J., Roberts E.A., Schmidt A.R., Ragazzi E., Anderson K.B., et al., 2020. Revealing the diversity of amber source plants from the Early Cretaceous Crato Formation, Brazil. *BMC Evolutionary Biology*, 20, 107. Doi : 10.1186/s12862-020-01651-2.

Shatrov A.B., 2012. Functional morphology and ultrastructure of mouthparts in unfed water mite larvae *Piona carnea* (Koch, 1836) (Acariformes: Pionidae). *Zoologischer Anzeiger*, 251, 85-100. Doi : 10.1016/j.jcz.2011.05.007.

Shelton G.W.K., Stockey R.A., Rothwell G.W., Tomescu A.M.F., 2015. Exploring the fossil history of pleurocarpous mosses: Tricostaceae fam. nov. from the Cretaceous of Vancouver Island, Canada. *American Journal of Botany*, 102(11), 1883-1900.

Sidorchuk E.A., Schmidt A.R., Ragazzi E., Roghi G., Lindquist E.E., 2015. Plant-feeding mite diversity in Triassic amber (Acari: Tetrapodili). *Journal of Systematic Palaeontology*, 13(2), 129-151. Doi : 10.1080/14772019.2013.867373.

Skuhravá M. & Skuhravý V., 2009. Species richness of gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) in Europe (West Palaearctic): biogeography and coevolution with host plants. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*, 73, 87-156.

Smith I.M., 1978. Descriptions and observations on host associations of some larval Arrenuroidea (Prostigmata: Parasitengona), with comments on phylogeny in the superfamily. *The Canadian Entomologist*, 110, 957-1001.

Smith B.P., 1988. Host-Parasite Interaction and Impact of Larval Water Mites on Insects. *Annual Review of Entomology*, 33(1), 487-507.

Smith I.M., Cook D.R., Smith B.P., 2010. Chapter 15-Water Mites (Hydrachnidiae) and Other Arachnids. In Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates (Third Edition). Thorp J.H. & Covich A.P. (eds.), 485-586. Doi : 10.1016/B978-0-12-374855-3.00015-7.

Smith T.R. & Cave R.D., 2006. The Cybocephalidae (Coleoptera) of America North of Mexico. *Annals of the Entomological Society of America*, 99(5), 776-792.

Smith T.R. & Cave R.D., 2007a. The Cybocephalidae (Coleoptera) of Mexico. *Annals of the Entomological Society of America*, 100(6), 839-849.

Smith T.R. & Cave R.D., 2007b. The Cybocephalidae (Coleoptera) of the West Indies and Trinidad. *Annals of the Entomological Society of America*, 100(2), 164-172.

Søli G.E.E., Vockeroth J.R., Matile, L., 2000. Families of Sciaroidea. In : Papp L. & Darvas B. (eds), *Contributions to a Manual of Palaearctic Diptera*, 49-92.

Solórzano Kraemer M.M., 2007. Systematic, palaeoecology, and palaeobiogeography of the insect fauna from Mexican amber. *Palaeontographica Abteilung A Band*, 282(1-6), 1-133. Doi : 10.1127/pala/282/2007/1.

Solórzano Kraemer M.M., Kraemer A.S., Stebner F., Bickel D.J., Rust J., 2015. Entrapment bias of arthropods in Miocene amber revealed by trapping experiments in a tropical forest in Chiapas, Mexico. *PLoS ONE* 10(3). Doi : 10.1371/journal.pone.0118820.

Solórzano-Kraemer M.M., Delclòs X., Engel M.S., Peñalver E., 2020. A revised definition for copal and its significance for palaeontological and Anthropocene biodiversity-loss studies. *Scientific Reports*, 10(19904), 1-10. Doi : 10.1038/s41598-020-76808-6.

Soltis D., Bell C., Kim S., Soltis P., 2008. Origin and early evolution of angiosperms. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1-22. Doi : 10.1196/annals.1438.005.

Sonibare O.O., Agbaje O.B., Jacob D.E., Faithfull J., Hoffmann T., Foley S.F., 2014. Terpenoid composition and origin of amber from the Cape York Peninsula, Australia. *Australian Journal of Earth Sciences*, 61, 979-985. Doi : 10.1080/08120099.2014.960897.

Stebner F. & Solórzano Kraemer M.M., 2014. Systematic and palaeoecology of Psychodidae (Insecta: Diptera) from Miocene Mexican amber. *Palaeontographica, Abteilung A*, 303(1-3), 1-21.

Steinberger Y. & Wallwork J.A., 1985. Composition and vertical distribution patterns of the microarthropod fauna in a Negev desert soil. *Journal of Zoology*, 206(3), 329-339. Doi : 10.1111/j.1469-7998.1985.tb05662.x.

Stilwell J.D., Langendam A., Mays C., Sutherland L.J.M., Arillo A., et al., 2020. Amber from the Triassic to Paleogene of Australia and New Zealand as exceptional preservation of poorly known terrestrial ecosystems. *Scientific Reports*, 10(5703). Doi : 10.1038/s41598-020-62252-z.

Stryjecki R., Zawal A., Gadawski P., Buczynska E., Buczynski P., 2015. New host-parasite associations of Hydrachnidia (Acari) on Chironomidae (Diptera) from Poland. *Biologia*, 70(9), 1210-1214. Doi : 10.1515/biolog-2015-0136.

Szwedo J., 2002. Amber and amber inclusions of planthoppers, leafhoppers and their relatives (Hemiptera, Archaeorrhyncha et Clypaeorrhyncha). In : Holzinger W. (ed.), *Zikaden – leafhoppers, planthoppers and cicadas (Insecta: Hemiptera: Auchenorrhyncha), Denisia,* 4*, Zugleich Kataloge des OÖ. Landesmuseums Linz, Neue Folge Nr.* 176, 37-56.

Szwedo J., Gębicki C., Kowalewska M., 2010. *Microelectrona cladara* gen. et sp. nov.: a new Protodikraneurini from the Eocene Baltic amber (Hemiptera: Cicadomorpha: Cicadellidae: Typhlocybinae). *Acta Geologica Sinica*, 84(4), 696-704.

Tang C., Shi C., Wang S., Yang D., 2019. The first report of Dolichopodidae from mid-Cretaceous amber of Northern Myanmar. *Cretaceous Research*, 104. Doi : 10.1016/j.cretres.2019.07.009.

Thiel V., Lausmaa J., Sjövall P., Ragazzi E., Seyfullah L.J., et al., 2016. Microbe-like inclusions in tree resins and implications for the fossil record of protists in amber. *Geobiology*, 14, 364-373. Doi : 10.1111/gbi.12180.

Tigil B., Ilfios T., Abiy A., Genet Y., Teferi Z., et al., 2009a. Geological map of the Were Ilu area (NC37-7), scale 1:250,000. *Ethiopian Institute of Geological Survey*.

Tigil B., Ilfios T., Abiy A., Genet Y., Teferi Z., et al., 2009b. Geology of the Were-Ilu Area. *Geological Survey of Ethiopia*, Memoir 25, 56pp.

Thornton I., 1985. The Geographical and Ecological Distribution of Arboreal Psocoptera. *Annual Review of Entomology*, 30(1), 175-196.

True R.P. & Snow A.G., 1949. Gum flow from turpentine pines inoculated with the pitch-canker Fusarium. *Journal of Forestry*, 47(11), 894-899.

Turrisi G.F. & Ellenberger S., 2019. New aulacid wasps from the mid-Cretaceous of Myanmar (Hymenoptera: Evanioidea). *Cretaceous Research*, 99, 334-346. Doi : 10.1016/j.cretres.2019.02.022.

Ulitzka M.R., 2020. Two fossil thrips from Ethiopian amber (Thysanoptera) with description of *Merothrips aithiopicus* sp. n. (Thysanoptera: Merothripidae). *Zootaxa*, 4786(2), 283-288. Doi : 10.11646/zootaxa.4786.2.10.

Valença L.M.M., Neumann V.H., Mabesoone J.M., 2003. An overview on Callovian-Cenomanian intracratonic basins of Northeast Brazil: Onshore stratrigraphic record of the opening of the southern Atlantic. *Geologica Acta*, 1(3), 261-275.

Varela-Hernández F. & Riquelme F., 2021. A New Ant Species of the Genus *Pheidole* Westwood, 1839 from Miocene Mexican Amber. *Southwestern Entomologist*, 46(1), 75-82. Doi : 10.3958/059.046.0107

Vávra N., 2009. Amber, fossil resins, and copal - contributions to the terminology of fossil plant resins. *Denisia*, 26, 213-222.

Vea I.M. & Grimaldi D.A., 2015. Diverse new scale insects (Hemiptera: Coccoidea) in amber from the Cretaceous and Eocene with a phylogenetic framework for fossil Coccoidea. *American Museum Novitates*, 3823.

Wang B., Zhang H., Azar D., 2011. The first Psychodidae (Insecta, Diptera) from the Lower Eocene Fushun amber of China. *Journal of Paleontology*, 85(6), 1154-1159.

Wang B., Shi G., Xu C., Spicer R.A., Perrichot V., et al., 2021. The mid-Miocene Zhangpu biota reveals an outstandingly rich rainforest biome in East Asia. *Sciences Advances*, 7, 1-7.

Wappler T., Labandeira C.C., Engel M.S., Zetter R., Grímsson F., 2015. Specialized and generalized pollen-collection strategies in an ancient bee lineage. *Current Biology*, 25, 3092-3098. Doi : 10.1016/j.cub.2015.09.021.

Ward P.S., 1990. The ant subfamily Pseudomyrmecinae (Hymenoptera: Formicidae): generic revision and relationship to other formicids. *Systematic Entomology*, 15, 449-489.

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. Doi : 10.1111/j.1365-3113.2004.00281.x.

Ward P.S., Brady S.G., Fisher B.L., Schultz T.R., 2015. The evolution of myrmicine ants: phylogeny and biogeography of a hyperdiverse ant clade (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology*, 40, 61-81. Doi : 10.1111/syen.12090.

Watt J.C., 1971. Entomology of the Aucklands and other islands south of New Zealand: Coleoptera: Scarabaeidae, Byrrhidae, Ptinidae, Tenebrionidae. *Pacific Insects Monograph*, 27, 193-224.

Westerweel J., Roperch P., Licht A., Dupont-Nivet G., Win Z., et al., 2019. Burma Terrane part of the Trans-Tethyan arc during collision with India according to palaeomagnetic data. *Nature Geoscience*, 12, 863-868. Doi: 10.1038/s41561-019-0443-2.

Wiggins G.B., 2004. Caddisflies: the underwater architects. *University of Toronto Press*, 292 pp.

Wikström N., Savolainen V., Chase M.W., 2001. Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences*, 268(1482), 2211-2220. Doi : 10.1098/rspb.2001.1782.

Wilf P., Escapa I.H., Rubén Cúneo R., Kooyman R.M., Johnson K.R., et al., 2014. First South American *Agathis* (Araucariaceae), Eocene of Patagonia. *American Journal of Botany*, 101(1), 156-179. Doi : 10.3732/ajb.1300327.

Wilson E.O., 1985. Ants of the Dominican amber (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*, 92, 11-37.

Wilson E.O. 2003. *Pheidole* in the New World. a dominant, hyperdiverse ant genus. *Harvard University Press*, 794pp.

Wilson R., Gradstein S.R., Schneider H., Heinrichs J., 2007. Unravelling the phylogeny of Lejeuneaceae (Jungermanniopsida): Evidence for four main lineages. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43, 270-282. Doi : 10.1016/j.ympev.2006.10.017.

Wondemneh P., 2020. *Groundwater resource potential assessment in Temcha River catchment, Upper Blue Nile Basin, Ethiopia. Unpublished master thesis*, Univ. Addis Ababa, Ethiopia.

Yong G., Matile-Ferrero D., Peeters C., 2019. *Rhopalomastix* is only the second ant genus known to live with armoured scale insects (Diaspididae). *Insectes Sociaux*, 66(2), 273-282.

Yoshihara A., Maeda T., Imai Y., 2009. Spectroscopic characterization of ambers and amber-like materials. *Vibrational Spectroscopy*, 50(2), 250-256. Doi : 10.1016/j.vibspec.2009.01.003.

Yoshimura M. & Fisher B.L., 2011. A revision of male ants of the Malagasy region (Hymenoptera: Formicidae): key to genera of the subfamily Dolichoderinae. *Zootaxa*, 2794, 1-34.

Zeng L., Zhang Q., Sun R., Kong H., Zhang N., et al., 2014. Resolution of deep angiosperm phylogeny using conserved nuclear genes and estimates of early divergence times. *Nature Communication*, 5, 4956. Doi : 10.1038/ncomms5956.

Zhang J., Xiao W., Windley B.F., Wakabayashi J., Cai F., et al., 2018a. Multiple alternating forearc- and backarc-ward migration of magmatism in the Indo-Myanmar Orogenic Belt since the Jurassic: Documentation of the orogenic architecture of eastern Neotethys in SE Asia. *Earth-Science Reviews*, 185, 704-731. Doi : 10.1016/j.earscirev.2018.07.009.

Zhang S.Q., Che L.H., Li Y., Liang D., Pang H., et al., 2018b. Evolutionary history of Coleoptera revealed by extensive sampling of genes and species. *Nature Communications*, 9(205). Doi : 10.1038/s41467-017-02644-4.

Zheng D., Chang S.C., Perrichot V., Dutta S., Rudra A., et al., 2018. A Late Cretaceous amber biota from central Myanmar. *Nature communications*, 9(1), 1-6.

ANNEXES

Liste des annexes

Annexe 1 : Inventaire des inclusions déterminées dans l'ambre du Congo.

Annexe 2 : Article Bouju et al., *en cours*–2.

Annexe 3 : Inventaire des inclusions déterminées dans l'ambre d'Ethiopie.

Annexe 4 : Test statistique de causalité entre les conditions diagénétiques et la teinte de la résine.

Annexe 5 : Article Bouju et al., *Fossil Record*, 2021.

Annexe 6 : Article Bouju et al., *Journal of Paleontology*.

Annexe 7 : Tests statistiques de représentativité des échantillons.

ANNEXE 1

Chapitre II

Inventaire des inclusions déterminées

dans l'ambre du Congo

Tableau 1 : Liste des inclusions dans l'ambre aptien du Congo, de la collection IGR.CO. Lorsque plusieurs inclusions, correspondant à une même détermination taxonomique, sont observées au sein d'une même pièce d'ambre, le nombre de spécimens est indiqué entre parenthèses ; la visibilité de l'inclusion est indiquée bonne (+) ou peu visible (-) :

Classification		Spécimen	Figure
Acari	Oribatida, Gustavioidea	IGR.CO/009b-c (x2)	
Acari	Oribatida, Gustavioidea	IGR.CO/010	11B
Acari	Prostigmata, Anystoidea	IGR.CO/013	11D
Acari	Prostigmata	IGR.CO/015	11C
Acari		IGR.CO/009b	
Opiliones		IGR.CO/002	
Opiliones		IGR.CO/007	11A
Coleoptera		IGR.CO/001	12C-D
Diptera	Brachycera	IGR.CO/010	
Diptera	Nematocera, Anisopodidae	IGR.CO/020	
Diptera	Nematocera, Mycetophilidae	IGR.CO/020 (x13)	
Diptera	Nematocera, Ceratopogonidae	IGR.CO/017	
Diptera	Nematocera, Ceratopogonidae	IGR.CO/020	
Diptera	Nematocera, Chironomidae	IGR.CO/011	
Diptera		IGR.CO/018 (x2)	
Hemiptera	Aleyrodidae	IGR.CO/007	12A
Hymenoptera	Evanioidea, Evaniidae, *Cretevania*	IGR.CO/015	
Hymenoptera	Platygastroidea, Scelionidae, Scelioninae	IGR.CO/005a-b (x2)	13C&G
Hymenoptera	Platygastroidea, Scelionidae, Scelioninae	IGR.CO/009a	13A
Hymenoptera	Platygastroidea, Scelionidae, Scelioninae	IGR.CO/012a	13F
Hymenoptera	Platygastroidea, Scelionidae, Scelioninae	IGR.CO/015	13E
Hymenoptera	Platygastroidea, Scelionidae, Scelioninae	IGR.CO/016	
Hymenoptera	Platygastroidea, Scelionidae, Scelioninae	IGR.CO/017	13B
Hymenoptera	Platygastroidea, Scelionidae, Scelioninae	IGR.CO/018 (x2)	13D
Hymenoptera	Platygastroidea, Scelionidae	IGR.CO/008	
Hymenoptera	Platygastroidea, Scelionidae	IGR.CO/0012b	13H
Hymenoptera	Platygastroidea, Scelionidae	IGR.CO/030	
Hymenoptera		IGR.CO/018	
Psocoptera		IGR.CO/003	12B
Insecta indet.		IGR.CO/006	
Insecat indet.		IGR.CO/009b	
Insecat indet.		IGR.CO/030	

ANNEXE 2

Chapitre II

Article Bouju et *al.*, *en cours*–2

Résumé : *The first evaniid wasp (Hymenoptera: Evanioidea) from Cretaceous Congolese amber/Le premier diptère Evaniidae (Hymenoptera : Evanioidea) de l'ambre crétacé du Congo.*

Registre fossile. L'origine de la famille Evaniidae semble remonter au Jurassique supérieur, quelques fossiles étant connus en compression. Dans le registre fossile, c'est au Crétacé que les spécimens se font plus nombreux, des représentants étant notamment décrits dans les ambres laurasiens d'Espagne et du Taimyr mais aussi gondwaniens du Liban, de Jordanie ou encore du Myanmar. Dans l'ambre aptien du Congo un individu femelle a été identifié.

Discussion. Le spécimen décrit est plus précisément assigné au genre *Cretevania*. Des représentants de ce dernier sont déjà connus des ambres gondwaniens du Liban, de Jordanie et du Myanmar, mais également dans des ambres laurasiens et en compressions. Bien que des ressemblances aient été relevées avec *C. vesca* de l'Aptien de Chine, le spécimen diffère de toutes les espèces précédemment décrites.

La nouvelle espèce fossile mise en évidence dans l'ambre crétacé d'Afrique est, avec le genre *Botsvania* du Turonien du Botswana, l'un des premiers représentants fossiles de la famille Evaniidae de zone afrotropicale. Il s'agit également de la plus ancienne occurrence connue après les espèces fossiles du Liban et d'Espagne.

Participation :

Le spécimen a été étudié avec C. Jouault et V. Perrichot. L'article présentant les résultats de l'analyse est en cours de rédaction, les extraits présentés ci-après ont été rédigés par C. Jouault et moi-même.

The first evaniid wasp (Hymenoptera: Evanioidea) from Cretaceous Congolese amber.

(EXTRAITS de l'article en cours)

VALENTINE BOUJU[1], CORENTIN JOUAULT[2,1,3], VINCENT PERRICHOT[1]

[1]*Univ. Rennes, CNRS, Geosciences Rennes, UMR 6118, F-35000, Rennes, France.*

[2]*Muséum national d'Histoire naturelle, Institut de Systématique, Evolution, Biodiversité (ISYEB), CNRS, Sorbonne Université, EPHE, Université des Antilles, CP50, 57 rue Cuvier, 75005 Paris, France.*

[3]*CNRS, UMR 5554 Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier, Place Eugène Bataillon, 34095, Montpellier, France.*

Introduction.

The representatives of the family Evaniidae, also called hatchet wasps, are easily distinguishable from all other extant Hymenoptera by their typical articulation of the metasoma high on the propodeum and well above the metacoxae (e.g. Goulet and Huber, 1993). Although the biology of this superfamily remains poorly known, evaniid larvae are considered as predators of cockroach eggs in oothecae (Brown, 1973; Huben, 1995). Their active searches for hosts or oothecae to parasitize may have favored their trapping in the resin oozing from trunks.

Today, the family Evaniidae is nearly cosmopolitan, and includes approximately 580 extant species in 21 genera, but its diversity is clearly underestimated (Deans 2005; Mullins et al. 2012). In addition to this extant diversity, evaniid fossil species flourish during the Cretaceous with numerous species described from fossil imprints and amber inclusions (see. Jouault et al., 2021: tabl. 1). Interestingly, numerous fossil genera are widely distributed and found in Cretaceous amber deposits around the world (e.g. Shih et al., 2020: tabl. 1), resulting in regular and recent descriptions of numerous new fossil species (e.g. Basibuyuk et al 2000ab; Zhang and Zhang 2000; Basibuyuk et al.

2002; Deans and Huben 2003; Deans et al. 2004; Rasnitsyn and Brother 2005). The study of Congolese amber has revealed several Hymenoptera inclusions and among them, a unique specimen of evaniid wasp.

Only few fossiliferous amber deposits are mentioned from the continents that formed Gondwana, with deposits from Middle East (Lebanon, Jordan) and Myanmar. Until recently, no African fossiliferous amber occurrence had been reported. A Miocene Ethiopian amber has since been described (Schmidt et al., 2010 ; Coty et al., 2016; Bouju & Perrichot, 2020; Bouju et al., 2021) and an older occurrence has been reported from Congo-Brazzaville, Mayombe PanAfrican Fold Belt (Delhaye-Prat et *al.*, 2016; Perrichot et *al.*, 2016; Bouju & Perrichot, 2020). Sedimentary and associated microfossils analyses conducted on the latest deposit from Chéla Formation indicate a middle Aptian age (113-117 Ma) (Delhaye-Prat et *al.*, 2016; Perrichot et *al.*, 2016; Bouju & Perrichot, 2020). Congo amber resin is mostly dark red, sometimes opaque, which can makes it difficult to distinguished inclusions and the long diagenetic process results into some altered specimens (pers. obs.). However, numerous arthropods are exceptionally preserved and offer an unprecedented insight into past afrotropical entomofauna. Herein, we describe a new Cretaceous species of the genus *Cretevania* which significantly improves the fossil record of the family, being the first African representative of the genus, and one of the first of the family (*Botsvania* décrit dans le Turonien du Botswana par Rayner en 1987). The species is also one of the oldest occurrences of the family since only predated by the Lebanese amber (Deans et al., 2004; Basibuyuk et al., 2002), and the Albian Spanish amber (Peñalver et al., 2010; Pérez-de la Fuente et al., 2012).

SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

Order Hymenoptera Linnaeus, 1758

Suborder Apocrita Gerstaecker, 1867

Superfamily Evanioidea Latreille, 1802

Family Evaniidae Latreille, 1802

Genus †*Cretevania* Rasnitsyn 1975

Type species †*Cretevania major* Rasnitsyn, 1975; see other species in Shih et al. (2020: tabl. 1)

†*Cretevania XXX* sp. nov.

(Fig. XX)

Holotype: IGR.CO/015 (Adza-pt0)

Description. [Extrait]

Female specimen, total body length ca. 2.9 mm; mesosoma ca. 0.9 mm long, metasoma including petiole ca. 1.4 mm lon. Head wider than long, ca. 0.80 mm long; compound eye large, ca. 0.55 mm long and ca. 0.30 mm wide (measured medially), occupying nearly all head lateral surface; occipital carina hidden; malar space ca. 0.16 mm; gena and face not striated; antennae inserted slightly below eye mid-length; antenna with 11 flagellomeres; scape 3 times as long as pedicel; first flagellomere (FI) less than half as long as scape, FII ca. 1.5 times as long as FI, other not clearly measurable; all flagellomeres longer than wide, decreasing toward apex. **[…]** Fore-wing length at least 1.4 mm long and 0.42 mm wide at least with at least five closed cells (venation of apical third of the wing not sufficiently visible); pterostigma dark brown, thin, conspicuously longer than wide; vein C less sclerotized than Sc+R; M+Cu short, about twice shorter than Sc+R, nearly straight; 1Rs shorter than 1M and meeting Sc+R well before pterostigma; 1M oblique, nearly straight, more than twice as long as 1Rs; first submarginal cell extremely long, nearly five time longer than wide, widest at Rs+M and 2Rs meeting point; Rs+M twice as long as 1M; 2Rs longer than Rs+M, arched medially; r-rs longer than 1Rs, subequal to 1M; 2Rs+M extremely reduced at a fusion point between medial and second submarginal cells; 2M long and straight; 1m-cu long, closing medial cell, slightly antefurcal to 2Cu. **[...]**

Discussion.

Following the Key to the fossil genera of Evaniidae (Shih et al., 2020) our specimen keys out in †*Cretevania* because of its fore wing venation with more than three closed cells; cross-vein r-m present; length of Cu between 1-M and 1m-cu only slightly shorter than 1-Rs; antenna not or slightly elbowed, scapes distinctly shorter than head length; fore wing with cell 1+2r elongate, longer than 3r and more than twice as long as pterostigma, 3r narrower triangular, nearly as wide as 1+2r. Additionally, the following combination of characters has been proposed by Rasnitsyn and Öhm-Kühnle (2021) to place our specimen in the genus †*Cretevania*: « large semicircular head tightly appressed to short and high mesosoma, fore wing with incomplete M+Cu, long and narrow cell 3r (marginal), small cell 1mcu with postfurcal 1cu-a, Cu practically straight from cu-a till apex (without usual strong kinks at 1m-cu and 2cu-a), and metasoma with a long petiole which is widened subapically and attached to propodeum at the end of its rather long dorsal surface ». Following the Key to the known species of †*Cretevania* Rasnitsyn, 1975 of Li et al. (2018) our species keys out near *C. vesca* (Zhang, Rasnitsyn, Wang & Zhang, 2007) since its possesses a fore wing with pterostigma long (2r-rs shorter than its distance to pterostigmal base), vein 2m-cu absent, 2r-m present, 2-Rs+M absent, and 2rm triangle, nearly as wide as 1mcu. However, *Cretevania* xxx sp. nov. differs from the Aptian Chinese species in having pedicel longer than wide, first flagellomere less than half as long as scape, or at least as long as wide, eyes not crescent-shaped, petiole straight dorsally. †*Cretevania* xxx sp. nov. differs from all other †*Cretevania* species in having the following combination of characters: antenna with 11 flagellomeres, forewing with pterostigma long, veins 2r-m present but 2m-cu absent, 1-Rs subvertical and 1cu-a postfurcal.

Conclusion.

The new fossiliferous amber discovered in Aptian Chéla Formation from Congo revealed a new species of the Evaniidae genus *Cretevania*. Its occurrence in Congolese gymnosperm forest suggests a subtropical climate (Basibuyuk et al., 2002).

The specimen is the first representant known for the family from afrotropical fossil register. Discrepancies are noticed, distinguishing the specimen from all previously described genera from Cretaceous Gondwanan and Laurasian ambers. This new record suggests that Congolese amber, together with Ethiopian amber in which hymenopteran inclusions has already been mentionned (e.g. Perrichot et al., 2016, 2018; Bouju & Perrichot, 2020), constitutes a valuable new source of fossil hymenopteran.

References.

Basibuyuk, Hasan & G Fitton, Michael & Rasnitsyn, Alexandr & Quicke, Donald. (2000a). Two new genera of the Evaniidae (Insecta: Hymenoptera) from Late Cretaceous New Jersey amber.

Basibuyuk, Hasan & Rasnitsyn, Alexandr & G Fitton, M & Quicke, Donald. (2000b). An archaic new genus of Evaniidae (Insecta: Hymenoptera) and implications for the biology of ancestral evanioids. *Bulletin of the Natural History Museum Geology*. 56. 53-58.

Basibuyuk, Hasan & Rasnitsyn, Alexandr & G. Fitton, Mike & Quicke, Donald. (2002). The limits of the family Evaniidae (Insecta: Hymenoptera) and a new genus from Lebanese Amberamber. *Insect Systematics & Evolution*. 33. 23-34. 10.1163/187631202X00037.

Bouju, V., and Perrichot, V., 2020, A review of amber and copal occurrences in Africa and their paleontological significance: BSGF-Earth Sciences Bulletin, v. 191, 17, doi:10.1051/bsgf/2020018

Bouju, V., Feldberg, K., Kaasalainen, U., Schaefer-Verwimp, A., Hedenäs, L., Buck, W.R., Wang, B., Perrichot, V., and Schmidt, A.R., 2021, Miocene Ethiopian amber: a new source of fossil cryptogams: Journal of Systematics and Evolution, doi:10.1111/jse.12796.

Coty D, Lebon M, Nel A. 2016. When phylogeny meets geology and chemistry: doubts on the dating of Ethiopian amber. Annales de la Société Entomologique de France 52: 161–166.

Deans, A.R. & Huben, M (2003). Annotated key to the ensign wasp (Hymenoptera: Evaniidae) genera of the world, with descriptions of three new genera. *Proceedings- Entomological Society of Washington*. 105. 859-875.

Deans, A.R., Basibuyuk, H.H., Azar, D., and Nel. A., 2004. Descriptions of two new Early Cretaceous (Hauterivian) ensign wasp genera (Hymenoptera: Evaniidae) from Lebanese amber. *Cretaceous Research* 25 (4): 509–516.

Deans, A.R., 2005, Annotated catalog of the world's ensign wasp species (Hymenoptera: Evaniidae): *Contributions of the American Entomological Institute,* v. 34, p. 1–164.

Deans, A.R., Gillespie, J.J., Yoder. M.J., 2006. An evaluation of ensign wasp classification (Hymenoptera: Evaniidae) based on molecular data and insights from ribosomal RNA secondary structure. *Systematic Entomology* 31 (3): 517–528.

Deans, A.R., Yoder, M.J., and Dole, K., 2013, Evanioidea Online—catalog of information about evanioid wasps (Hymenoptera). [http://evanioidea.info] (Accessed 10 September 2019).

Delhaye-Prat V, Dupont G, Buratti N, Moron JM, Esnault J, Perrichot V, et al. 2016. The Vembo Shales (Republic of the Congo): New insights on the transition from lacustrine to marine settings for the South Atlantic. In: 35th International Geological Congress. AGI GeoRef Database, Paper no2850 (https://www.americangeosciences.org/igc/15032).

Engel, S.M., Huang., D., Alqarni, A.S., and Cao, C., 2016, A remarkable evanioid wasp in mid-Cretaceous amber from northern Myanmar (Hymenoptera: Evanioidea): *Cretaceous Research,* v. 60, p. 121–127.

Goulet, H. & Huber, J.T., 1993. Hymenoptera of the world: An identification guide to families. ed. Agriculture Canada, Ottawa, Ontario. 680p.

Huben, M. 1995. Evaniidae. In P.E. Hanson and I.D. Gauld (editors), The Hymenoptera of Costa Rica: 195–199. Oxford: Oxford University Press, xx + 893 pp.

Jennings, J.T., and A.D. Austin. 2004. Biology and host relationships of aulacid and gasteruptiid wasps (Hymenoptera: Evanioidea): a review. In K. Rajmohana, K. Sudheer, P. Girish Kumar, and S. San- thosh (editors), Perspectives on biosystematics and biodiversity [Prof. T.C. Narendran commemoration volume]: 187–215. Kerala: University of Calicut, xviii + [iv] + 666 pp.

Jouault, C., Maréchal, A., Condamine, F., Wang, B., Nel, A., Legendre, F., Perrichot, V., 2021. Including fossils in phylogeny: A glimpse into the evolution of the superfamily Evanioidea (Hymenoptera, Apocrita) under tip-dating and the fossilized birth-death process. Zoological Journal of the Linnean Society (accepted)

Kawada, R., Azevedo, C.O., 2007. Taxonomic revision of the Neotropical ensign wasp genus Decevania (Hymenoptera: Evaniidae). *Zootaxa* 1496: 1–30.

Li L, Rasnitsyn AP, Shih C, Labandeira CC, Buffington M, Li D, Ren D. 2018. Phylogeny of Evanioidea (Hymenoptera, Apocrita), with descriptions of new Mesozoic species from China and Myanmar. Systematic Entomology 43: 810–842. https://doi.org/10.1111/syen.12315

Mullins, P.L., Kawada, R., Balhoff, J.P., Deans. A.R., 2012. A revision of *Evaniscus* (Hymenoptera, Evaniidae) using ontology-based semantic phenotype annotation. *ZooKeys* 223: 1–38.

Peñalver, E., Ortega-Blanco, J., Nel, A., Delclòs, X., 2010. Mesozoic Evaniidae (Insecta: Hymenoptera) in Spanish amber: reanalysis of the phylogeny of the Evanioidea. *Acta Geologica Sinica* 84 (4): 809–827.

Pérez-de la Fuente, R., Peñalver, E., Ortega-Blanco, J., 2012. A new species of the diverse Cretaceous genus Cretevania Rasnitsyn, 1975 (Hymenoptera: Evaniidae) from Spanish amber. *Zootaxa* 3514: 70–78.

Perrichot V, Boudinot BE, Chény C, Cole J, Jeanneau L, Schmidt AR, Szwedo J, Wang B. 2018. The age and paleobiota of Ethiopian amber revisited. 5th International Paleontological Congress, Paris. Abstract book: 23.

Perrichot V, Boudinot BE, Cole J, Delhaye-Prat V, Esnault J, Goldman Y, Nohra YA, Schmidt AR. 2016. African fossiliferous amber: a review. In: Penney D, Ross AJ eds. Abstracts of the 7th International Conference on Fossil Insects, Arthropods and Amber. Manchester: Siri Scientific Press. 41.

Rasnitsyn A.P. 1975 - [Hymenoptera Apocrita of Mesozoic] - Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademii nauk SSSR, Moscow, 147, Publishing House 'Nauka', Moscow : 1-134. [in Russian.]

Rasnitsyn A.P. 1988 - An oudine of evolution of the hymenopterous insects (order Vespida). - *Oriental insects*, **22** : 115-145.

Rasnitsyn A.P. 1991 families Stigmaphronidae and Cretevaniidae and the subfamily Kotujellitinae (Gasteruptiidae). - *Paleontological Journal*, **25** : 172-179.

Rasnitsyn, A. P. and D. J. Brothers. 2006. Extending ancestry: two new hymenopteran fossils from the mid-Cretaceous of southern Africa (Hymenoptera: Jurapriidae, Evaniidae). *African Invertebrates* 48(1): 193-202.

Ronquist F., Rasnitsyn A.P., Roy A., Erikson K. Lindgren M. -Phylogeny of the Hymenoptera: a cladistic reanalysis of Rasnitsyn's (1988) data. -*Zoologica Scripta*, **28** : 13-50.

Turrisi, G.F., Vilhelmsen, L., 2010. Into the wood and back: morphological adaptations to the wood-boring paraitoid lifestyle in adult aulacid wasps (Hymenoptera: Aulacidae). Journal of Hymenoptera Research, 19, 244– 258.

Zhang H., Zhang J.-F. 2000 - A new genus and two new species of Hymenoptera (Insecta) from the Upper Jurassic Yixian formation of Beipiao, Western Liaoning. - *Acta Micropaleontologica Sinica*, **17** : 286-290.

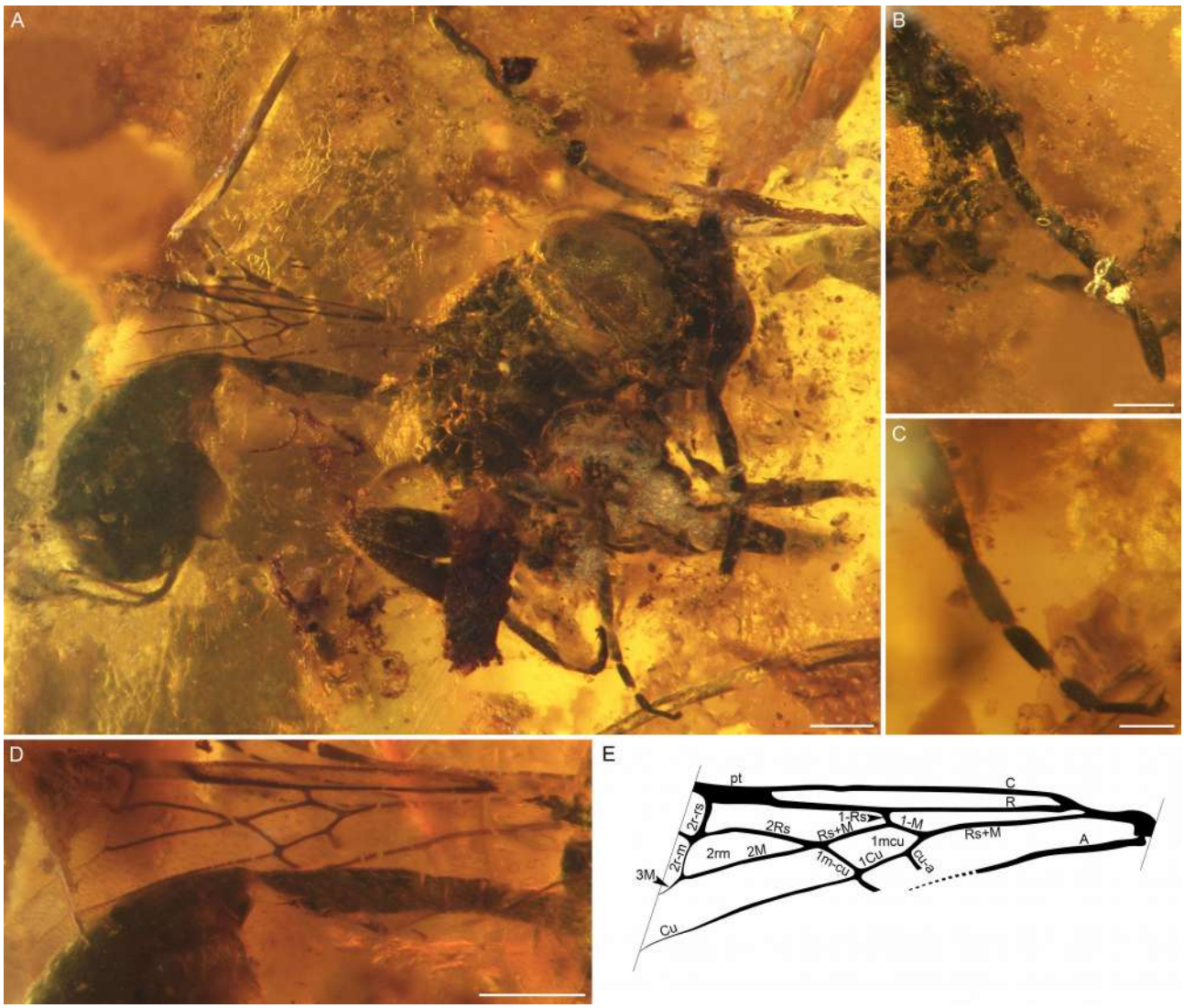


Figure XX: *Cretevania* XXX sp. nov. from Aptian Congolese amber IGR.CO/015. **A.** Lateral view, **B.** Right antenna, **C.** Hind leg tarsi, **D.** Forewing with **E.** Explanatory drawing of forewing venation. Scale bars **A&D** = 2.5 mm, **B** = 2.0 mm, **C** = 1.0 mm.

ANNEXE 3

Chapitre III

Inventaire des inclusions déterminées

dans l'ambre d'Ethiopie

Tableau 2 : Liste des inclusions dans l'ambre miocène d'Ethiopie, des collections IGR (Rennes, France), NIGPAS (Nanjing, Chine), MAIG (Gdańsk, Pologne), et NHMW (Vienne, Autriche) ; Lorsque plusieurs inclusions, correspondant à une même détermination taxonomique, sont observés au sein d'une même pièce d'ambre, le nombre de spécimens est indiqué entre parenthèses à la suite du numéro de collection ; les holotypes de nouvelles espèces sont indiquées par (h) ; le caste des spécimens Formicidae est indiqué mâle (m), ouvrière (w), ou gyne (g). Lorsque l'information est connue, la couleur de la pièce d'ambre est indiquée rouge (R), jaune (J), ou verte (V), et l'inclusion est précisée en bon état de préservation (+) ou déformée-altérée (-) :

Classification		Spécimen	Teinte	Etat	Figure
Angiospermae	Fabaceae, *Hymenaea*	MAIG 6014	J-V		
Angiospermae	Fabaceae, *Hymenaea*	MAIG 6017a-b (x2)	J-V		
Angiospermae	Fabaceae, *Hymenaea*	MAIG 6018	R-J		
Angiospermae	Fabaceae, *Hymenaea*	MAIG 6019	R-J		
Angiospermae	Fabaceae, *Hymenaea*	MAIG 6033	R-J		
Angiospermae	Fabaceae, *Hymenaea*	NIGP/IGR.ET2015/001b	V	+	
Angiospermae	Fabaceae, *Hymenaea*	IGR.ET2019/009	R-J	-	
Bryophyta	*Isopterygium*	MAIG 6020	R-J	+	
Bryophyta	*Isopterygium*	MAIG 6026a-b (x2)	J		
Bryophyta	*Isopterygium*	MAIG 6027	R-J	-	
Bryophyta	*Isopterygium*	MAIG 6028	J-V		
Bryophyta	*Isopterygium*	MAIG 6029	J-V		
Bryophyta	*Isopterygium*	IGR.ET2020/009c	J	+	
Bryophyta	*Isopterygium*	IGR.ET2020/011	J	+	
Marchantiophyta	Frullaniaceae, *Frullania palaeoafricana*	IGR.ET2020/015(h)	J-V	+	
Marchantiophyta	Frullaniaceae, *Frullania shewanensis*	IGR.ET2020/009b	J	+	
Marchantiophyta	Frullaniaceae, *Frullania shewanensis*	IGR.ET2020/013b(h)	V	+	
Marchantiophyta	Lejeuneaceae, *Lejeunea abyssinicoides*	IGR.ET2020/009a(h)	J	+	
Marchantiophyta	Lejeuneaceae, *Thysananthus aethiopicus*	MAIG 6020	R-J	+	
Marchantiophyta	Lejeuneaceae, *Thysananthus aethiopicus*	MAIG 6022d-e (x2)	J	+	
Marchantiophyta	Lejeuneaceae, *Thysananthus aethiopicus*	PB23 742(h)	J-V	+	
Marchantiophyta	Lejeuneaceae, *Thysananthus aethiopicus*	PB23 743 (x4)	V	+	
Marchantiophyta	Lejeuneaceae, *Thysananthus aethiopicus*	IGR.ET2020/010	J	+	
Marchantiophyta	Lejeuneaceae, *Thysananthus aethiopicus*	IGR.ET2020/012	J	+	
Marchantiophyta		MAIG 6013a	R-J		
Marchantiophyta		MAIG 6020	R-J	+	
Marchantiophyta		MAIG 6025a-b (x2)	J-V		
Marchantiophyta		MAIG 6027	R-J	-	
Marchantiophyta		MAIG 6035	J-V	+	
Marchantiophyta		MAIG 6036 (x5)	R	+	
Marchantiophyta		MAIG 6045	J-V	-	
Marchantiophyta		MAIG 6056	R-J	-	
Marchantiophyta		MAIG 6058	J	+	
Marchantiophyta		IGR.ET2020/011	J	+	
Marchantiophyta		IGR.ET2020/014c	J	+	
Marchantiophyta		IGR.ET2020/019	V	+	

Ascomycota	Lecanorales	PB23 742	J-V	+	
Acari	Oribatida	IGR.ET2019/001	V	+	
Acari		MAIG 6013b (x4)	R-J		
Acari		MAIG 6019	R-J		
Acari		MAIG 6033	R-J		
Acari		MAIG 6056	R-J	-	
Araneae		MAIG 6050	R-J		
Araneae		MAIG 6056	R-J	-	
Araneae		NIGP/IGR.ET2015/001f	V	+	25A
Araneae		IGR.ET2019/006c	J	-	25B
Coleoptera	Byrrhidae	IGR.ET2020/013b	V	+	27A-B
Coleoptera	Curculionidae, Scolytinae	MAIG 6053	R-J		
Coleoptera	Curculionidae, Scolytinae	MAIG 6057	J-V	-	
Coleoptera	Curculionidae, Scolytinae	IGR.ET2019/009c	R	-	27C-D
Coleoptera	Cybocephalidae	MAIG 6024a-b (x2)	J-V		
Coleoptera	Mordellidae	MAIG 6043		-	
Coleoptera	Staphylinidae	MAIG 6013a	R-J	+	
Coleoptera		MAIG 6022a	R	+	
Collembola		MAIG 6036	R	-	
Collembola		IGR.ET2020/019	V	+	25C
Diptera	Brachycera, Dolichopodidae,	IGR.ET2019/001	V	+	28F
Diptera	Brachycera, Phoridae	MAIG 6041 (x2)	J-V		
Diptera	Brachycera	MAIG 6013a	R-J		
Diptera	Brachycera	MAIG 6041 (x2)	J-V		
Diptera	Brachycera	MAIG 6045 (x2)	J-V	+	
Diptera	Nematocera, Cecidomyiidae, *Dasineura*	IGR.ET2020/018	R	+	28A
Diptera	Nematocera, Cecidomyiidae	MAIG 6017a-b (x4)	J-V		
Diptera	Nematocera, Cecidomyiidae	MAIG 6020	R-J	+	
Diptera	Nematocera, Cecidomyiidae	MAIG 6021	J-V	+	
Diptera	Nematocera, Cecidomyiidae	MAIG 6022b	R	+	
Diptera	Nematocera, Cecidomyiidae	IGR.ET2019/001	V	+	
Diptera	Nematocera, Cecidomyiidae	IGR.ET2019/002a-b (x2)	J	-	
Diptera	Nematocera, Cecidomyiidae	IGR.ET2020/012	J	+	
Diptera	Nematocera, Cecidomyiidae	IGR.ET2020/014d	R	+	28B
Diptera	Nematocera, Chironomidae	IGR.ET2020/007b	R		28C
Diptera	Nematocera, Mycetophilidae	MAIG 6014	J-V		
Diptera	Nematocera, Mycetophilidae, *Allodia palaeoafricana*	MAIG 6017a(h)	J-V		
Diptera	Nematocera, Psychodidae	MAIG 6014	J-V		
Diptera	Nematocera, Psychodidae	MAIG 6021	J-V	+	
Diptera	Nematocera, Psychodidae	MAIG 6035	J-V	+	
Diptera	Nematocera, Psychodidae	IGR.ET2019/001 (x4)	V	+	28D-E
Diptera	Nematocera, Psychodidae	IGR.ET2019/006a	R	-	
Diptera	Nematocera, Psychodidae	IGR.ET2019/009a	R	-	
Diptera	Nematocera, Psychodidae	IGR.ET2020/012	J	+	
Diptera	Nematocera, Scatopsidae	MAIG 6013b (x4)	R-J	+	

Diptera	Nematocera, Scatopsidae	MAIG 6034	R-J	+	
Diptera	Nematocera	MAIG 6022a	R	+	
Diptera	Nematocera	MAIG 6034	R-J		
Diptera	Nematocera	MAIG 6035	J-V	+	
Diptera	Nematocera	MAIG 6045	J-V	+	
Diptera		MAIG 6046	R-J		
Hemiptera	Cicadellidae, Typhlocybinae	MAIG 6032	J-V	-	
Hemiptera	Cicadellidae	MAIG 6045	J-V	+	
Hemiptera	Coccoidea	IGR.ET2019/001 (x7)	V	+	26
Hemiptera	Coccoidea	IGR.ET2020/013a	V	+	
Hemiptera	Heteroptera, Mirinae	MAIG 6013b	R-J	+	
Hemiptera		MAIG 6013a (x2)	R-J		
Hemiptera		MAIG 6020	R-J	+	
Hemiptera		IGR.ET2019/005	R	-	
Hymenoptera	Apoidea				
Hymenoptera	Ceraphronidae	MAIG 6013b	R-J	+	
Hymenoptera	Ceraphronidae	MAIG 6056	R-J	-	
Hymenoptera	Chalcidoidea, Mymaridae	MAIG 6022a	R	+	
Hymenoptera	Chalcidoidea	MAIG 6024a	J-V	+	
Hymenoptera	Chalcidoidea	NIGP/IGR.ET2015/001a	V	+	29A
Hymenoptera	Diapriidae	IGR.ET2020/013a	V	+	29B-C
Hymenoptera	Formicidae, Dolichoderinae, *Ravavy*	NIGP/IGR.ET2015/001a (m)		+	30A
Hymenoptera	Formicidae, Dolichoderinae, *Ravavy*	NIGP/IGR.ET2015/002a (m)	V		
Hymenoptera	Formicidae, Dolichoderinae, *Technomyrmex*	NHMW.N6976 (w)		-	30B
Hymenoptera	Formicidae, Dolichoderinae, Tapinomini	MAIG 6020 (x2w)	R-J	+	
Hymenoptera	Formicidae, Dorylinae	MAIG 6037 (w)	J-V	-	
Hymenoptera	Formicidae, Formicinae	IGR.ET2019/020 (w)		-	30C
Hymenoptera	Formicidae, Myrmicinae, *Carebara*	MAIG 6051 (m)	R-J	-	
Hymenoptera	Formicidae, Myrmicinae, *Carebara*	NIGP/IGR.ET2015/001b-d (x3m)	V	+	31B
Hymenoptera	Formicidae, Myrmicinae, *Carebara*	NIGP/IGR.ET2015/002b (m)	V		
Hymenoptera	Formicidae, Myrmicinae, *Carebara*	NIGP/IGR.ET2015/011 (m)			
Hymenoptera	Formicidae, Myrmicinae, *Cataulacus*	MAIG 6022a (w)	R-J	+	
Hymenoptera	Formicidae, Myrmicinae, *Melissotarsus*	MAIG 6017b (x2w)	J-V		
Hymenoptera	Formicidae, Myrmicinae, *Melissotarsus*	MAIG 6022a (x2w)	R-J	+	
Hymenoptera	Formicidae, Myrmicinae, *Melissotarsus*	NIGP/IGR.ET2015/001b (w+m)	V	+	
Hymenoptera	Formicidae, Myrmicinae, *Melissotarsus*	IGR.ET2019/022 (w)		-	
Hymenoptera	Formicidae, Myrmicinae, *Melissotarsus*	IGR.ET2020/013c (w)	J	+	
Hymenoptera	Formicidae, Myrmicinae, *Melissotarsus*	IGR.ET2020/014c (w)	J	+	
Hymenoptera	Formicidae, Myrmicinae, *Rhopalomastix*	NIGP/IGR.ET2015/001b (w+g)	V	+	
Hymenoptera	Formicidae, Myrmicinae, *Trichomyrmex*	NIGP/IGR.ET2015/004 (x2w)	J	+	
Hymenoptera	Formicidae, Myrmicinae, *Trichomyrmex*	NIGP/IGR.ET2015/007 (m)			
Hymenoptera	Formicidae, Myrmicinae, *Trichomyrmex*	IGR.ET2019/003 (m)	R	-	
Hymenoptera	Formicidae, Myrmicinae, *Trichomyrmex*	IGR.ET2020/001 (w)	R	+	
Hymenoptera	Formicidae, Myrmicinae, *Trichomyrmex*	IGR.ET2020/002 (x7w)	J	+	
Hymenoptera	Formicidae, Myrmicinae, *Trichomyrmex*	IGR.ET2020/003 (x13w)	R	+	
Hymenoptera	Formicidae, Myrmicinae, *Trichomyrmex*	IGR.ET2020/004 (x5w)	R	+	

Hymenoptera	Formicidae, Myrmicinae, *Trichomyrmex*	IGR.ET2020/005 (x10w)	J	+	
Hymenoptera	Formicidae, Myrmicinae, *Trichomyrmex*	IGR.ET2020/006 (x2w)	R	+	31C
Hymenoptera	Formicidae, Myrmicinae, *Trichomyrmex*	IGR.ET2020/007a (m)	R	+	
Hymenoptera	Formicidae, Myrmicinae, *Trichomyrmex*	IGR.ET2020/008 (m)	R	+	
Hymenoptera	Formicidae, Myrmicinae, Crematogastrini	NIGP/IGR.ET2015/002b	V		
Hymenoptera	Formicidae, Myrmicinae, *Monomorium*	MAIG 6049 (w)	J-V	-	
Hymenoptera	Formicidae, Myrmicinae, *Monomorium*	NIGP/IGR.ET2015/009 (m)	J		
Hymenoptera	Formicidae, Myrmicinae, *Monomorium*	IGR.ET2019/006b, d (x8w)	R	-	
Hymenoptera	Formicidae, Myrmicinae, *Monomorium*	IGR.ET2020/014a (w)	J	+	31D
Hymenoptera	Formicidae, Myrmicinae, *Pheidole*	IGR.ET2019/021 (w)		-	31A
Hymenoptera	Formicidae, Myrmicinae	MAIG 6056 (w)	R-J	-	
Hymenoptera	Formicidae, Myrmicinae	NIGP/IGR.ET2015/008 (m)			
Hymenoptera	Formicidae, Myrmicinae	MAIG 6014 (x12m)	J-V		
Hymenoptera	Formicidae, Myrmicinae	MAIG 6015 (m)	J-V	+	
Hymenoptera	Formicidae, Myrmicinae	MAIG 6017a (x3m)	J-V		
Hymenoptera	Formicidae, Myrmicinae	MAIG 6020 (w)	R-J	+	
Hymenoptera	Formicidae, Myrmicinae	MAIG 6022a-b (x8m+w)	R-J	+	
Hymenoptera	Formicidae, Myrmicinae	MAIG 6033 (g)	R-J	-	
Hymenoptera	Formicidae, Myrmicinae	MAIG 6035 (x5m)	J-V	+	
Hymenoptera	Formicidae, Myrmicinae	MAIG 6044 (w)	R-J	-	
Hymenoptera	Formicidae, Myrmicinae	MAIG 6045 (w+m)	J-V	+	
Hymenoptera	Formicidae, Myrmicinae	NIGP/IGR.ET2015/011 (w)		-	
Hymenoptera	Formicidae, Myrmicinae	IGR.ET2019/022		-	
Hymenoptera	Formicidae, Ponerinae, *Cryptopone*	NIGP/IGR.ET2015/006 (m)			32A
Hymenoptera	Formicidae, Ponerinae, *Hypoponera*	NIGP/IGR.ET2015/009 (m)	J		32B
Hymenoptera	Formicidae, Ponerinae	MAIG 6016 (x12m)	R	-	
Hymenoptera	Formicidae, Ponerinae	MAIG 6021 (x2m)	J-V	+	
Hymenoptera	Formicidae, Ponerinae	MAIG 6038 (m)	R-J	-	
Hymenoptera	Formicidae, Ponerinae	MAIG 6045 (x4m)	J-V	+	
Hymenoptera	Formicidae, Ponerinae	NIGP/IGR.ET2015/005 (m)			
Hymenoptera	Formicidae, Ponerinae	NIGP/IGR.ET2015/010 (m)			
Hymenoptera	Formicidae, Ponerinae	IGR.ET2020/014b (m)	J	+	
Hymenoptera	Formicidae, Ponerinae	IGR.ET2020/018 (m)	R	+	
Hymenoptera	Formicidae, Ponerinae	IGR.ET2020/019 (m)	V	+	
Hymenoptera	Formicidae, Pseudomyrmecinae, *Tetraponera*	NIGP/IGR.ET2015/003 (w)	V	+	32C
Hymenoptera	Formicidae	MAIG 6017a (x3m)	J-V		
Hymenoptera	Formicidae	MAIG 6019 (x2w)	R-J		
Hymenoptera	Formicidae	MAIG 6022c (m)	R	+	
Hymenoptera	Formicidae	MAIG 6036 (x7m+w)	R	-	
Hymenoptera	Formicidae	MAIG 6041 (3m)	J-V		
Hymenoptera	Formicidae	MAIG 6047 (m)	R-J	-	
Hymenoptera	Formicidae	MAIG 6049 (x4m)	J-V	-	
Hymenoptera	Formicidae	IGR.ET2019/001 (x5m)	V	+	
Hymenoptera	Mymarommatidae	MAIG 6017a (x2)	J-V		
Hymenoptera	Mymarommatidae	MAIG 6019 (x2)	R-J		
Hymenoptera		MAIG 6040	R-J	-	

Hymenoptera		MAIG 6042	R-J	-	
Hymenoptera		MAIG 6046 (x3)	R-J	-	
Hymenoptera		IGR.ET2019/001	V	+	
Hymenoptera		IGR.ET2019/004	R	-	
Hymenoptera		IGR.ET2019/008	J	-	
Hymenoptera		IGR.ET2019/009b	R	-	
Hymenoptera		IGR.ET2020/012	J	+	
Hymenoptera		IGR.ET2020/017	V		
Isoptera		MAIG 6013a-b (x2)	R-J		
Isoptera		MAIG 6022a (x3)	R	+	
Isoptera		MAIG 6037	J-V	-	
Isoptera		IGR.ET2019/001 (x2)	V	+	33A
Isoptera	Kalotermitidae, *Glyptotermes abyssinicus*	IGR.ET2020/017(h)	V	+	
Isoptera	Kalotermitidae, *Glyptotermes*	IGR.ET2020/019	V	+	33B
Lepidoptera		MAIG 6013a	R-J		
Psocoptera		MAIG 6059	J-V	-	
Thysanoptera		MAIG 6033 (x2)	R-J		
Thysanoptera		MAIG 6047	R-J		
Thysanoptera		MAIG 6048a-b (x2)	R-J		
Thysanoptera		IGR.ET2020/019	V	+	
Trichoptera					
Hexapoda indet.		MAIG 6020	R-J	+	
Hexapoda indet.		MAIG 6022a	R	+	
Hexapoda indet.		MAIG 6056	R-J	-	

ANNEXE 4

Chapitre III

Test statistique de causalité

entre les conditions diagénétiques et la teinte de la résine

Script du test de causalité sous R : Les conditions diagénétiques subies sont illustrées par l'état de préservation des inclusions contenues par les pièces (bonne préservation = nice, compression, déshydratation = altered), la couleur de la résine est décrite suivant trois teintes (vert = G, jaune = Y ou rouge =R) :

Importation des données

```
> data=read.table("couleur.txt", header=T)
> data

   colour   state
1       G    nice
2       G    nice
3       G    nice
4       G    nice
5       G    nice
6       G    nice
7       G    nice
8       G    nice
9       Y altered
10      Y altered
11      Y altered
12      Y altered
13      Y altered
14      Y altered
15      Y    nice
16      Y    nice
17      Y    nice
18      Y    nice
19      Y    nice
20      Y    nice
21      Y    nice
22      Y    nice
23      Y    nice
24      Y    nice
25      R altered
26      R altered
27      R altered
28      R    nice
29      R altered
30      R    nice
31      R    nice
32      R    nice
33      R    nice
34      R    nice
35      R    nice
36      R    nice

> summary(data)

 colour     state
 Y:16   altered:10
 R:12   nice   :26
 G: 8

> contingence=table(data)
> contingence

      state
colour altered nice
     G       0    8
     Y       6   10
     R       4    8
```

Les pièces les plus translucides (vertes) semblent présenter des altérations moindre illustrées par le bon état de préservation des inclusions (absence d'inclusions altérées dans les pièces vertes).

Ceci étant, la couleur de l'ambre ne semble pas pour autant être indicatrice d'un niveau d'altération diagénétique puisque les ambres rouges et jaunes ne présentent pas une majorité d'inclusions altérées.

Le fait d'observer pour une même teinte de résine des pièces aux traces d'un contexte diagénétique altérant ainsi que des pièces non à moins altérées suggère qu'il n'existe pas de lien réel entre la teinte de la résine et le contexte diagénétique subi.

Cette hypothèse est vérifiée par un test statistique de corrélation de Pearson :

```
> chisq.test(contingence)

        Pearson's Chi-squared test

data:  contingence
X-squared = 4.0154, df = 2, p-value = 0.1343
```

Interprétation statistique : Pour l'hypothèse H0 : "*absence de corrélation entre la couleur de la résine et le degré de préservation des inclusions*", la p-value (0.1343) est supérieure à 0.05. Cela signifie qu'il y a plus de 5% de risque de se tromper en rejettant H0. Suivant ce seuil, l'hypothèse n'est donc pas contredite.

Conclusions : Il ne semble pas y avoir de répartition préférentielle des teintes de résine en fonction de la préservation de la pièce. Les conditions diagénétiques ne semblent donc pas avoir d'impact réel sur la couleur rouge, jaune ou verte de l'ambre.

ANNEXE 5

Chapitre III

Article Bouju et al., *Fossil Record*, 2021

Résumé : *The genus* Allodia *(Diptera, Mycetophilidae) in Miocene Ethiopian amber / Le genre* Allodia *(Diptera : Mycetophilidae) dans l'ambre miocène d'Ethiopie.*

Matériel. Le spécimen étudié (femelle) provient de la collection du Museum des Inclusions de l'ambre de Gdańsk. Son origine précise au sein des localités d'ambre en Ethiopie est inconnue. La description et diagnose de la nouvelle espèce *Allodia palaeoafricana* sp. nov. sont détaillées dans l'article, ainsi que la justification de son affiliation au genre.

Discussion.

Les représentants afrotropicaux actuels. Des espèces actuelles *Allodia* sont aujourd'hui connues dans les Comores, en Tanzanie, Kenya et Afrique du Sud. Les espèces étant majoritairement décrites via des structures d'individus mâles, la comparaison avec le spécimen femelle d'Ethiopie est limité. Néanmoins, certains caractères communs aux mâles et femelles *Allodia* permettent de confirmer la nature distincte de l'espèce fossile.

Paléoenvironnement. Les représentants actuels *Allodia* sont principalement observés en forêts humides. La plupart des individus occupent plus particulièrement les berges de rivières et marais. Posés fréquemment sur la litière, ils n'est pas rare de les trouver piégés dans la résine.

Occurrence fossile. La tribu Exechiini est retrouvée aujourd'hui suivant une large distribution avec un centre de diversité en région Holarctique. Dans le registre fossile, des représentants du genre *Allodia* ont jusqu'ici été décrits dans la région Paléarctique avec principalement des spécimens découverts dans l'ambre de la Baltique, mais également dans ceux oligocènes de France et miocènes de Croatie et d'Allemagne. Le spécimen du genre dans l'ambre éthiopien est la première occurrence fossile du genre en Afrique. Ce signalement est particulièrement intéressant pour de future analyses phylogénétiques telles que dans le cadre d'approches par *Total Evidence Dating*.

Participation :

L'étude du spécimen, la description, diagnose et discussion quant à sa détermination, ont été réalisées avec l'aide de V. Perrichot, ainsi que S. Rosse-Guillevic et M. Griffon dans le cadre de leur stage de recherche de première année de master (sujet proposé et encadré). J'ai rédigé l'article présentant cette étude avec l'aide de mes différents co-auteurs. J'ai réalisé les planches photographiques. J'ai repris le dessin de l'aile, réalisé par S. Rosse-Guillevic, pour l'adapter à la publication.

Foss. Rec., 24, 339–346, 2021
https://doi.org/10.5194/fr-24-339-2021
© Author(s) 2021. This work is distributed under
the Creative Commons Attribution 4.0 License.

Fossil Record
Open Access
MUSEUM FÜR NATURKUNDE BERLIN

The genus *Allodia* (Diptera: Mycetophilidae) in Miocene Ethiopian amber

Valentine Bouju[1], Simon Rosse-Guillevic[1], Marion Griffon[1], Błażej Bojarski[2], Jacek Szwedo[2], and Vincent Perrichot[1]

[1]Géosciences Rennes, CNRS, UMR 6118, Univ Rennes, 35000 Rennes, France
[2]Laboratory of Evolutionary Entomology and Museum of Amber Inclusions, Department of Invertebrate Zoology and Parasitology, Faculty of Biology, University of Gdańsk, 59 Wita Stwosza St., 80-309 Gdańsk, Poland

Correspondence: Vincent Perrichot (vincent.perrichot@univ-rennes1.fr)

Received: 14 May 2021 – Revised: 6 September 2021 – Accepted: 23 September 2021 – Published: 18 October 2021

Abstract. A new, extinct species of *Allodia* Winnertz is described from early Miocene amber of Ethiopia. *Allodia paleoafricana* sp. nov. is mostly characterized by the scutum with strong anteromarginal, dorsocentral, and lateral setae and the wing with the stem of the M-fork slightly shorter than the vein r–m and the base of the M4–CuA fork aligned with the base of r–m. The assignment to any of the two subgenera *Allodia* stricto sensu or *Brachycampta* Winnertz remains equivocal as the fossil intermingles traits found in both taxa. *Allodia* is known mostly from the Palearctic region, while only a few species have been described from Africa. In this regard, the new fossil species from Ethiopia brings significant new information regarding the Afrotropical distribution and natural history of the genus.

1 Introduction

Mycetophilidae, also known as true fungus gnats, is a diversified family of Sciaroidea (Diptera), with approximately 4500 species described to date (Magnussen, 2020). The family is composed of six subfamilies including the Mycetophilinae considered herein, which itself is divided into two tribes: Mycetophilini and Exechiini (Søli, 2017; Burdíková et al., 2019). The second is less diversified but still contains about 700 species in 20 genera, among which the most speciose taxa are *Exechia* Winnertz, 1863; *Exechiopsis* Tuomikoski, 1966; *Brevicornu* Marshall, 1896; and *Allodia* Winnertz, 1863 (Rindal et al., 2007; Burdíková et al., 2019; Magnussen, 2020). Exechiini is distributed worldwide, with its greatest diversity in the Holarctic region (Matile, 1989; Kjærandsen et al., 2007; Rindal et al., 2007; Oliveira and Amorim, 2014). Exechiini is estimated to have originated during the Paleogene, 23–66 million years (Myr) ago, with a subsequent rapid diversification during the Neogene (2.58–23 Ma) (Burdíková et al., 2019; Camier and Nel, 2020). Fossil Exechiini is mostly found in 34–38-million-year-old Eocene Baltic amber, from which forty species have been described in seven genera, including *Allodia* (Meunier, 1904, 1916, 1917, 1923; Burdíková et al., 2019). The discovery of a 16–23-million-year-old species of *Allodia*, described herein from early Miocene Ethiopian amber, is thus significant for evolutionary studies of the genus, and more generally those of the Afrotropical mycetophilid diversity which is poorly studied and surely underestimated (Kurina, 2012; Magnussen et al., 2018).

2 Material and methods

2.1 Amber deposit and age

The specimen studied herein is preserved in a piece of amber originating from Ethiopia. It was purchased from a gem trader in Addis Ababa and later accessed by paleoentomologists at the University of Gdańsk. As is often the case with Ethiopian amber gathered by traders, the precise locality remains unknown as the material is collected from at least four localities and can be mixed up in bags of raw pieces available for sale. However, all localities are situated in the North Shewa Zone (NSZ) and South Wollo Zone (SWZ) of the Amhara Region, on the slopes of the major rivers and their tributaries (Schmidt et al., 2010; Coty et al., 2016; Bouju and Perrichot, 2020; Bouju et al., 2021, fig. 2 for a map with localities): a first outcrop was reported by Schmidt et al. (2010)

from the northwestern part of the NSZ, in a gorge of the river Wenchit, near the town of Alem Ketema; Coty et al. (2016) obtained some amber from another outcrop located near the hamlet of Jema, along the river Jamma; a third outcrop, further east, was accessed by two of us (Vincent Perrichot and Valentine Bouju) in 2019, in a locality named Woll down the gorge of an affluent of the river Jamma; and a fourth one, the westernmost, was reported to us by a trader near the town of Fiche, again in an affluent of the Jamma river (Binyam Teferi, personal communication, 2019). The material accessed by the University of Gdańsk, although without a precise locality, comes from southeast of the SWZ, near the town of Weldiya (Marcin Buzalski, personal communication, 2013). Data from local collectors and from analyses of the amber-bearing matrix indicate that in all these localities, the amber apparently originates from the same geological layer and can be considered coeval.

The areas of the NSZ and SWZ mentioned above are mostly covered by Miocene to Quaternary layers, the stream gorges cutting through Cretaceous to Miocene deposits (Belay et al., 2009). The lower layer, more or less covered by the streams, corresponds to Upper Cretaceous sandstones from the geological formation named Debre Libanos Sandstone or Upper Sandstone (Belay et al., 2009). Ethiopian amber was first suggested to originate from this Cretaceous layer, mostly because of erroneous palynomorph determinations (Schmidt et al., 2010; Perrichot et al., 2016, 2018). However, further studies of the palynomorphs from the original and additional material enabled a new estimation of the amber age, now considered to be early Miocene (16–23 Myr old; Perrichot et al., 2018; Bouju and Perrichot, 2020). This new dating is congruent with the field observations made by two of us (Vincent Perrichot and Valentine Bouju) in the Woll locality, where the amber layer is found down the slopes between under- and overlying basaltic layers deposited during pre-Oligocene to Miocene volcanic episodes (Hofmann et al., 1997; Coulié et al., 2003; Kieffer et al., 2004; Belay et al., 2009). Unfortunately, no radiometric age could be obtained from these basaltic layers observed in Woll.

Chemical analyses of the resin revealed a Class 1c amber typical of angiosperms in the family Fabaceae. Some leaves and flower remains related to *Hymenaea* were also found in inclusions, suggesting this genus as the resin producer (Bouju and Perrichot, 2020).

2.2 Preparation and study of the fossil

The specimen was found preserved in a piece of yellow-orange amber with 10 other inclusions (Diptera, Hymenoptera, Hemiptera, and flowering plant remains), all rather nicely preserved, without noticeable distortion. The amber piece was cut into two fragments for an optimal view of all inclusions. The fragment with the fungus gnat, also containing three myrmicine ants (Hymenoptera: Formicidae), three gall midges (Diptera: Cecidomyiidae), and stamen anthers and a leaf fragment of fabalean affinities (*Hymenaea* sp.), was assigned the collection number MAIG 6017 and is permanently deposited in the Museum of Amber Inclusions, University of Gdańsk, Poland. The presence of those syninclusions and their proximity to the fungus gnat prevented any further division of the amber that might have damaged them. For similar reasons, most sides of the piece could not be processed further, and only two surfaces were polished around the fungus gnat, allowing its visualization mostly in left profile and dorsal views. Photographs were taken using a Leica M205 C stereomicroscope equipped with a Leica DMC4500 digital camera. All images are digitally stacked photomicrographic composites of several individual focal planes, obtained using Helicon Focus 6.7 software packages. Figures were composed with Adobe Illustrator and Photoshop CC 2019 software. We follow the morphological terminology and the classification for Mycetophilidae presented in Søli (1997, 2017).

2.3 Nomenclatural acts

This published work and the nomenclatural act it contains have been registered in ZooBank (http://www.zoobank.org/, date of registry: 14 May 2021), with the following LSID (reference): urn:lsid:zoobank.org:pub:822C2AA5-6E01-4DDC-8FEA-4F8BF225E9DF. The electronic edition of this work has been archived and is available from the following digital repositories: Deutsche Nationalbibliothek, US Library of Congress, Portico, and CLOCKSS.

3 Systematic paleontology

Order Diptera Linnaeus, 1758

Family Mycetophilidae Newman, 1834

Subfamily Mycetophilinae Newman, 1834

Tribe Exechiini Edwards, 1925

Genus *Allodia* Winnertz, 1863

Allodia Winnertz, 1863, p. 826.

Type species

Mycetophila ornaticollis Meigen, 1818; by subsequent designation by Johannsen, 1909, p. 104.

Allodia paleoafricana sp. nov.

LSID (species) urn:lsid:zoobank.org:act:D4BB6391-7842-4F9F-9420-F083136A255C

(Figs. 1–3)



Figure 1. *Allodia paleoafricana* sp. nov., female, holotype MAIG 6017. Habitus in lateral view.

Material

Holotype MAIG 6017, a complete female specimen preserved in a piece of clear amber (4.3 × 3.2 × 2.2 cm) from a locality near Weldiya in the South Wollo Zone, Amhara Region, Ethiopia.

Diagnosis (female)

Scutum with strong anteromarginal setae, lateral prealar and postalar setae, and dorsocentral setae. Scutellum with two strong posterior setae. Antepronotum with three to four strong setae. Wing with stem of M-fork slightly shorter than r–m, base of M4–CuA fork nearly aligned with base of r–m, CuP fading only shortly before M4–CuA fork. Metacoxa with one posterobasal and one posterodistal bristle.

Description

Head. Longer than broad, 0.54 mm long and 0.32 mm wide. Eyes widely separated, subcircular, about half as long as head, maximal diameter 0.27 mm (Fig. 2a). Three ocelli present, median ocellus larger than laterals, lateral ocelli touching eye margin. Antennae inserted near head's mid-length, 1.25 times as long as thorax (Fig. 1); scape and pedicel subequal in size, 0.07 mm long, with gradual basal constriction, with few apical setae; flagellum progressively narrowed towards tip, 0.97 mm long, with 14 cylindrical articles clothed with fine trichia; first flagellomere longest, 1.6 times as long as scape, following flagellomeres all longer than wide, approximately as long as scape. Head covered with fine trichia, except for row of about five short setae near eye margin, above lateral ocellus (Fig. 2a).

Thorax. Antepronotum with three to four strong setae, other lateral sclerites bare (Fig. 2a). Mesonotum 0.90 mm long, 0.62 mm wide; scutum coated with thin, small, decumbent setae; additionally, with rows of long, erect setae: one anteromarginal, one to two laterals (prealar and postalar, more numerous around wing base), and two dorsocentrals (Fig. 2a–c); scutellum with two very long, posterior setae; several of these strong, dark thoracic setae detached from the specimen and floating around in amber matrix, although their points of insertion clearly visible, forming small, shallow pits on integument; setal apex apparently simply pointy.

Legs. All legs slender, pubescent; the tibiae covered by regular rows of trichia. Metacoxa with one anterodorsal bristle and one posterodorsal bristle (Fig. 2a). Profemur 0.90 mm long, 0.11 mm wide, thinner than others; metafemur 1.37 mm long, 0.20 mm wide; mesofemur 1.17 mm long, 0.12 mm wide. Protibia 1.09 mm long, 0.09 mm wide; mesotibia 1.15 mm long, 0.09 mm wide, with three to four anterodorsal bristles and one posterodorsal bristle; metatibia 1.56 mm long, 0.15 mm wide, with 13–14 dorsal bristles; tib-

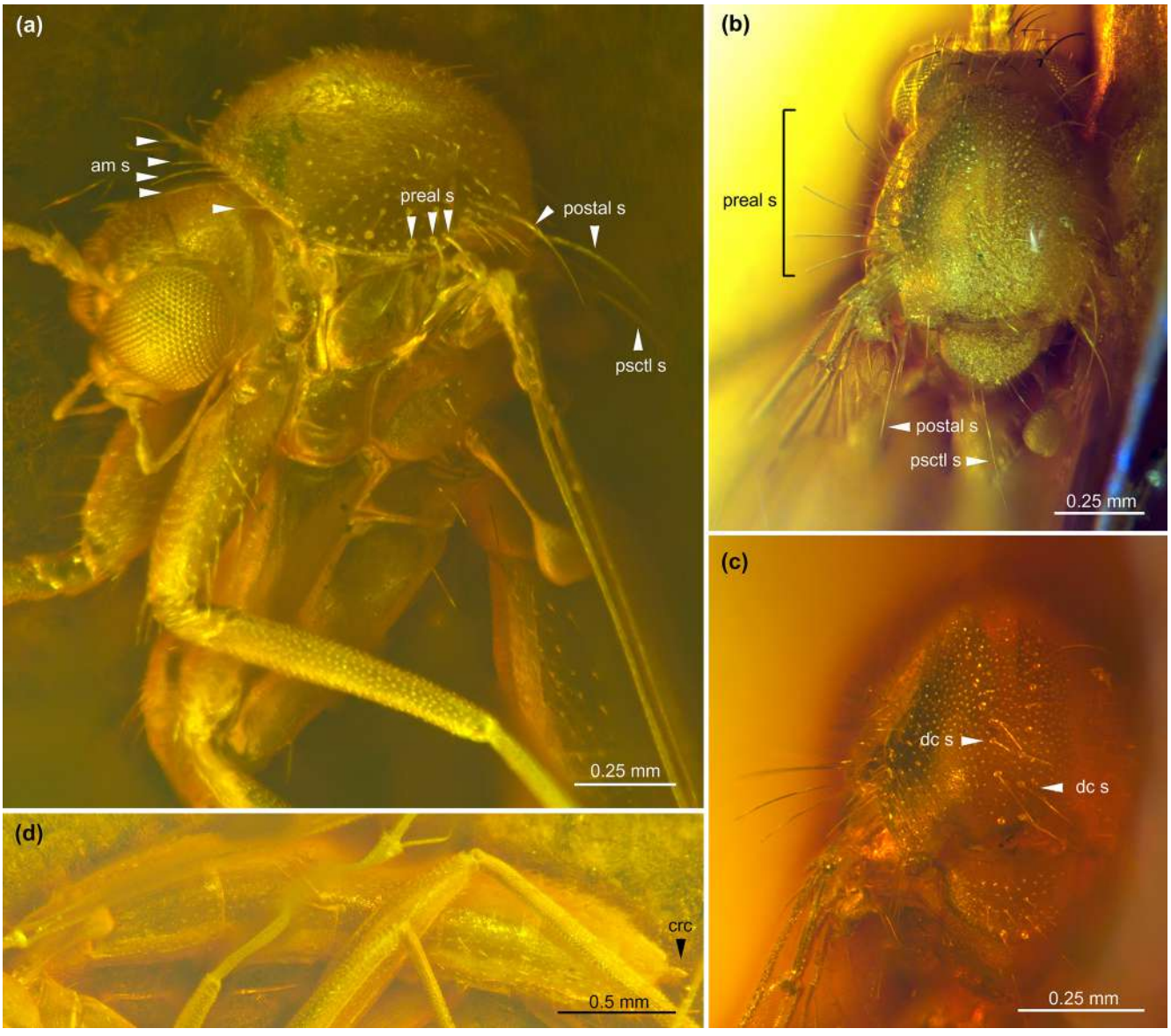


Figure 2. *Allodia paleoafricana* sp. nov., female, holotype MAIG 6017. **(a)** Details of head and thorax in lateral view, with indication of mesonotal setae. **(b)** Thorax in dorsal view, highlighting the lateral and posterior mesonotal setae. **(c)** Mesonotum in dorsal view, highlighting the rows of dorsocentral setae. **(d)** Abdomen in profile view. Abbreviations: am s, anteromarginal setae; crc, cerci; dc s, dorsocentral setae; postal s, postalar setae; psctl s, posterior scutellar setae; preal s, prealar setae.

ial spur formula 1–2–2, longest metatibial spur about one-third of tibial length; tarsi slender, length of protarsomeres (in mm): TI 1.25, TII 0.75, TIII 0.52, TIV 0.30, TV 0.26.

Wings (Fig. 3). Wings 2.66 mm long, ca. 1.00 mm wide, with microtrichia arranged on membrane. Sc short, approximating but not ending in R; R1 reaching C on the apical wing quarter; R2+3 absent; C reaching apex of R4+5, both veins reaching margin before wing apex; r–m slightly longer than stem of M-fork (M1–M2); M-fork situated distally of M4–CuA fork. CuP short, fading before reaching wing margin, ending around level of M4–CuA fork. A1 weak, less distinct than other veins, thus ending unsure.

Abdomen. About as long as wings, narrowly joined to thorax, densely pubescent, with six distinct segments. Terminalia mostly invisible in profile view, partly concealed by left metatibia and pubescence; only a small, apically rounded part of cerci visible (Fig. 2d).

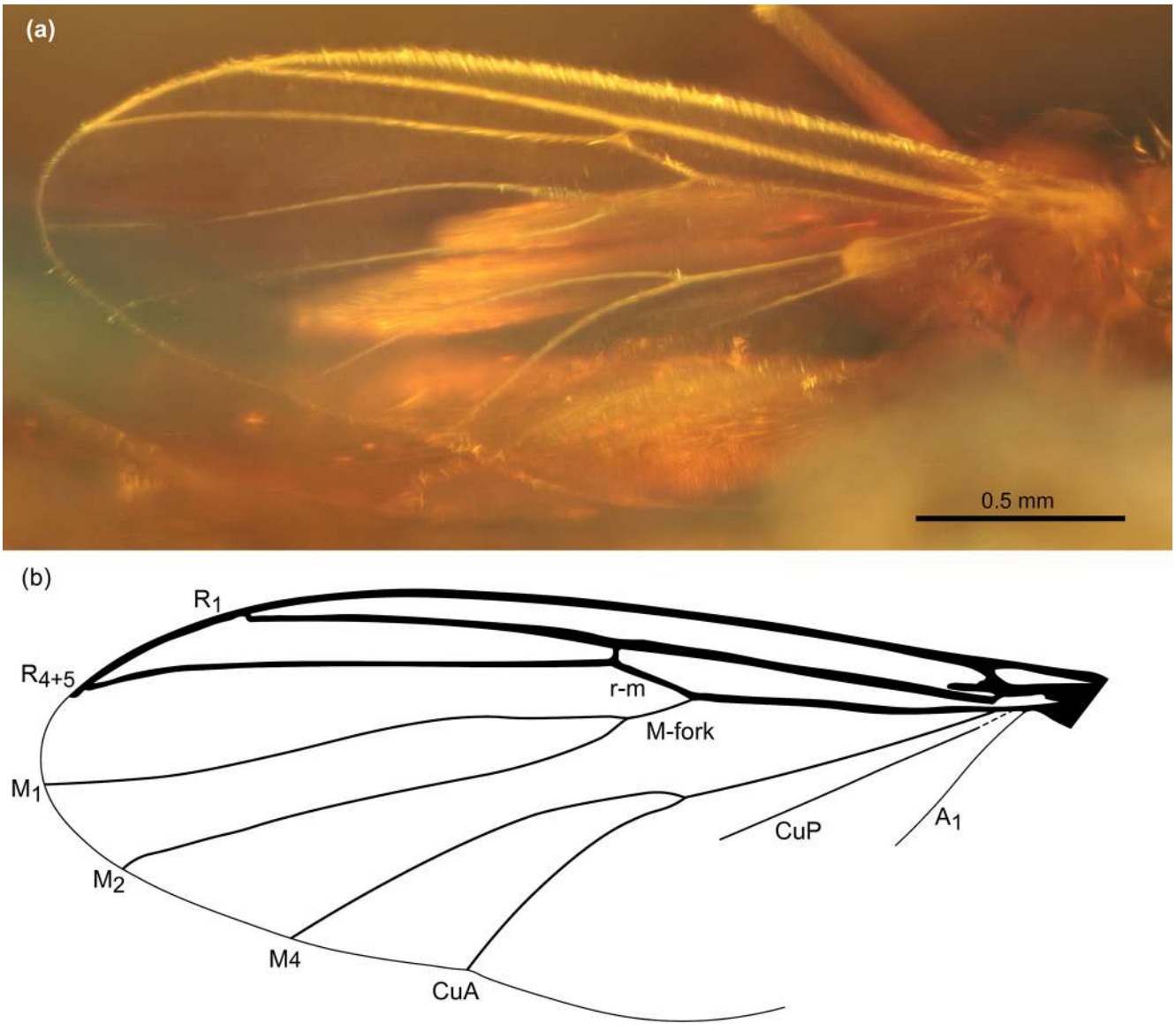


Figure 3. Wing of *Allodia paleoafricana* sp. nov., female, holotype MAIG 6017. **(a)** Photograph of left wing. **(b)** Drawing with indication of venation.

Etymology

The specific epithet combines *palaiós* (Greek, meaning "ancient") with Africa, in reference to the origin of the amber piece. The specific epithet is to be treated as an adjective in a genitive case.

4 Discussion

4.1 Systematic placement

Based on the key to Afrotropical Mycetophilidae proposed by Søli (2017), the placement of the new fossil within Mycetophilinae is supported by the lateral ocellus touching the eye margin and the absence of vein R2+3. The placement in Exechiini is supported by the anepisternum bare, although Tuomikoski (1966) and Rindal and Søli (2006) have warned about the unreliability of the character presence/absence of anepisternal setae after noticing its many variabilities in both tribes. The presence of a single strong bristle basally on the specimen's hind coxa may also indicate an Exechiini, yet, as weaker bristles have also been found in some Mycetophilini, this character is also insufficient to confidently assign the specimen (Tuomikoski, 1966). However, our studied specimen has a rounded lower part of the katepisternum covering the base of the mesocoxa (Fig. 2a), and no sagittal line is visible on its head, two characters considered reliable for placement in Exechiini (Tuomikoski, 1966). Within this tribe, the

wing with the vein CuP not extending beyond the posterior fork (M4+CuA), which itself branches before the level of the point of furcation of the anterior fork (M1+M2), excludes the genera *Exechia*; *Pseudexechia* Tuomikoski, 1966; and *Rymosia* Winnertz, 1863. Finally, the fossil specimen can be placed in the genus *Allodia* for its scutum with strong, erect setae arranged in rows (Søli, 2017). This would also warrant a placement in the subgenus *Brachycampta* Winnertz, 1863, according to Søli (2017). This placement would also be indicated by the base of the M4–CuA fork located before the base of r–m (Fig. 3). However, the fossil has the wing with the stem of the anterior fork slightly shorter than r–m, a character of *Allodia* stricto sensu (str. s.) rather than *Brachycampta* according to Tuomikoski (1966) or Zaitzev (2003). Both subgenera are otherwise distinguished by abdominal color markings, a character unreliable on the Ethiopian fossil. Furthermore, according to Magnussen (2020), all these characters traditionally used to separate *Allodia* and *Brachycampta* have ambiguities. Instead, a further character seems more reliable: the bristles on the scutum and scutellum have an apical split in *Allodia*, while in *Brachycampta*, these bristles are simple (Magnussen, 2020, figs. 6B, C). These bristles are apparently simple on the fossil, suggesting *Brachycampta*, but preservation in amber prevents a clear view at higher magnification. Therefore, we prefer to leave the fossil unassigned to a subgenus until a definitive assessment of this tiny feature can be made.

4.2 Exechiini and *Allodia* in the fossil record

Representatives of Mycetophilidae are rather abundant in the fossil record, with numerous specimens described from Cretaceous or Cenozoic deposits (e.g., Matile, 1989, 1992; Blagoderov and Martínez-Delclòs, 2001; Blagoderov and Grimaldi, 2004; Oliveira and Amorim, 2014). Exechiini is estimated to date back to the Paleogene, with the oldest species described from the Eocene (ca. 53 Myr old) French amber by Camier and Nel (2020) and diverse species fossilized in resins such as the 34–38 Myr old Baltic amber (Burdíková et al., 2019). Based on the fossil record of the family and the abundant Cretaceous Mycetophilini, the crown Exechiini may be considered younger, with a hypothetical fast diversification during the Neogene (Rindal et al., 2007; Burdíková et al., 2019). However, to date, there is no clear time-calibrated phylogeny proposed for the family, challenging our comprehension of its diversification. *Allodia* fossils have previously been described only from the Palearctic region, with seven species from the Eocene Baltic amber (Meunier, 1904, 1916, 1917, 1923), one species from the Oligocene of France, and two species from the Miocene of Croatia and Germany (Heer, 1849, 1856; Théobald, 1937). The Miocene Ethiopian species of *Allodia* enriches the preexisting data but also represents the first fossil species of the genus in Africa, thus bringing a new record of interest for further phylogenetic analyses such as a total-evidence dating approach.

4.3 Comparison with extant Afrotropical *Allodia*

Only seven African species have been described to date: one in the subgenus *Brachycampta* from the Comoros and six in the subgenus *Allodia* str. s. from Tanzania, Kenya, and South Africa (Matile, 1978; Magnussen et al., 2018). One undescribed species in the subgenus *Allodia* str. s. was also reported from Cameroon (Matile, 1978). The comparison with the Ethiopian fossil species, based on a female, is very limited: all these living species are based on males, using the terminalia and abdominal color markings as the main diagnostic characters. However, *Allodia paleoafricana* sp. nov. differs from all seven extant species at least by the presence of dorsocentral setae on the scutum (absent in the six species attributed to *Allodia* str. s.) combined with the wing with the stem of the M-fork slightly shorter than the r–m (a character of *Allodia* str. s.).

4.4 Paleoenvironment

The palynomorphs from the amber-bearing bed suggest a humid, forested environment with freshwater for the depositional sites of the amber, such as a swamp or a marsh (Jim Cole, personal communication, 2015; Bouju and Perrichot, 2020). The presence of *Allodia* is concordant with this habitat since living members of the genus are typically found in moist forests (e.g., Søli et al., 2000; Kjærandsen et al., 2007; Magnussen, 2020). More generally, the greatest abundance of mycetophilids is found near moist places such as river banks or swamps (e.g., Matile, 1989; Oliveira and Amorim, 2014; Magnussen, 2020). Their presence in amber is also quite expectable as they are commonly observed in association with wood near the forest litter (Jakovlev et al., 2006; Magnussen, 2020), where tree resin typically flows. In fact, fungus gnats are commonly recorded in fossil resins (Matile, 1989, 1992; Blagoderov and Grimaldi, 2004).

5 Conclusion

The distribution and diversity of the genus *Allodia*, and to some extent of the tribe Exechiini, are rather well documented from the Holarctic, Palearctic, and Neotropical regions but remain largely understudied in the Afrotropical region. The discovery of *Allodia* in the Miocene Ethiopian amber constitutes the first fossil record of a Mycetophilidae in African amber. This provides valuable information on the distribution and evolutionary history of the genus as well as of Exechiini. The Ethiopian amber might be considered a significant new source of information regarding the ancient distribution of various taxonomic groups with an otherwise scant record from the Afrotropical region. These fossils

could also provide important calibration points for investigation of much insect crown-group diversification.

Sample availability. The material included in this paper is permanently deposited in the Museum of Amber Inclusions at the University of Gdańsk, Poland, under the inventory number MAIG 6017.

Author contributions. VP and VB designed the study. JS and BB provided the fossil. BB and VP carried out the preparation of the amber sample. VB, SRG, MG, and VP prepared the photographs and illustrations and wrote the first draft of the paper. All authors contributed to the discussion and proofreading of the manuscript.

Competing interests. The contact author has declared that neither they nor their co-authors have any competing interests.

Disclaimer. Publisher's note: Copernicus Publications remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.

Acknowledgements. We are grateful to Marcin Buzalski for access to the Ethiopian amber studied here and its repository at MAIG. We also thank Vladimir Blagoderov (National Museum of Scotland, Edinburgh, UK) for advice with the determination, and Corentin Jouault (University of Rennes) for comments on an earlier version of this paper. We thank the reviewers and the editor for insightful comments on the manuscript.

Financial support. Partial support for this work was provided by the Tellus-INTERRVIE program of CNRS INSU (project AMBRAFRICA to Vincent Perrichot, 2019), enabling Valentine Bouju and Vincent Perrichot's fieldwork in Ethiopia and work at the University of Gdańsk.

Review statement. This paper was edited by Carolin Haug and reviewed by Olavi Kurina and one anonymous referee.

References

Belay, T., Tesfay, I., Ayalew, A., Yohannes, G., Zewdie, T., Bekele, H., Tadesse, M., Demisse, T., and Alemu, T.: Geology of the Were-Ilu Area. Geological Survey of Ethiopia, Memoir 25, 56 pp., 2009.

Blagoderov, V. A. and Grimaldi, D. A.: Fossil Sciaroidea (Diptera) in Cretaceous ambers, exclusive of Cecidomyiidae, Sciaridae, and Keroplatidae, Am. Mus. Novit., 3433, 1–76, https://doi.org/10.1206/0003-0082(2004)433<0001:FSDICA>2.0.CO;2, 2004.

Blagoderov, V. V. and Martínez-Delclós, X.: Two new fungus gnats (Insecta, Diptera, Mycetophilidae) from the Lower Cretaceous of Spain, Geobios, 34, 63–67, https://doi.org/10.1016/S0016-6995(01)80045-0, 2001.

Bouju, V. and Perrichot, V.: A review of amber and copal occurrences in Africa and their paleontological significance, BSGF–Earth Sci. Bull., 191, 17, https://doi.org/10.1051/bsgf/2020018, 2020.

Bouju, V., Feldberg, K., Kaasalainen, U., Schäfer-Verwimp, A., Hedenäs, L., Buck, W. R., Wang, B., Perrichot, V., and Schmidt, A. R.: Miocene Ethiopian amber: a new source of fossil cryptogams, J. Syst. Evol., https://doi.org/10.1111/jse.12796, online first, 2021.

Burdíková, N., Kjærandsen, J., Lindemann, J. P., Kaspřák, D., Tóthová, A., and Ševčík, J.: Molecular phylogeny of the Paleogene fungus gnat tribe Exechiini (Diptera: Mycetophilidae) revisited: Monophyly of genera established and rapid radiation confirmed, J. Zool. Syst. Evol. Res., 57, 806–821, https://doi.org/10.1111/jzs.12287, 2019.

Camier, M. and Nel, A.: The oldest fungus gnat of the tribe Exechiini in the lowermost Eocene Oise amber (Diptera: Mycetophilidae), Zootaxa, 4722, 91–98, https://doi.org/10.11646/zootaxa.4722.1.9, 2020.

Coty, D., Lebon, M., and Nel, A.: When phylogeny meets geology and chemistry: doubts on the dating of Ethiopian amber, Ann. Soc. Entomol. Fr., 52, 161–166, https://doi.org/10.1080/00379271.2016.1230477, 2016.

Coulié, E., Quidelleur, X., Gillot, P.-Y., Courtillot, V., Lefèvre, J.-C., and Chiesa, S.: Comparative K–Ar and Ar/Ar dating of Ethiopian and Yemenite Oligocene volcanism: implications for timing and duration of the Ethiopian traps, Earth Planet. Sc. Lett., 206, 477–492, https://doi.org/10.1016/S0012-821X(02)01089-0, 2003.

Edwards, F. W.: British fungus-gnats (Diptera, Mycetophilidae). With a revised generic classification of the family, Trans. Entomol. Soc. London, 1924, 505–670, 1925.

Hofmann, C., Courtillot, V., Féraud, G., Rochette, P., Yirgu, G., Ketefo, E., and Pik, R.: Timing of the Ethiopian flood basalt event and implications for plume birth and global change, Nature, 389, 838–841, https://doi.org/10.1038/39853, 1997.

Heer, O.: Die Insektenfauna der Tertiärgebilde von Oeningen und von Radoboj in Croatien. Zweiter Teil: Heuschrecken, Florfliegen, Aderflügler, Schmetterlinge und Fliegen, W. Engelmann, Leipzig, vi + 264 pp., 1849 (also in Neue Denkschr. Allg. Schweiz. Ges. Gesammten Naturwiss., 1, 1850).

Heer, O.: Über die fossilen Insekten von Aix in der Provence. Vierteljahresschr. Naturforsch. Ges. Zürich, 1, 1–40, available at: https://www.ngzh.ch/archiv/1856_1/1_1/1_2.pdf (last access: 12 October 2021), 1856.

Jakovlev, J., Kjaerandsen, J., and Polevoi, A.: Seventy species of fungus gnats new to Finland (Diptera, Mycetophilidae), Sahlbergia, 11, 22–39, 2006.

Johannsen, O. A.: Diptera, Fam. Mycetophilidae, in: Genera Insectorum, Vol. 93, edited by: Wytsman, P., Brussels, Belgium, 141 pp., 1909.

Kieffer, B., Arndt, N., Lapierre, H., Bastien, F., Bosch, D., Pecher, A., Yirgu, G., Ayalew, D., Weis, D., Jerram, D. A., Keller, F., and Meugniot, C.: Flood and shield basalts from Ethiopia: magmas from the African superswell, J. Petrol., 45, 793–834, https://doi.org/10.1093/petrology/egg112, 2004.

Kjærandsen, J., Kurina, O., and Ólafsson, E.: The fungus gnats of Iceland (Diptera, Keroplatidae & Mycetophilidae), Insect Syst. Evol., 64, 61–96, 2007.

Kurina, O.: Description of four new species of *Zygomyia* Winnertz from Ethiopia and Uganda (Diptera: Mycetophilidae), Afr. Invert., 53, 205–220, https://doi.org/10.5733/afin.053.0113, 2012.

Linnaeus, C.: Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis, Tomus I, Editio decima, reformata, Salvius, Holmiæ, 824 pp., https://doi.org/10.5962/bhl.title.542, 1758.

Magnussen, T.: Integrative taxonomy and systematics of *Allodia* Winnertz (Diptera, Mycetophilidae), PhD thesis, University of Oslo Natural History Museum, Norway, 34 pp., 2020.

Magnussen, T., Kjærandsen, J., Johnsen, A., and Søli, G. E. E.: Six new species of Afrotropical *Allodia* (Diptera: Mycetophilidae): DNA barcodes indicate recent diversification with a single origin, Zootaxa, 4407, 301–320, https://doi.org/10.11646/zootaxa.4407.3.1, 2018.

Marshall, P.: New Zealand Diptera, No. 2, Mycetophilidae, Trans. New Zealand Inst., 28, 250–309, 1896.

Matile, L.: Diptères Mycetophylidae de l'archipel des Comores. Mém. Mus. Natl. Hist. Nat., Sér. A Zool., 109, 247–306, 1978.

Matile, L.: Family Mycetophilidae, in: Catalog of the Diptera of the Australasian and Oceanian Regions, edited by: Evenhuis, N. L., Bernice, P., Bishop Museum special publication no. 86, Bishop Museum Press, Honolulu, E. J. Brill, Leiden, 135–145, 1989.

Matile, L.: Review of the Afrotropical Gnoristinae (Diptera: Mycetophilidae), with descriptions of nine new species and first record of *Synapha* Meigen, Ann. Natal. Mus., 33, 189–202, 1992.

Meigen, J. W.: Systematische Beschreibung der bekannten europäischen zweiflügeligen Insekten. Erster Theil. F.W. Forstmann, Aachen, Germany, 332 pp., 1818.

Meunier, F.: Monographie des Cecidomyidae, Sciaridae, Mycetophylidae et Chironomidae de l'ambre de la Baltique, Ann. Soc. Sci. Bruxelles, 28, 93–275, 1904.

Meunier, F.: Beitrag zur Monographie der Mycetophiliden und Tipuliden des Bernsteins, Z. Dtsch. Geol. Ges., 68, 477–493, 1916.

Meunier, F.: Über einige Mycetophiliden und Tipuliden des Bernsteins nebst Beschreibung der Gattung *Palaeotanypeza*, N. Jb. Miner. Geol. Paläont., 1917, 73–106, 1917.

Meunier, F.: Nouvelle contribution à la monographie des "Mycetophilidae" (Ceroplatinae, Mycetophilinae et Sciophilinae) de l'ambre de la Baltique, Rev. Sci. Bourbonnais Cent. Fr., 1923, 14–34, 1923.

Newman, E.: Attempted division of British insects into natural orders, Entomol. Mag., 2, 379–431, 1834.

Oliveira, S. S. and Amorim, D. D. S.: Catalogue of Neotropical Diptera. Mycetophilidae. Neotrop., Diptera, 25, 1–87, 2014.

Perrichot, V., Boudinot, B. E., Cole, J., Delhaye-Prat, V., Esnault, J., Goldman, Y., Nohra, Y. A., and Schmidt, A. R.: African fossiliferous amber: a review, in: Abstracts of the 7th International Conference on Fossil Insects, Arthropods and Amber, edited by: Penney, D. and Ross, A. J., Siri Scientific Press, Manchester, p. 41, 2016.

Perrichot, V., Boudinot, B., Chény, C., Cole, J., Jeanneau, L., Schmidt, A. R., Szwedo, J., and Wang, B.: The age and paleobiota of Ethiopian amber revisited. 5th International Paleontological Congress, Paris, France, 9–13 July 2018, abstract book, p. 23, 2018.

Rindal, E. and Søli, G. E. E.: Phylogeny of the subfamily Mycetophilinae (Diptera: Mycetophilidae), Zootaxa, 1302, 43–59, https://doi.org/10.11646/zootaxa.1302.1.4, 2006.

Rindal, E., Søli, G. E. E., Kjærandsen, J., and Bachmann, L.: Molecular phylogeny of the fungus gnat tribe Exechiini (Mycetophilidae, Diptera), Zool. Scripta, 36, 327–335, https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2007.00285.x, 2007.

Schmidt, A. R., Perrichot, V., Svojtka, M., Anderson, K. B., Belet, K. H., Bussert, R., Dörfelt, H., Jancke, S., Mohr, B., Mohrmann, E., Nascimbene, P. C., Nel, A., Nel, P., Ragazzi, E., Roghi, G., Saupe, E. E., Schmidt, K., Schneider, H., Selden, P. A., and Vávra, N.: Cretaceous African life captured in amber, P. Natl. Acad. Sci. USA, 107, 7329–7334, https://doi.org/10.1073/pnas.1000948107, 2010.

Søli, G. E. E.: The adult morphology of Mycetophilidae (s. str.), with a tentative phylogeny of the family (Diptera, Sciaroidea), Entomol. Scand., 50, 5–55, 1997.

Søli, G. E. E.: Mycetophilidae (Fungus Gnats), in: Manual of Afrotropical Diptera, Vol. 2, Nematocerous Diptera and lower Brachycera, edited by: Kirk-Spriggs, A. and Sinclair, B. J., Suricata, 5, 533–555, 2017.

Søli, G. E. E., Vockeroth, J. R., and Matile, L.: Families of Sciaroidea, in: Contributions to a Manual of Palearctic Diptera, appendix, edited by: Papp, L. and Darvas, L., Science Herald, Budapest, Hungary, 49–93, 2000.

Théobald, N.: Les insectes fossiles des terrains oligocènes de France, Mém. Soc. Sci. Nancy, 2, 1–473, 1937.

Tuomikoski, R.: Generic taxonomy of the Exechiini (Dipt., Mycetophilidae), Ann. Ent. Fenn., 32, 159–194, 1966.

Winnertz, J.: Beitrag zu einer Monographie der Pilzmücken, Verh. K. K. Zool.-Bot. Ges. Wien, 13, 637–964, https://doi.org/10.5962/bhl.title.9961, 1863.

Zaitzev, A.: Fungus gnats (Diptera, Sciaroidea) of the fauna of Russia and adjacent regions. Part II, Dipterological Res., 14, 77–386, 2003.

ANNEXE 6

Chapitre III

Article Bouju et al., *Journal of Paleontology*

Résumé : *The termite genus* Glyptotermes *(Isoptera: Kalotermitidae) in Miocene amber from Ethiopia / Le genre* Glyptotermes *(Isoptera : Kalotermitidae) de l'ambre miocène d'Ethiopie.*

Les termites Kalotermitidae sont décrits dans le registre fossile par soixante-quatorze occurrences, crétacées à cénozoïques, la plus ancienne provenant de l'ambre du Brésil. La famille semble s'être particulièrement diversifiée au Crétacé avec une richesse spécifique observée par exemple dans l'ambre cénomanien du Myanmar. Au sein des Kalotermitidae, le genre *Glyptotermes* est le plus diversifié avec une centaine d'espèces actuelles décrites.

Matériel. Le spécimen étudié (mâle) provient de la collection de l'Université de Rennes. Son origine précise au sein des localités d'ambre en Ethiopie est inconnue. Les description et diagnose de la nouvelle espèce sont détaillées et disctuées dans l'article.

Discussion.

Paléoenvironnement. Le genre *Glyptotermes* présente une distribution cosmopolite avec une plus forte représentation dans les environnements tropicaux. Les individus sont principalement observés au niveau de bois en décomposition ou de plaies sur les troncs des arbres. Les termites Kalotermitidae sont fréquemment piégés dans les coulées de résines au cours de vols en essaim lors de la période de reproduction.

Registre fossile. Si les ailes et individus ailés Kalotermitidae sont fréquent dans l'ambre, le genre *Glyptotermes* est lui peu représenté dans le registre fossile avec seulement quatre espèces décrites dans l'ambre miocène de République Dominicaine, une cinquième espèce miocène dans les diatomites de Shanwang en Chine. Celle décrite dans l'ambre d'Ethiopie représente la première véritable occurrence fossile du genre en Afrique, une autre ayant été décrite auparavant mais dans le copal pléistocène à plus récent, ainsi que l'un des rares signalements fossiles de la famille en Afrique. Le représentant dans l'ambre d'Ethiopie confirme l'occurrence du genre au Miocène et permet de mieux appréhender son histoire biogéographique

Participation :

L'étude du spécimen, la description, diagnose et discussion quant à sa détermination, ont été réalisées en collaboration avec C. Jouault et V. Perrichot. J'ai rédigé l'article présentant cette étude avec l'aide de mes différents co-auteurs. J'ai réalisé l'ensemble des photographies, dessins et figures.

The termite genus *Glyptotermes* (Isoptera: Kalotermitidae) in Miocene amber from Ethiopia

Valentine Bouju[1], Corentin Jouault[1,2] and Vincent Perrichot[1*]

[1]Univ Rennes, CNRS, Géosciences Rennes, UMR 6118, 35000, Rennes, France.

[2]Muséum national d'Histoire naturelle, Institut de Systématique, Evolution, Biodiversité (ISYEB), CNRS, Sorbonne Université, EPHE, Université des Antilles, CP50, 57 rue Cuvier, 75005 Paris, France.

<valentine.bouju@univ-rennes1.fr> ; orcid.org/0000-0003-3185-5047

<jouaultc0@gmail.com>; orcid.org/0000-0002-3680-5172

<vincent.perrichot@univ-rennes1.fr>; orcid.org/0000-0002-7973-0430

Running Header: New Miocene drywood termite

Abstract.—A new species of drywood termite (Isoptera: Kalotermitidae) is described from a nearly complete alate specimen preserved in early Miocene Ethiopian amber. *Glyptotermes abyssinicus* n. sp., is distinguished by its U-shaped head with 12-segmented antennae, the ocelli separated from eye margin, the right mandible with obtuse angle between apical and first marginal teeth, the left mandible with obtuse angle between apical and first + second marginal teeth, and its wing venation. This is the first termite reported from Ethiopian amber, and the fourth Miocene species of the extant genus *Glyptotermes*, together with species previously described from diatomites of China and amber from the

For Review Only

Dominican Republic. As the oldest report of the genus known from Africa, *G. abyssinicus* n. sp. constitutes an interesting new record for the biogeographical history of the kalotermitid lineage.

UUID: http://zoobank.org/7670b045-fb31-4809-8116-4d14c4dd275b

Introduction

The Kalotermitidae, also named drywood termites for their high tolerance to dry conditions, is a monophyletic family consistently retrieved as sister to the Neoisoptera in recent molecular and morphological phylogenetic analyses (Engel et al., 2009; Bourguignon et al., 2015; Legendre et al., 2015; Bucek et al., 2019; Zhao et al., 2019; Jouault et al., 2021). While some discrepancies are observed regarding the divergence time estimates of several isopteran constitutive families, depending on the method or dataset used, molecular- and morphology-based analyses agree for an Early Cretaceous appearance of the kalotermitids (Bourguignon et al., 2015; Bucek et al., 2019; Jouault et al., 2021).

The comprehension of the Kalotermitidae have greatly benefited from the outstanding work of Kumar Krishna who proposed the first phylogenetic hypothesis and described tens of new species and genera, e.g., *Bifiditermes* Krishna, 1961, *Incisitermes* Krishna, 1961, *Postelectrotermes* Krishna, 1961, and the fossil species *Incisitermes peritus* Engel and Krishna, 2007, or *Cryptotermes glaesarius* Engel and Krishna, 2007.

The kalotermitids have a rather extensive fossil record, with 74 registered occurrences ranging from the Cretaceous to Quaternary periods (http://fossilworks.org/). The oldest representative of the family was described from the Brazilian Crato Formation, as *Cratokalotermes santanensis* Bechly, 2007, and the family seems to have diversified during the mid-Cretaceous, with various species

For Review Only

reported from Cenomanian Burmese amber (Cockerell, 1916, 1917; Engel et al., 2007; Poinar, 2009; Zhao et al., 2021).

Glyptotermes Froggatt, 1897 is a cosmopolitan genus principally represented in tropical environments and is the most speciose of kalotermitid genera, with at least 128 living species (Krishna et al., 2013; Scheffrahn, 2021). *Glyptotermes* is commonly found infesting sound or rotting dry wood, as well as wood scars in live trees (Scheffrahn et al., 2001; Engel and Krishna, 2007). Like all kalotermitids, *Glyptotermes* reproductives are likely to be trapped in resin during their swarming flight since they commonly land on tree trunks and rarely reach the ground, and in fact the genus is recorded by the numerous wings and winged specimens mentioned from many deposits worldwide (Cowie et al., 1990; Nel and Paicheler, 1993; Engel and Krishna, 2007; Krishna et al., 2013; Engel and Kaulfuss, 2017). As for many extant genera, the fossil record of *Glyptotermes* remains relatively scarce, with only four species described: *G. grimaldii* Engel and Krishna, 2007, and *G. paleoliberatus* Engel and Krishna, 2007, from early Miocene Dominican amber; *G. shandongianus* (Zhang, 1989), from Miocene diatomitic deposits of Shanwang, China (Zhang, 1989; Zhang et al., 1994); and *G. pusillus* (Heer, 1849), from Pleistocene or younger East African copal (Heer, 1849; Snyder, 1949; Krishna et al., 2013). The new specimen described herein represents the first fossil record of the genus, and one of the very few fossil kalotermitids, from Africa.

Material and methods

The studied specimen is preserved in a piece of amber originating from a deposit located in the North Shewa Zone of Ethiopia. The exact locality is unknown but is undoubtedly among the four localities reported by Bouju et al. (2021, fig. 2), as the material was accessed through an amber trader from Addis Ababa who obtains amber exclusively from those four localities. Apparently, the amber is dug

For Review Only

from the same geological layer in the four deposits. The amber bed corresponds to a siltstone situated within a series of Pre-Oligocene to Miocene basalts and ignimbrite (Coulié et al., 2003; Kieffer et al., 2004; Belay et al., 2009) that are exposed down the gorges of the Jema and Wenchit Rivers or their tributaries (Bouju and Perrichot, 2020). Unfortunately, no radiometric age could be obtained from the adjacent basaltic rocks sampled by two of us in 2019 from the locality of Woll (see Bouju et al., 2021: fig. 2). However, the geological data, combined with studies of the amber chemistry, organismic inclusions, and palynomorphs of the amber-bearing sediment, support an early Miocene age for the amber (Bouju and Perrichot, 2020; Bouju et al., 2021).

The specimen was found preserved in syninclusion with a tiny chalcid wasp (Pteromalidae?) in a piece of greenish amber. The raw amber piece was ground and polished using thin silicon carbide papers for an optimal observation of the insect specimens in frontal, dorsal, and ventral views. The amber piece was ultimately embedded in a block of epoxy resin (Araldite 2020) following the method in Sadowski et al. (2021, fig. 8) for consolidation and long-term conservation. Photographs and examination of the specimen were made using a Leica M205 C stereomicroscope equipped with a Leica DMC4500 digital camera. The series of photographs taken at multiple focal planes were stacked using Helicon Focus 6.7 software. Illustrations were made using Adobe Illustrator and Photoshop CC 2019 softwares. We follow the morphological terminology and classification of termites as presented in Krishna et al. (2013), except for the wing venation that follows Schubnel et al. (2019).

Repository and institutional abbreviations.—The type specimen examined in this study is deposited in the amber collection of the Geological Department and Museum of the University of Rennes (IGR), France, under the registration number IGR.ET2020/017.

Systematic paleontology

For Review Only

Order Blattodea Brunner von Wattenwyl, 1882

Infraorder Isoptera Brullé, 1832

Family Kalotermitidae Froggatt, 1897

Genus *Glyptotermes* Froggatt, 1897

Type species.—*Glyptotermes tuberculatus* Froggatt, 1897 by subsequent designation in Snyder, 1949: 45.

Glyptotermes abyssinicus new species

Figures 1–3

Holotype.—One alate specimen, IGR.ET2020/017, in amber from the lower Miocene (16–23 Ma) of the North Shewa Zone, Amhara and Oromia regions, Northwestern Plateau of Ethiopia.

Diagnosis.—Head U-shaped in posterodorsal view; eyes small, sub-circular and feebly protruding from head laterally; ocelli distinctly separated from eye margin, longest obliquely; antenna 12-segmented, AII longer than AIII, AIII subequal to slightly shorter than AIV; left mandible with apical tooth stout, angle between apical and first + second marginal teeth right to nearly obtuse; right mandible with long, stout apical tooth, angle between apical and first marginal teeth obtuse; fore wing scale not fully overlapping hind wing scale; fore wing with Sc and RA short, RP long with two anterior branches, M sclerotized, running very close to and parallel to RP to reach wing apex, with faint cross-veins between M and radial sector, CuA with at least 8–9 posterior branches.

For Review Only

Description.—Body 3.8 mm long (from tip of labrum to abdomen apex), 7.0 mm with wings (Fig. 1). Head (Fig. 2.1, 2.2) prognathous, 1.1 mm long and 0.65 mm wide excluding compound eyes, with straight sides, anterolateral corners slightly angulate, posterolateral corners rounded; compound eye sub-circular, slightly wider than long, ca. 0.25 mm wide, protruding from head, separated from posterior head margin by more than its length; ocelli white, ovoid (about 0.06 mm long and 0.05 mm wide), located above eye mid-length, very close to but not touching eye margin; fontanelle absent; antenna (Fig. 2.2) moniliform, with 12 antennomeres, AII longer than AIII, AIII subequal to slightly shorter than AIV, AIV shorter than AV, following antennomeres progressively increasing in length toward apex; left mandible with slightly obtuse to nearly right angle between apical and first + second marginal teeth, third marginal tooth hidden; right mandible with obtuse angle between apical and first marginal teeth; maxillary palps hidden by labial palps in frontal view; labial palps with 3 segments (Fig. 2.3); labrum about 0.18 mm long and 0.24 mm wide, posterior margin convex, anterior margin straight or nearly so; postclypeus slightly raised medially (Fig. 2.1, 2.3), rectangular and conspicuously wider than long (about 0.24 mm wide and 0.06 mm long).

Pronotum (Fig. 2.5) flat to slightly arched in lateral view, anterior margin slightly concave, sides rounded, slightly narrower than head. Legs slender; profemur *ca.* 0.5 mm long, protibia *ca.* 0.4 mm long, protarsus at least 0.2 mm long; protibia with three spurs f1, f2, f3; mesofemur *ca.* 0.5 mm long, mesotibia *ca.* 0.5 mm long, mesotarsus at least 0.4 mm long; mesotibia with three spurs m1, m2, m3 (Fig. 2.6); metafemur *ca.* 0.5 mm long, metatibia *ca.* 0.8 mm long, metatarsus at least 0.4 mm long; metatibia with three spurs h1, h2, h3; no additional spine on meso- and metatibiae; tarsi tetramerous, with apical tarsomere as long as or slightly longer than combined length of preceding ones (Fig. 2.7); arolium present (Fig. 2.8).

Wings (Fig. 3.1–3.5) 4.75 mm long (measured from suture to apex), membrane reticulate; fore wing scale 0.75 mm long, not covering hind wing scale, with humeral margin nearly straight, claval suture (CuP) straight, slightly curved distally, basal suture straight; fore wing with M and CuA veins

For Review Only

arising independently from inside the wing scale; Sc short and simple; RA and RP fused basally, RA short, RP long with 2 anterior branches or fusion point with C; M sclerotized, running to wing apex, close and parallel to RP, with at least 1 anterior, short branch located near wing apex, and maybe two unsclerotized anterior branches located respectively in basal and apical wing third; CuA unsclerotized, with 8–9 posterior branches and maybe two unsclerotized anterior branches; hind wing not describable; anal lobe absent on both wings.

Abdomen not fully preserved, ca. 1.4 mm long, with at least 6 to 7 observable segments (Fig. 1.1); abdominal segments apparently widest at mid-length. Cerci and styli not visible.

Etymology.—The specific epithet *abyssinicus* refers to the Abyssinian origin of the amber piece.

Remarks.—The new fossil does not fit in the early diverged termite families, including the extinct Cratomastotermitidae and Termopsidae, since it combines the following series of derived characters: a reduced wing venation (vs. more complete, RP with at least several branches and no costalisation of veins in early diverged families), 4-segmented tarsi (vs. 5-segmented, plesiomorphic character), a reduced tibial spur formula 3-3-3 (vs. enriched with additional spurs along tibiae), and a head wider than pronotum (vs. smaller than pronotum). Compared to most of the other families, the fossil lacks a fontanelle (apomorphic character of the Neoisoptera; Krishna et al. 2013). Following the key to the families based on imago characters by Krishna et al. (2013, p. 69), the new fossil keys out in the Kalotermitidae for its hind wing without anal lobe, tarsi 4-segmented, antenna 12-segmented, fontanelle absent, fore wing scale not overlapping hind wing scale, ocelli present, and pronotum flat. Using the key to the kalotermitid genera of Krishna et al. (2013: p. 75–76), the new fossil species keys out either in *Glyptotermes*, *Calcaritermes* Snyder, 1925, or *Proneotermes* Holmgren, 1911, depending on character states detailed in the sixth and thirteenth couplets but invisible on the fossil, i.e., the left mandibular portion posterior to the first + second marginal tooth. However, the specimen differs from *Calcaritermes* and *Proneotermes* by the 12 antennomeres (vs. 13–14 in *Calcaritermes*, 17–18 in

For Review Only

Proneotermes). Additionally, it differs from *Proneotermes* but concords with *Glyptotermes* by the small eye diameter (0.25 mm vs. 0.39–0.43 mm in *Proneotermes*) and the fore wing with M as heavily sclerotized as the radial sector, running very close to and parallel to the radial sector to reach apex of wing, with faint branches between M and radial sector, and radial sector very close to costal vein.

Glyptotermes abyssinicus n. sp. can be distinguished from the extant Neotropical and African *Glyptotermes* species, by the combination of characters stated in the diagnosis. More precisely, *G. abyssinicus* n. sp. differs from *G. adamsoni* Krishna and Emerson, 1962*, G. sicki* Krishna and Emerson, 1962, or the African *G. sinomalatus* Krishna and Emerson, 1962, by a U-shaped head (vs. circular or semi-circular in the other species). It differs from other species by the 12-segmented antennae (vs. 11-segmented in *G. marlatti* (Snyder, 1926) and *G. planus* (Snyder, 1925); more than 12-segmented in *G. amplus* Scheffrahn et al., 2001, *G. kawandae* Wilkinson, 1954, or *G. longuisculus* Krishna and Emerson, 1962.

Glyptotermes abyssinicus n. sp. can also be distinguished from other species by the antennae with AII longer than AIII (vs. AII shorter than AIII *in G. asperatus* (Snyder, 1926), *G. ignotus* Wilkinson, 1959, or *G. tuberifer* Krishna and Emerson, 1962; by measurements such as the body, head and wing length (*G. rotundifrons* Krishna and Emerson, 1962 and *G. suturis* (Snyder, 1925) are larger species with wider head and pronotum, and longer fore wings; *G. contracticornis* (Snyder, 1925) and *G. longipennis* Krishna and Emerson, 1962 are about twice as large as *G. abyssinicus* n. sp.); by the ocelli separated from the eye margin (vs. ocelli touching eye margin in *G. jurioni* Krishna and Emerson, 1962, *G. parki* Krishna and Emerson, 1962, *G. parvoculatus* Krishna and Emerson, 1962 or *G. truncatus* Krishna and Emerson, 1962.

Finally, *Glyptotermes abyssinicus* n. sp. differs from the fossil species *G. grimaldii* Engel and Krishna, 2007 and *G. paleoliberatus* Engel and Krishna, 2007 by a smooth head capsule (vs. granulose) and the ocelli separated from the eye margin (vs. touching). The old description of *G. pusillus* (Heer, 1849), from East African copal, challenges its comparison with the other *Glyptotermes* species.

For Review Only

However, it is clear that our specimen does not belong to *G. pusillus* owing to the differential of temporal range (Pleistocene vs. Early Miocene).

Discussion

The genus *Glyptotermes* has a worldwide distribution with a higher diversity in tropical areas (Scheffrahn et al., 2001; Krishna et al., 2013; Debelo and Degaga, 2014; Yashiro et al., 2019; Scheffrahn, 2021). Our current knowledge on the *Glyptotermes* fossil record, and its correlation with the distribution of the extant representatives of the genus, seems to indicate that *Glyptotermes* was also widely distributed in the tropical region during the Miocene period and may have experimented successive dispersal events during older geological periods (Krishna and Emerson, 1962; Emerson, 1969; Nel and Paicheler, 1993; Engel and Krishna, 2007).

The kalotermitids are generally of particular importance in extant and past ecosystems due to their biology. In fact, they are the only termites that do not need to construct their nest in contact with soil (a direct adaptation from their high tolerance to dryness). The kalotermitids can live exclusively within the wood and participate in its active degradation by consuming the trunk in which they construct their nest. Extant *Glyptotermes* species, however, are very tolerant to environmental conditions and can live in swamp forests or mangroves (Johnson et al., 1980; Tho, 1992). And according to Scheffrahn (2021), extant, Neotropical '*Glyptotermes* species have a rather high wood moisture requirement and, therefore, are not found in arid parts of the Neotropics'. The same was likely true for the Miocene species newly described here, as this accords with indications of a generally humid, tropical, forest environment with freshwater suggested by the palynomorphs associated with Ethiopian amber as well as by other organismal inclusions in amber (Bouju and Perrichot, 2020; Bouju et al., 2021).

For Review Only

Conclusion

Although Isoptera are relatively well known from the fossil record, numerous fossil species have been described based on compression or imprint fossils of isolated wings, challenging placements and questioning some systematic attributions (Krishna et al., 2013). The present description of a nearly complete, three-dimensional, *Glyptotermes* specimen provides elements for more comprehensive, morphological-based phylogenetic studies. Additionally, *Glyptotermes abyssinicus* n. sp. can be considered as the oldest and first « true » *Glyptotermes* fossil from Africa. This discovery confirms the presence of the genus since the Miocene period and will allow further inference on the biogeographical history of the genus. The genus *Chilgatermes* Engel et al., 2013 (Stolotermitidae), described from an Oligocene imprint fossil, was hitherto the only fossil termite known from Ethiopia. Therefore, the description of *Glyptotermes abyssinicus* n. sp. extends our knowledge of the Isoptera fossil diversity in Ethiopia.

Acknowledgments

We are grateful to Yale Goldman, Bloomfield, Connecticut, who provided the Ethiopian amber piece studied here. We thank Amde Zewdalem, Jacksonville, Florida, and Benyam Teferi, Addis Ababa, Ethiopia, for information and access to the amber deposits of the North Shewa Zone, Ethiopia; and the reviewers and editor for their helpful comments. Partial support for this work was provided by the Tellus-INTERRVIE programme of CNRS INSU (project AMBRAFRICA to V. Perrichot, 2019), enabling field work in Ethiopia for V. Bouju and V. Perrichot.

References

For Review Only

240 Bechly, G., 2007, Isoptera: termites, *in* Martill, D.M., Bechly, G., and Loveridge, R.F., eds., The Crato
241 Fossil Beds of Brazil: Window into an Ancient World: Cambridge, Cambridge University Press, p.
242 249–262.
243 Belay, T., Tesfay, I., Ayalew, A., Yohannes, G., Zewdie, T., Bekele, H., Tadesse, M., Demisse, T., and
244 Alemu, T., 2009, Geology of the Were-Ilu Area: Geological Survey of Ethiopia Memoir 25, 56 pp.
245 Bouju, V., and Perrichot, V., 2020, A review of amber and copal occurrences in Africa and their
246 paleontological significance: BSGF-Earth Sciences Bulletin, v. 191, 17, doi:10.1051/bsgf/2020018
247 Bouju, V., Feldberg, K., Kaasalainen, U., Schaefer-Verwimp, A., Hedenäs, L., Buck, W.R., Wang, B.,
248 Perrichot, V., and Schmidt, A.R., 2021, Miocene Ethiopian amber: a new source of fossil
249 cryptogams: Journal of Systematics and Evolution, doi:10.1111/jse.12796.
250 Bourguignon, T., Lo, N., Cameron, S.L., Šobotník, J., Hayashi, Y., Shigenobu, S., Watanabe, D.,
251 Roisin, Y., Miura, T., and Evans, T.A., 2015, The evolutionary history of termites as inferred from
252 66 mitochondrial genomes: Molecular Biology and Evolution, v. 32, p. 406–421.
253 Brunner von Wattenwyl, K., 1882, Prodromus der europäischen Orthopteren: Leipzig, W. Engelmann,
254 466 pp.
255 Brullé, G.A., 1832, Insectes. Expédition scientifique de Morée. Section des sciences physiques, Tome
256 III, Partie 1. Zoologie. Sect. 2. Des animaux articulés: Paris, F.G. Levrault, p. 1–29 + 64–395.
257 Bucek, A., Šobotník, J., He, S., Shi, M., McMahon, D.P., Holmes, E.C., Roisin, Y., Lo, N., and
258 Bourguignon, T., 2019, Evolution of termite symbiosis informed by transcriptome-based: Current
259 Biology, v. 29, p. 3728–3734.
260 Cockerell, T.D.A., 1916, Insects in Burmese amber: American Journal of Science, Series 4, v. 42, p.
261 135–138.
262 Cockerell, T.D.A., 1917, Insects in Burmese amber: Annals of the Entomological Society of America,
263 v. 10, p. 323–329.

For Review Only

Coulié, E., Quidelleur, X., Gillot, P.-Y., Courtillot, V., Lefèvre, J.-C., and Chiesa, S., 2003, Comparative K–Ar and Ar/Ar dating of Ethiopian and Yemenite Oligocene volcanism: implications for timing and duration of the Ethiopian traps: Earth and Planetary Science Letters, v. 206, p. 477–492.

Cowie, R.H., Wood, T.G., Barnett, E.A., Sands, W.A., and Black, H.I.J., 1990, A checklist of the termites of Ethiopia with a review of their biology, distribution and pest status: African Journal of Ecology, v. 28, p. 21–33.

Debelo, D.G., and Degaga, E.G., 2014, Termite species composition in the central rift valley of Ethiopia: Agriculture and Biology Journal of North America, v. 5, no. 3, p. 123–134.

Emerson, A.E., 1969, A revision of the Tertiary fossil species of the Kalotermitidae (Isoptera): American Museum Novitates, v. 2359, p. 1–57.

Engel, M.S., and Kaulfuss, U., 2017, Diverse, primitive termites (Isoptera: Kalotermitidae, incertae sedis) from the Early Miocene of New Zealand: Austral Entomology, v. 56, p. 94–103.

Engel, M.S., and Krishna, K., 2007, Drywood termites in Dominican amber (Isoptera: Kalotermitidae): Beiträge zur Entomologie, v. 57, p. 263–275.

Engel, M.S., Grimaldi, D.A., and Krishna, K., 2007, Primitive termites from the Early Cretaceous of Asia (Isoptera): Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde B, v. 371, p. 1–32.

Engel, M.S., Grimaldi, D.A., and Krishna, K., 2009, Termites (Isoptera): their phylogeny, classification, and rise to ecological dominance: American Museum Novitates, v. 3650, p. 1–27.

Engel, M., Pan, A.D., and Jacobs, B.F., 2013, A termite from the Late Oligocene of northern Ethiopia: Acta Palaeontologica Polonica, v. 58, p. 331–334.

Froggatt, W.W., 1897, Australian Termitidae, Part II: Proceedings of the Linnean Society of New South Wales, v. 21, p. 510–552.

For Review Only

Heer, O., 1849, Die Insektenfauna der Tertiärgebilde von Oeningen und von Radoboj in Croatien. Zweiter Teil: Heuschrecken, Florfliegen, Aderflügler, Schmetterlinge und Fliegen. Leipzig, W. Engelmann, iv + 264 p.

Holmgren, N., 1911, Termitenstudien. 2. Systematik der Termiten. Die Familien Mastotermitidae, Protermitidae und Mesotermitidae: Kungliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar, v. 46, no. 6, p. 1–86 + 6 pl.

Johnson, R.A., Lamb, R.W., Sands, W.A., Shittu, M.O., Williams, R.M.C., and Wood, T.G., 1980, A checklist of Nigerian termites (Isoptera) with brief notes on their biology and distribution: Nigerian Field, v. 45, p. 50–64.

Jouault, C., Legendre, F., Grandcolas, P., and Nel, A., 2021, Revising dating estimates and the antiquity of eusociality in termites using the fossilized birth-death process: Systematic Entomology, v. 46, p. 592–610.

Kieffer, B., Arndt, N., Lapierre, H., Bastien, F., Bosch, D., Pecher, A., Yirgu, G., Ayalew, D., Weis, D., Jerram, D.A., Keller, F., and Meugniot, C., 2004, Flood and shield basalts from Ethiopia: magmas from the African superswell: Journal of Petrology, v. 45, p. 793–834.

Krishna, K., 1961, A generic revision and phylogenetic study of the family Kalotermitidae (Isoptera): Bulletin of the American Museum of Natural History, v. 122, p. 303–408.

Krishna, K., and Emerson, A.E., 1962, New species of the genus *Glyptotermes* Froggatt from the Papuan, Oriental, Ethiopian, and Neotropical regions (Isoptera, Kalotermitidae): American Museum Novitates, v. 2089, p. 1–65.

Krishna, K., Grimaldi, D.A., Krishna, V., and Engel, M.S., 2013, Treatise on the Isoptera of the world: Bulletin of the American Museum of Natural History, v. 377, p. 1–2704.

For Review Only

309 Legendre, F., Nel, A., Svenson, G.J., Robillard, T., Pellens, R., and Grandcolas, P., 2015, Phylogeny of
310 Dictyoptera: dating the origin of cockroaches, praying mantises and termites with molecular data
311 and controlled fossil evidence: PLoS ONE, v. 10, e0130127, doi:10.1371/journal.pone.0130127
312 Nel, A., and Paicheler, J.C., 1993, Les Isoptera fossiles. Etat actuel des connaissances, implications
313 paléoécologiques et paléoclimatologiques (Insecta, Dictyoptera): Cahiers de Paléontologie, Paris,
314 CNRS Editions, p. 101–179.
315 Poinar, G., Jr., 2009, Description of an Early Cretaceous termite (Isoptera: Kalotermitidae) and its
316 associated intestinal protozoa, with comments on their co-evolution: Parasites & Vectors, v. 2, no.
317 12, doi:10.1186/1756-3305-2-12
318 Sadowski, E.M., Schmidt, A.R., Seyfullah, L.J., Solórzano-Kraemer, M.M., Neumann, C., Perrichot,
319 V., Hamann, C., Milke, R., and Nascimbene, P.C., 2021, Conservation, preparation and imaging of
320 diverse ambers and their inclusions: Earth-Science Reviews, 103653,
321 doi:10.1016/j.earscirev.2021.103653
322 Scheffrahn, R.H., 2021, The termite genus *Glyptotermes* (Isoptera: Kalotermitidae) from Paraguay:
323 ZooKeys, v. 1059, p. 23–33.
324 Scheffrahn, R.H., Su N.Y., and Křeček, J., 2001, *Glyptotermes amplus*, a new dampwood termite
325 (Isoptera: Kalotermitidae) from St. Lucia: Florida Entomologist, v. 84, p. 426–430.
326 Schubnel, T., Desutter-Grandcolas, L., Legendre, F., Prokop, J., Mazurier, A., Garrouste, R.,
327 Grandcolas, P., and Nel., A., 2019, To be or not to be: postcubital vein in insects revealed by
328 microtomography: Systematic Entomology, v. 45, p. 327–336.
329 Snyder, T.E., 1925, New American termites, including a new subgenus: Journal of the Washington
330 Academy of Sciences, v. 15, p. 152–162.
331 Snyder, T.E., 1926, New termites from Guatemala, Costa Rica, and Colombia: Journal of the
332 Washington Academy of Sciences, v. 16, p. 18–28.

For Review Only

333 Snyder, T.E., 1949, Catalogue of termites (Isoptera) of the world: Smithsonian Miscellaneous
334 Collections, v. 112, p. 1–490.
335 Tho, Y.P., 1992, Termites of peninsular Malaysia: Kuala Lumpur, Malaysia, Forest Research Institute
336 Malaysia (Malayan Forest Records, v. 36), 224 p.
337 Wilkinson, W., 1954, Three new species of Kalotermitidae (Isoptera) from East Africa: Proceedings of
338 the Royal Entomological Society of London, Series B, Taxonomy, v. 23, p. 75–82.
339 Wilkinson, W., 1959, Four new species of Kalotermitidae from East Africa (Isoptera): Proceedings of
340 the Royal Entomological Society of London, Series B, Taxonomy, v. 28, p. 61–72.
341 Yashiro, T., Takematsu, Y., Ogawa, N., and Matsuura, K., 2019, Taxonomic assessment of the termite
342 genus Neotermes (Isoptera: Kalotermitidae) in the Ryukyu-Taiwan Island arc, with description of a
343 new species: Zootaxa, v. 4604, p. 549–561.
344 Zhang, J.F., 1989, Fossil Insects from Shanwang, Shandong, China: Jinan, Shandong Science and
345 Technology Publishing House, 459 p. [in Chinese, with English summary]
346 Zhang, J.F., Sun, B., and Zhang, X., 1994, Miocene Insects and Spiders from Shanwang, Shandong:
347 Beijing, Science Press, 298 p. [in Chinese, with English summary]
348 Zhao, Z., Eggleton, P., Yin, X., Gao, T., Shih, C., and Ren, D., 2019, The oldest known mastotermitids
349 (Blattodea : Termitoidae) and phylogeny of basal termites: Systematic Entomology, v. 44, p. 612–
350 623.
351 Zhao, Z., Shih, C., Gao, T., and Ren, D., 2021, Termite communities and their early evolution and
352 ecology trapped in Cretaceous amber: Cretaceous Research, v. 117, 104612,
353 doi:10.1016/j.cretres.2020.104612
354
355

For Review Only

Figure captions

Figure 1. *Glyptotermes abyssinicus* n. sp., holotype IGR.ET2020/017, from early Miocene Ethiopian amber. (**1**) Habitus in dorsal view; (**2**) habitus in ventral view. Scale bars = 1 mm.

Figure 2. *Glyptotermes abyssinicus* n. sp., holotype IGR.ET2020/017, from early Miocene Ethiopian amber. (**1**) Head in dorsal view; (**2**) left antenna in dorsal view; (**3**) mouthparts in frontal view; (**4**) line drawing of mandibles in frontal view; (**5**) pronotum in anterodorsal view; (**6**) right mesotibia in ventral view; (**7**) left mesotarsus in ventral view; (**8**) right protarsus in ventral view. I–IV = tarsomeres 1–4; AII–AV = antennomeres 2–5; ar = arolium; la = left mandible apical tooth; lbr = labrum; lm1+2 = left mandible 1st + 2nd marginal tooth; lp = labial palp; m1, m2, m3 = mesotibial spurs 1–3; mp = maxillary palp; oc = ocellus; pc = postclypeus; ra = right mandible apical tooth; rm1 = right mandible 1st marginal tooth. Scale bars = 25 µm (**4**), or 100 µm (**6–8**), or 125 µm (**1–3, 5**).

Figure 3. *Glyptotermes abyssinicus* n. sp., holotype IGR.ET2020/017, from early Miocene Ethiopian amber. (**1**) Right hind and fore wing bases in dorsal view; (**2**) line drawing of right wing scales in dorsal view; (**3**) left fore wing scale in dorsal view; (**4**) left fore wing in dorsal view; (**5**) explanatory drawing of fore wing venation. BS = basal suture; CuA = anterior cubital vein; CuP = claval suture; fsc = fore wing scale; hsc = hind wing scale; M = medial vein; RA = anterior radial vein; RP = posterior radial vein; Sc = subcostal vein. Scale bars = 250 µm (**1–3**), or 750 µm (**4, 5**).

For Review Only

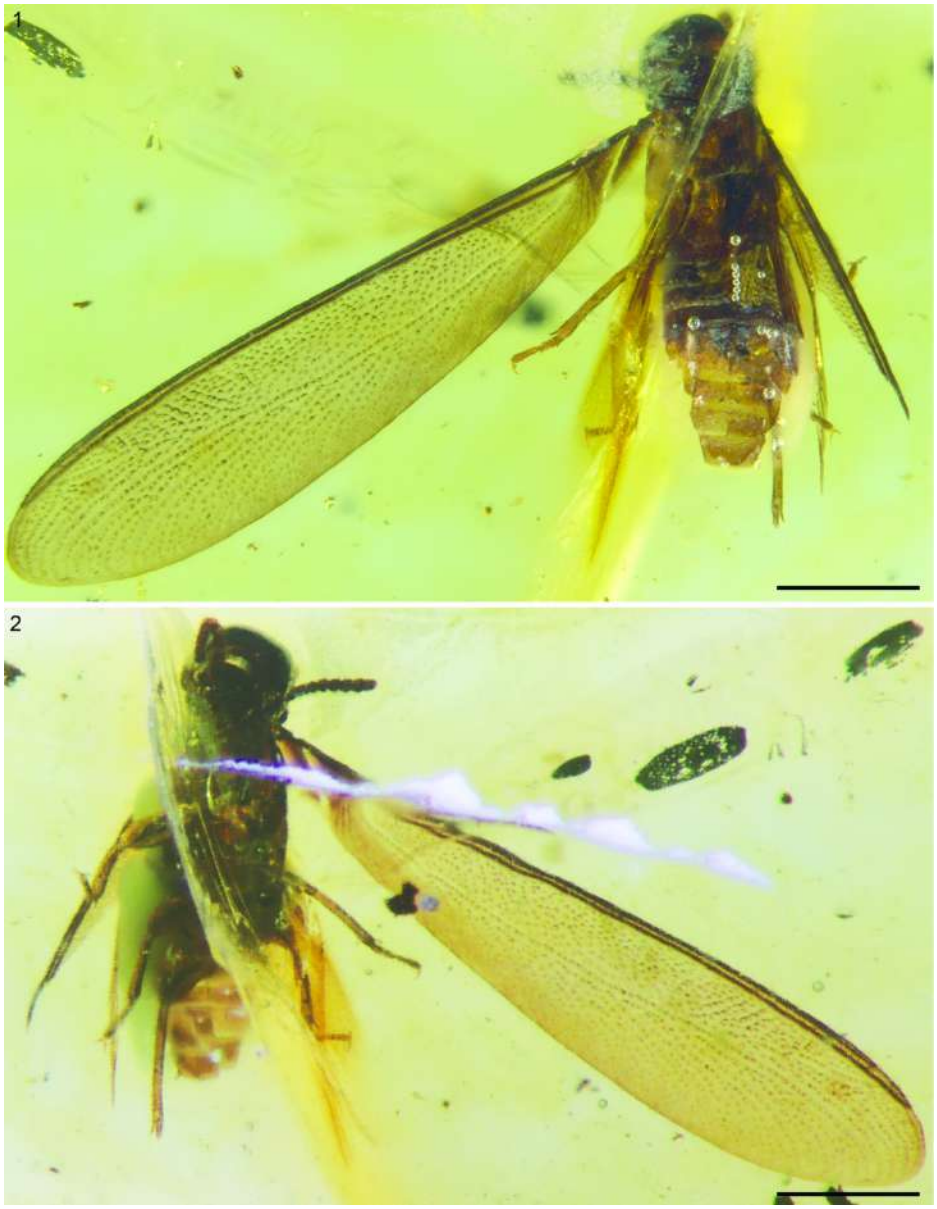


Figure 1. *Glyptotermes abyssinicus* n. sp., holotype IGR.ET2020/017, from early Miocene Ethiopian amber. (1) Habitus in dorsal view; (2) habitus in ventral view. Scale bars = 1 mm.

170x218mm (300 x 300 DPI)

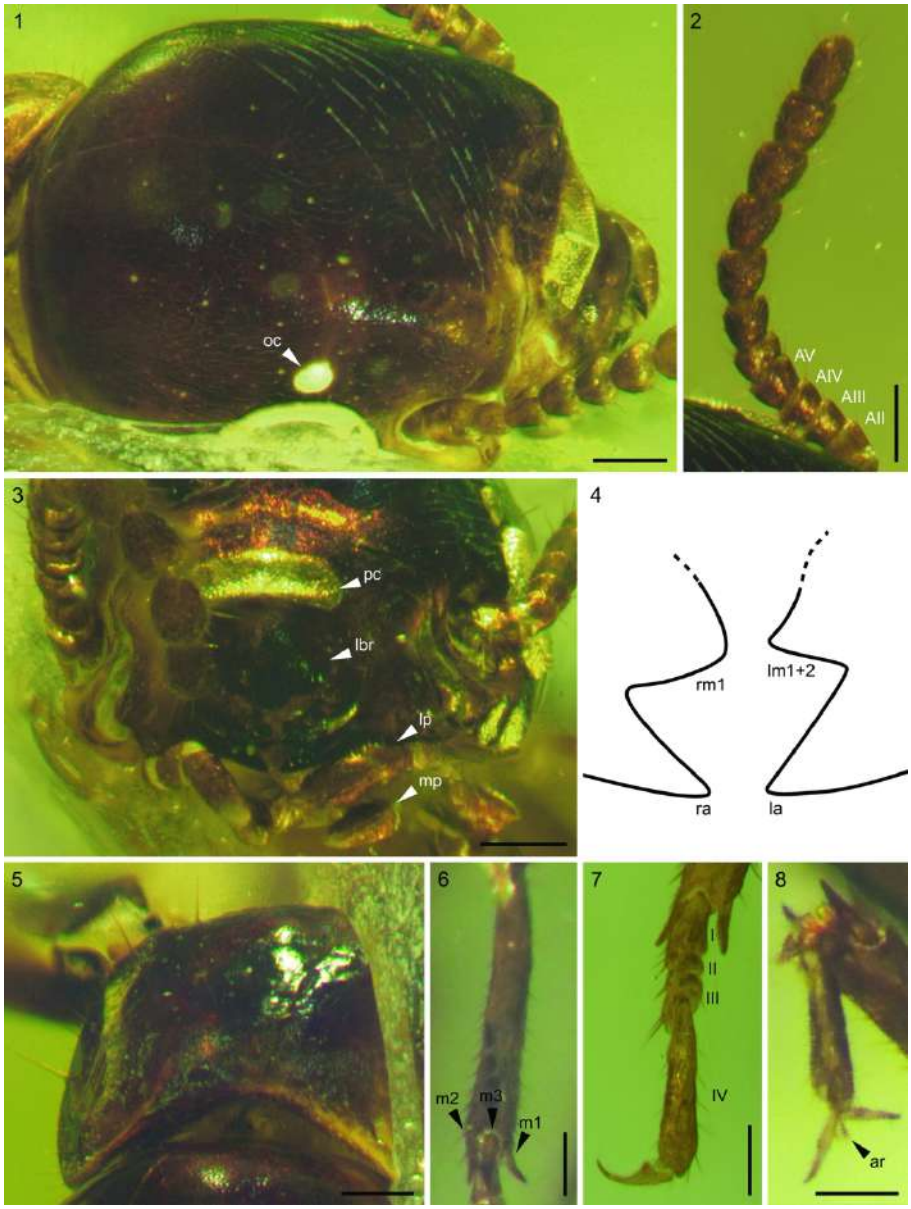


Figure 2. *Glyptotermes abyssinicus* n. sp., holotype IGR.ET2020/017, from early Miocene Ethiopian amber. (1) Head in dorsal view; (2) left antenna in dorsal view; (3) mouthparts in frontal view; (4) line drawing of mandibles in frontal view; (5) pronotum in anterodorsal view; (6) right mesotibia in ventral view; (7) left mesotarsus in ventral view; (8) right protarsus in ventral view. I–IV = tarsomeres 1–4; AII–AV = antennomeres 2–5; ar = arolium; la = left mandible apical tooth; lbr = labrum; lm1+2 = left mandible 1st + 2nd marginal tooth; lp = labial palp; m1, m2, m3 = mesotibial spurs 1–3; mp = maxillary palp; oc = ocellus; pc = postclypeus; ra = right mandible apical tooth; rm1 = right mandible 1st marginal tooth. Scale bars = 125 µm (1–3, 5), or 100 µm (6–8).

170x225mm (300 x 300 DPI)

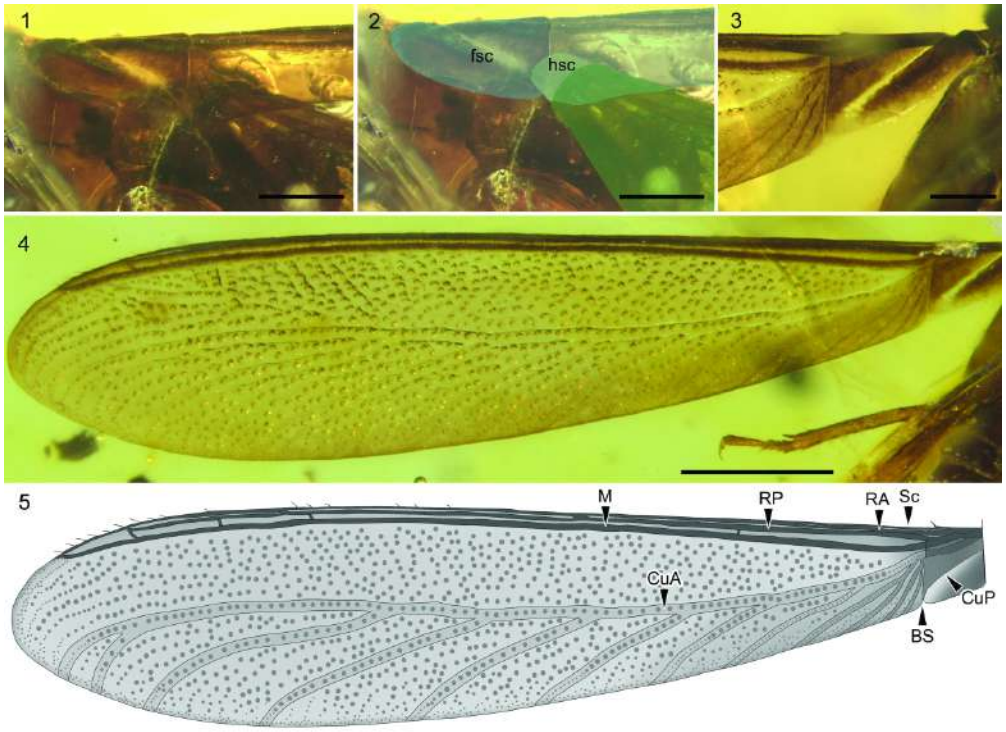


Figure 3. *Glyptotermes abyssinicus* n. sp., holotype IGR.ET2020/017, from early Miocene Ethiopian amber. (1) Right hind and fore wing bases in dorsal view; (2) same as 1, but colour-marked to highlight the wing scales; (3) left fore wing scale in dorsal view; (4) left fore wing in dorsal view; (5) explanatory drawing of fore wing venation. BS = basal suture; CuA = anterior cubital vein; CuP = claval suture; fsc = fore wing scale; hsc = hind wing scale; M = medial vein; RA = anterior radial vein; RP = posterior radial vein; Sc = subcostal vein. Scale bars = 250 μm (1–3), or 750 μm (4).

179x133mm (600 x 600 DPI)

ANNEXE 7

Chapitre III

Tests statistiques de représentativité des échantillons

Script sous R des test de représentativité des échantillons : échantillon total (NIGPAS/IGR.ET2015, IGR.ET2019, IGR.ET2020 et MAIG), échantillon ayant subi un biais de sélection en faveur des inclusions Myrmicinae (Hymenoptera, Formicidae) (NIGPAS/IGR.ET2015 et IGR.ET2020) et échantillon témoin n'ayant pas subi de biais de sélection des inclusions (IGR.ET2019 et MAIG). Les données comprenant de possibles cas de biais de piégeage menant à la surexpression de certains genres ont été formatées, lorsque plus de cinq spécimens d'un même genre sont observés dans une même pièce d'ambre, seuls deux sont comptabilisés :

1. Test de représentativité de l'échantillon biaisé

```
Echantillon biaisé = biased
> biased=read.table("entomofauna-biased.txt", header=T)
Echantillon témoin = nonbiased
> nonbiased=read.table("entomofauna-nonbiased.txt", header=T)
```

Création de tableaux d'effectifs

```
>
BIASED=data.frame(order=c("acari","araneae","coleoptera","collembola","diptera"
,"hemiptera","hymenoptera","isoptera","lepidoptera","psocoptera","thysanoptera"
), specimennb=c(0,1,1,1,4,1,49,2,0,0,1))
> BIASED
          order specimennb
1         acari          0
2       araneae          1
3    coleoptera          1
4    collembola          1
5       diptera          4
6     hemiptera          1
7   hymenoptera         49
8      isoptera          2
9   lepidoptera          0
10   psocoptera          0
11 thysanoptera          1

>
NONBIASED=data.frame(order=c("acari","araneae","coleoptera","collembola","dipte
ra","hemiptera","hymenoptera","isoptera","lepidoptera","psocoptera","thysanopte
ra"), specimennb=c(8,3,8,1,40,14,116,8,1,1,5))
> NONBIASED
          order specimennb
1         acari          8
2       araneae          3
3    coleoptera          8
4    collembola          1
5       diptera         40
6     hemiptera         14
7   hymenoptera        116
8      isoptera          8
9   lepidoptera          1
10   psocoptera          1
11 thysanoptera          5
```

Recherche des modalités du test :
- variables qualitatives
- données indépendantes
- normalité des données ? Test de Shapiro
- égalité des variances ? Test de Fisher

```
> shapiro.test(BIASED$specimennb)
```

```
        Shapiro-Wilk normality test

data:  BIASED$specimennb
W = 0.4068, p-value = 1.179e-07
p-value<0.05
H0 rejetée
```

Normalité des données : Test de Shapiro
H0 = "les données suivent une loi normale"
Échantillons biaisé et témoin : p-value<0.05
H0 rejetée
Les données ne suivent pas une loi normale

```
> shapiro.test(NONBIASED$specimennb)

        Shapiro-Wilk normality test

data:  NONBIASED$specimennb
W = 0.56538, p-value = 9.484e-06

- égalité des variances : test de Fisher
H0 = "les variances sont égales"
> var.test(BIASED$specimennb,NONBIASED$specimennb)

        F test to compare two variances

data:  BIASED$specimennb and NONBIASED$specimennb
F = 0.17999, num df = 10, denom df = 10,
p-value = 0.01212
alternative hypothesis: true ratio of
variances is not equal to 1
95 percent confidence interval:
 0.04842492 0.66896806
sample estimates:
ratio of variances
         0.1799853
```

Egalité des variances : Test de Fisher
H0 = "les variances sont égales"
Échantillon total et témoin : p-value<0.05
H0 rejetée
Hypothèse d'homoscédasticité contredite

Test de Mann-Whitney :
similitude des échantillons testés ?

```
> wilcox.test(BIASED$specimennb,NONBIASED$specimennb)

        Wilcoxon rank sum test with continuity correction

data:  BIASED$specimennb and NONBIASED$specimennb
W = 24.5, p-value = 0.01666
alternative hypothesis: true location shift is not equal to 0
```

H0 = "les échantillons sont identiquement positionnés"
p-value<0.05
H0 rejetée, les échantillons ne peuvent être considérés identiquement positionnés

Le biais de sélection subi par les échantillons NIGPAS/IGR.ET2015 et IGR.ET2020 peut être considéré significatif quant aux effectifs des ordres de l'entomofaune.
L'échantillon biaisé ne peut donc pas être considéré représentatif de la biodiversité des ordres.

2. Test de représentativité de l'échantillon total

Bases de données

```
Echantillon total = total
> total=read.table("entomofauna-total.txt", header=T)
Echantillon témoin = nonbiased
> nonbiased=read.table("entomofauna-nonbiased.txt", header=T)
```

Création de tableaux d'effectifs

```
>
TOTAL=data.frame(order=c("acari","araneae","coleoptera","collembola","diptera",
"hemiptera","hymenoptera","isoptera","lepidoptera","psocoptera","thysanoptera")
, specimennb=c(8,4,9,2,45,15,165,10,1,1,6))
> TOTAL
          order specimennb
1         acari          8
2       araneae          4
3    coleoptera          9
4    collembola          2
5       diptera         45
6     hemiptera         15
7   hymenoptera        165
8      isoptera         10
9   lepidoptera          1
10   psocoptera          1
11 thysanoptera          6

>
TEMOIN=data.frame(order=c("acari","araneae","coleoptera","collembola","diptera"
,"hemiptera","hymenoptera","isoptera","lepidoptera","psocoptera","thysanoptera"
), specimennb=c(8,3,8,1,40,14,116,8,1,1,5))
> TEMOIN
          order specimennb
1         acari          8
2       araneae          3
3    coleoptera          8
4    collembola          1
5       diptera         40
6     hemiptera         14
7   hymenoptera        116
8      isoptera          8
9   lepidoptera          1
10   psocoptera          1
11 thysanoptera          5
```

Recherche des modalités du test :
- variables qualitatives
- données indépendantes
- normalité des données ? Test de Shapiro
- égalité des variances ? Test de Fisher

```
> shapiro.test(TOTAL$specimennb)

        Shapiro-Wilk normality test

data:  TOTAL$specimennb
W = 0.52243, p-value = 2.832e-06

> shapiro.test(TEMOIN$specimennb)

        Shapiro-Wilk normality test

data:  TEMOIN$specimennb
W = 0.56538, p-value = 9.484e-06
```

Normalité des données : Test de Shapiro
H0 = "les données suivent une loi normale"
Échantillons total et témoin : p-value<0.05
H0 rejetée
Les données ne suivent pas une loi normale

- égalité des variances : test de Fisher
H0 = "les variances sont égales"

```
> var.test(TOTAL$specimennb,TEMOIN$specimennb)

        F test to compare two variances

data:  TOTAL$specimennb and TEMOIN$specimennb
F = 2.0021, num df = 10, denom df = 10,
p-value = 0.289
alternative hypothesis: true ratio of
variances is not equal to 1
95 percent confidence interval:
 0.5386648 7.4414076
sample estimates:
ratio of variances
          2.002105
```

Egalité des variances : Test de Fisher
H0 = "les variances sont égales"
Échantillon total et témoin : p-value>0.05
H0 non rejetée
Hypothèse d'homoscédasticité non contredite

Test de Mann-Whitney :
similitude des échantillons testés ?

```
> wilcox.test(TOTAL$specimennb,TEMOIN$specimennb)

        Wilcoxon rank sum test with continuity correction

data:  TOTAL$specimennb and TEMOIN$specimennb
W = 67.5, p-value = 0.6668
alternative hypothesis: true location shift is not equal to 0
```

H0 = "les échantillons sont identiquement positionnés"
p-value>0.05
H0 non rejetée, les échantillons sont considérés identiquement positionnés

L'échantillon total peut être considéré représentatif quant à la biodiversité des ordres constituant l'entomofaune.

UNIVERSITÉ DE RENNES 1

Titre : Paléobiodiversité et paléoenvironnements des gisements à ambre du Crétacé et du Miocène d'Afrique

Mots clés : ambre, cryptogames, arthropodes, Mésozoïque, Cénozoïque, Afrique

Résumé : De nombreux gisements d'ambre sont connus à travers le monde. Cependant, la majorité provient de l'ancien Laurasia, tandis que les ambres gondwaniens sont limités à quelques gisements, probablement du fait d'un manque d'accès ou de prospections dans un grand nombre de régions. Deux nouveaux gisements gondwaniens découverts, l'un dans le Crétacé du Congo, l'autre dans le Miocène d'Ethiopie, portent les premières occurrences africaines, gondwaniennes, voire fossiles de divers arthropodes ou végétaux.
L'ambre du Congo préserve les traces d'un paléoenvironnement forestier à dominante gymnospermienne. La résine semble elle-même produite par une gymnosperme, probablement Cheirolepidiaceae. Les inclusions sont majoritairement composées par des diptères et des hyménoptères. Elles dévoilent un écosystème aptien de milieu localement humide, sous un climat global chaud, semi-aride, s'étant développé au sein d'une vallée fluviatile, à l'aube de la dislocation du Gondwana.
L'ambre miocène d'Ethiopie illustre quant à lui un milieu de type palustre, au sein d'une forêt tropicale humide. Les assemblages de végétaux cryptogames et d'arthropodes, préservés dans la résine, révèlent des similitudes avec les écosystèmes contemporains de République Dominicaine et du Mexique. Ces affinités sont les témoins de l'évolution biogéographique au Cénozoïque de taxons d'origine gondwanienne.

.

Title : Palaeobiodiversity and palaeoenvironments of African Cretaceous and Miocene amber deposits

Keywords : amber, cryptogams, arthropods, Mesozoic, Cenozoic, Africa

Abstract : Amber deposits are numerous and distributed worldwide. However, most of the deposits known today are found in the Northern Hemisphere (mostly former Laurasia), while reports of fossiliferous amber are scarce in the Southern Hemisphere or former Gondwana. This disparity seems due to a lack of access and prospection in many Gondwanan regions. The discovery of two new Gondwanan deposits, one from the Cretaceous of Congo, the other from the Miocene of Ethiopia, provides unique African, Gondwanan, or fossil occurrences of diverse arthropods as well as plants.
Congo amber, produced by a gymnosperm, likely of the Cheirolepidiaceae family, illustrates a gymnosperm-dominated forest environment. Among the resin inclusions, Diptera and Hymenoptera are dominant. They reveal a locally humid environment, under hot, semi-arid, global climate, that developed at the dawn of Gondwanan breakup.
Miocene Ethiopian amber illustrates a swamp or marsh environment in a tropical rain forest. The cryptogam and arthropod inclusions revealed in amber indicate similarities with contemporaneous ambers from Dominican Republic and Mexico. These affinities suggest a common Gondwanan origin of the floristic and faunistic components, providing information on Cenozoic biogeographical evolution of taxa.

.