

Accueil > Tous les numéros > Volume 191 (2020) > BSGF - Earth Sci. Bull., 191 (2020) 17 > HTML complet

## Numéro spécial L'Ambre

Accès libre

## LA REVUE

Problème	BSGF - Earth Sci. Taureau. Volume 191, 2020 Numéro spécial L'Ambre
Numéro de l'article	17
Nombre de pages)	11
EST CE QUE JE	<a href="https://doi.org/10.1051/bsgf/2020018">https://doi.org/10.1051/bsgf/2020018</a>
Publié en ligne	26 juin 2020

BSGF - Bulletin Sciences de la Terre 2020, 191, 17

[Revoir l'article](#)

# Un examen des occurrences d'ambre et de copal en Afrique et leur signification paléontologique

## Une révision des gisements d'ambre et de copal en Afrique et leur signification paléontologique

Valentine Bouju et Vincent Perrichot\*

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

\* Auteur correspondant: [vincent.perrichot@univ-rennes1.fr](mailto:vincent.perrichot@univ-rennes1.fr)

Reçu: 9 avril 2020 Accepté: 19 mai 2020

### Abstrait

L'intérêt paléontologique pour les résines végétales fossiles (ambre et copal) s'est considérablement accru au cours des dernières décennies, les études de terrain ayant abouti à la découverte de divers nouveaux gisements dans le monde. Pourtant, les gisements riches en ambre restent particulièrement rares sur les continents de l'ancien Gondwana. Nous passons ici en revue les occurrences connues de copal et d'ambre d'Afrique, avec un état de l'art concernant la datation de l'âge, les sources végétales putatives, le contenu fossile, ainsi que les paramètres paléoenvironnementaux. Les premiers ambres africains connus pour produire des arthropodes et d'autres inclusions d'organismes, découverts récemment au début du Crétacé du Congo et du Miocène de l'Éthiopie, sont brièvement passés en revue.

### Reprendre

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 restent encore 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'Éthiopie, sont terminés.

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

## Table des matières

## Article

Abstrait

HTML complet

PDF (2,579 Mo)

ePUB (3,471 Mo)

Les références

## Métrique

[Afficher les statistiques de l'article](#)

## Prestations de service

## Mêmes auteurs

[- Google Scholar](#)[- Base de données EDP Sciences](#)[- PubMed](#)[Recommander cet article](#)[Envoyer sur mon Kindle](#)[Télécharger la citation](#)

## Articles Liés

[Nouvel assemblage de fossiles avec de l'ambre, des plantes et des vertébrés du Cénomani inférieur près de Châtelleraut \(Vienne, ouest de la France\)](#)

BSGF - Earth Sciences Bulletin 2020, 191, 29

[Systematics, phylogeny and biogeography of the Meliponinae \(Hymenoptera, Apidae\): a mini-review](#)

Apidologie 23, 509-522 (1992)

[Ambre thaïlandais: un aperçu de l'histoire des premières diatomées?](#)

BSGF - Bulletin des sciences de la Terre 2020, 191, 23

Plus

## Bookmarking

 [Services aux lecteurs](#) [Alerte email](#)[Haut](#)  
[Abstrait](#)



Il s'agit d'un article en libre accès distribué sous les termes de la licence d'attribution Creative Commons (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0>), qui permet une utilisation, une distribution et une reproduction sans restriction sur tout support, à condition que l'œuvre originale soit correctement citée.

- 1. Introduction
- 2 Copal
- 3 Ambre
- 4. Conclusion
- Remerciements
- Les références
- Liste des tableaux
- Liste des figures

## 1. Introduction

Les résines fossilisées représentent d'importantes sources de données paléontologiques pour la reconstruction d'anciens écosystèmes terrestres. Un seul gisement fossilifère peut fournir des inclusions organiques abondantes, variées et souvent parfaitement préservées (principalement des arthropodes, des plantes, des protistes et des champignons; plus rarement des restes de microalgues, de mollusques et de vertébrés). Les résines liquides fraîches se solidifient et se transforment progressivement en résines fossiles lors de l'enfouissement par le processus chimique de polymérisation, au cours duquel leurs composés volatils sont perdus (Anderson et Crelling, 1995 ;Clifford et Hatcher, 1995 ;Seyfullah *et coll.*, 2018 ). L'ambre est une résine réticulée entièrement polymérisée qui peut tout au plus se ramollir à l'aide de solvants organiques. Une résine incomplètement réticulée et non totalement polymérisée peut se dissoudre dans divers solvants et est parfois appelée copal, bien que l'utilisation de ce terme soit ambiguë ( Anderson et Crelling, 1995 ;Langenheim, 2003 ;Vávra, 2009 ;Lambert *et coll.*, 2012 ;Penney, 2016 ;Delclòs *et coll.*, 2020 ). Le temps nécessaire pour une polymérisation complète varie fortement en fonction de la composition de la résine et des conditions d'enfouissement, de sorte qu'il n'y a pas de caractéristique temporelle pour caractériser le copal et l'ambre. Cependant, les copals sont généralement considérés comme de jeunes résines semi-fossilisées allant de l'âge récent à l'âge du pliocène (5,3 Ma) (Poinar, 1992 ;Grimaldi, 1996 ; Delclòs *et coll.*, 2020 ). Mais il existe des résines plus anciennes qui ne sont que partiellement polymérisées et peuvent facilement se dissoudre, ou qui restent collantes et aromatiques lorsqu'elles sont coupées ou polies, et devraient donc être des copals. Néanmoins, ceux-ci sont généralement classés comme ambres en raison de leur ancienneté ( *par exemple* , Eocène Cambay «ambre» d'Inde, ou «ambre» du Miocène d'Indonésie; voirRust *et coll.*, 2010 ;Mazur *et coll.*, 2014 ;Narudeesombat *et coll.*, 2014 ). Dans la présente revue de toutes les résines fossiles connues d'Afrique, «copal» et «ambre» sont utilisés dans ce sens temporel plutôt que dans le sens chimique, *c'est-à-dire* quel que soit leur niveau de polymérisation.

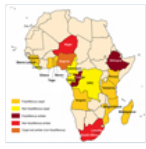
La grande majorité des gisements d'ambre connus aujourd'hui se trouve dans l'hémisphère nord, en particulier dans l'ancien continent laurasien. La rareté des gisements d'ambre du Gondwanan peut résulter d'un long manque de prospection pour ce matériel géologique dans l'hémisphère sud, combiné à des affleurements généralement limités en raison de la couverture végétale dense dans les zones intertropicales. Les gisements d'ambre d'origine gondwanienne comprennent des occurrences indomalayennes en Inde (début de l'Éocène; Rust *et al.*, 2010 ) et peut-être au Myanmar (au début du Cénomani; à l'époque probablement une île de l'océan Téthys mais originaire de l'Austral Gondwana, voirRasnitsyn et Öhm-Kühnle, 2018 ,Poinar, 2019 ouWesterweel *et coll.*, 2019 pour les arguments); Occurrences australasiennes en Australie (du Trias au Néogène;Hand *et coll.*, 2010 ;Sonibare *et coll.*, 2014 ;Stilwell *et coll.*, 2020 ) et la Nouvelle-Zélande (Crétacé, Oligocène et Miocène;Schmidt *et coll.*, 2018 ;Mays *et coll.*, 2019 ; Stilwell *et coll.*, 2020 ); Occurrences sud-américaines au Brésil (début du Crétacé;Pereira *et coll.*, 2011 ), Équateur (Aptien – Albien;Cadena *et coll.*, 2018 ), Venezuela (Miocène;Pérez *et coll.*, 2016 ) et Pérou (Miocène;Antoine *et coll.*, 2006 ); et rares occurrences africaines qui sont détaillées et examinées ci-après avec les gisements connus de copal.

## 2 Copal

Copal avait autrefois une valeur d'exportation majeure pour son utilisation industrielle dans les vernis et les laques. Il existe une riche littérature sur les copals africains, leur botanique et leur commerce qui se sont développés pendant le colonialisme aux XIXe et XXe siècles. Des ressources abondantes en copal ont été exploitées principalement à partir de deux régions du continent: Zanzibar et l'Afrique orientale allemande, qui est devenue un territoire britannique après la Première Guerre mondiale, et correspond maintenant à la Tanzanie moderne (Kirk, 1871 ;Schlüter et von Gnielinski, 1987 ;Sunseri, 2007 ); et la République démocratique du Congo (RDC, anciennement État indépendant du Congo, puis Congo belge) (Pynaert, 1924 ;De Wildeman, 1927 ;Vervloet, 1932 ;Hellinckx, 1935 ;Anonyme, 1942 ;Facturation, 1944 ). Le copal est plus généralement connu dans plusieurs pays d'Afrique de l'Est et de l'Ouest ( Fig. 1 ). Tous les copals africains proviennent de légumineuses de la famille des Fabaceae, principalement *Hymenaea* ou *Guibourtia* dans le groupe Caesalpinioideae, mais aussi *Colophospermum*, *Copaifera*, *Daniellia* ou *Tessmannia* dans le groupe Detarioideae (Howes, 1949 ; Langenheim, 2003 ;McCoy *et coll.*, 2017 ; Delclòs *et coll.*, 2020 ).

Fig. 1

Carte actuelle avec distribution connue des gisements africains de résines fossiles.



## 2.1 Copals d'Afrique de l'Est

Le pléistocène ou même le copal plus jeune a été signalé dans divers pays de la côte est de l'Afrique: Kenya, Tanzanie, Mozambique, Madagascar ( Fig. 1 ). Le copal a été commercialisé dans les réseaux de l'océan Indien, y compris l'Inde, par les communautés swahili dès le VIII<sup>e</sup> siècle après JC, mais une augmentation du commerce est venue avec l'arrivée de navires européens et américains à Zanzibar entre les XVI<sup>e</sup> et XIX<sup>e</sup> siècles (Hedley Barry, 1932 ; Howes, 1949 ; Sunseri, 2007 ; Delclòs *et coll.*, 2020 ). Cependant, la plupart du copal commercialisé sur le marché de Zanzibar provenait des forêts côtières de la Tanzanie continentale. Cela prête à confusion quant à savoir si les bioinclusions décrites à partir du soi-disant copal de Zanzibar proviennent en fait de là ou de Tanzanie ( Schlüter *et von Gnielinski*, 1987 ; Stroiński, 2007 ). Ici, nous utilisons le copal tanzanien dans son sens large, y compris les gisements de l'arrière-pays côtier de la Tanzanie ainsi que de l'archipel de Zanzibar. Le commerce du copal d'Afrique de l'Est, en particulier celui de Madagascar, a été récemment passé en revue par Delclòs *et al.* (2020) .

Aux XVIII<sup>e</sup> et XIX<sup>e</sup> siècles, lorsque le commerce du copal tanzanien était le plus intense, l'intérêt était presque exclusivement industriel ou botanique (Gilg, 1898 ; Zimmerman, 1908 ). Le contenu (sous) fossile n'a été brièvement mentionné ou étudié que dans de rares cas (Dalman, 1825 ; Kirk, 1871 ; Quedenfeldt, 1885 ; De Saussure, 1890 ). Le véritable intérêt paléontologique pour les bioinclusions du copal d'Afrique de l'Est a commencé au XX<sup>e</sup> siècle, avec les études pionnières de Meunier (> 20 articles entre 1900 et 1917 ; *par exemple* ,Meunier, 1900a, 1900b, 1905, 1917 ) qui se sont principalement concentrés sur les diptères et les hyménoptères des copals de Tanzanie et de Madagascar. Le copal tanzanien a également produit des arthropodes dans les ordres Araneae, Scorpiones, Embiodea, Psocoptera, Blattodea, Isoptera, Lépidoptera, Auchenorrhyncha, Heteroptera et Coleoptera (Bervoets, 1909a ; Rosen, 1913 ; Schlüter *et von Gnielinski*, 1987 ; Stroiński *et Szewo*, 2002, 2011 ; Stroiński 2007 ; Grichanov, 2008 ). Des copals de Madagascar et, dans une moindre mesure, du Kenya et du Mozambique, ont donné divers Araneae, Pseudoscorpiones, Scorpiones, Heteroptera, Neuroptera, Hymenoptera et Coléoptera ( Quedenfeldt, 1885 ; De Saussure, 1890 ; Bervoets, 1909b ; Meunier, 1910a ; Krinsky, 1985 ; Schlüter *et von Gnielinski*, 1987 ; Lourenço, 1996 ; Stroiński *et Szewo*, 2002 ; Bosselaers, 2004 ; Wunderlich, 2004, 2008 ; Selden *et coll.*, 2009 ; Bosselaers *et coll.*, 2010 ; Azevedo *et coll.*, 2010 ; Guilbert *et Heiss*, 2016 ; Bukejs *et Legalov*, 2017 ). Enfin, certains insectes ont été signalés ou décrits sans plus de détails sur leur origine que le «copal d'Afrique de l'Est» ( *par exemple* , les abeilles ; Zeuner *et Manning*, 1976 ). En fait, la plupart de ces études manquent de données sur la provenance géographique et l'âge des morceaux de copal, de sorte que la valeur scientifique de ces bio-inclusions est dépréciée. Dans le copal de Madagascar, par exemple, de nombreuses bioinclusions ont été décrites comme probablement «récemment éteintes, sous-fossiles», mais plusieurs sont encore des espèces vivant dans les forêts africaines aujourd'hui, et des études récentes ont montré que le copal de Madagascar était une résine récente, jusqu'à quelques cent ans seulement ( Delclòs *et al.*, 2020 ).

On suppose que tous les copals d'Afrique de l'Est dérivent des arbres *Hymenaea* sur la base de la caractérisation chimique par chromatographie en phase gazeuse (GC-MS), résonance magnétique nucléaire (RMN<sup>13</sup> C) ou spectroscopie infrarouge à transformée de Fourier (FTIR) (Lambert *et coll.*, 1995, 2012 ; McCoy *et coll.*, 2017 ; Delclòs *et coll.*, 2020) ; et plus spécifiquement *Hymenaea verrucosa*, la seule espèce trouvée en Afrique de l'Est et à Madagascar, sur la base de considérations botaniques ( Kirk, 1871 ; Gilg, 1898 ; Zimmerman, 1908 ; Howes, 1949 ; Langenheim, 1990, 2003 ; Delclòs *et coll.*, 2020 ).

## 2.2 Copals d'Afrique occidentale et centrale

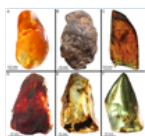
Des copals ont été signalés dans les pays suivants d'Afrique occidentale ou centrale ( Fig. 1 ) : Angola («Benguela copal»), Congo / RDC / Cameroun / Gabon (généralement regroupés sous le terme «Congo copal»), Liberia / Bénin / Togo / Ghana / Nigéria (parfois regroupés sous «Accra copal»), Sierra Leone et Guinée ( Howes, 1949 ; Mantell, 1950 ). Tous sont estimés au Pléistocène ou à un âge plus récent, bien que la provenance stratigraphique précise soit inconnue. De ceux-ci, seul le copal du Congo ( Fig. 2A ) a été exploité en grande quantité, en particulier pendant le colonialisme belge dans l'entre-deux-guerres où il dépassait le commerce du copal tanzanien ( Howes, 1949 ). Les rapports du XIX<sup>e</sup> siècle étaient donc essentiellement axés sur les sources végétales, les méthodes de collecte, les propriétés chimiques ou la valeur commerciale du copal du Congo (Rackwitz, 1907 ; Pynaert, 1924 ; De Wildeman, 1927, 1933 ; Vervloet, 1932 ; Aubréville, 1933 ; Louis, 1933 ; Mertens, 1933 ; Hellinckx, 1935 ; Anonyme, 1942 ; Facturation, 1944 ; Howes, 1949 ; Léonard, 1950 ). D'autres copals d'Afrique de l'Ouest ont été comparativement moins étudiés.

D'après les observations botaniques des références ci-dessus, on considère que le légumineux *Guibourtia* (avec des espèces anciennement assignées au genre *Copaifera*) a produit la majeure partie du Congo et d'autres copals d'Afrique de l'Ouest et du Centre. Mais du copal du Congo est également dérivé de

*Tessmannia*, et le copal d'Angola proviendrait de *Colophospermum*. *Copaifera* ou *Daniellia* sont également considérés comme d'importants producteurs de copals du Bénin, du Ghana et du Togo ( [Léonard, 1950](#) ; [Langenheim, 2003](#) ). Résines de tous ces genres et *Hymenaea* sont relativement similaires dans leur composition moléculaire et sont donc difficiles à distinguer chimiquement ([Lambert et coll. , 2002,2009](#) ).

Seules quelques inclusions d'arthropodes ont été signalées chez les copals d'Afrique de l'Ouest, la plupart d'entre elles décrites au début du XXe siècle: Quedenfeldt (1885) a fourni le premier récit de Benguela copal d'Angola, avec la description de deux coléoptères des familles Elateridae et Chrysomelidae; divers diptera (Cecidomyiidae, Chloropidae, Muscidae, Phoridae, Psychodidae, Sciaridae) et un Neuroptera Coniopterygidae ont également été décrits du Togo et d'Accra copals par [Meunier \(1906,1909, 1910a,1910b,1910c,1910d\)](#) ; et quelques coléoptères et isoptères ont été décrits à partir de copals du Bénin, du Ghana, de la Guinée ou de la Sierra Leone, par [Hagedorn \(1905-07\)](#) et [Rosen \(1913\)](#) , respectivement. Additionnellement, [Handlirsch \(1906-08\)](#) a mentionné certains insectes non décrits dans les ordres Isoptera, Blattodea, Orthoptera, Thysanoptera, Coléoptera, Hymenoptera, Lépidoptera et Diptera, dans divers morceaux de copal d'Afrique de l'Ouest (appelés «Bénin» et «Guinée»; voir [Schlüter et von Gnielinski, 1987](#) ). Il semble également qu'un scarabée platypodidé, décrit à l'origine de l'ambre de la Baltique par [Nunberg \(1959\)](#) , était en fait un morceau de copal ouest-africain ( [Schlüter et von Gnielinski, 1987](#) ). Enfin, plusieurs Myrmaridae ont été décrits à partir de copals de localités non spécifiées par [Meunier \(1900a, 1900b\)](#) , qui autrement aurait accédé aux copals d'Afrique de l'Est et de l'Ouest uniquement, de sorte que ces myrmaridés provenaient probablement également de copals africains.

Fig. 2



Échantillons représentatifs de résines fossiles du Congo (A – C) et de l'Éthiopie (D – F). A. Pièce polie de copal congolais orange-jaunâtre. B. Morceau brut d'ambre créacé congolais. C. Pièce polie d'ambre congolais du Crétacé orange-rougeâtre. D. Morceau brut d'ambre du Miocène éthiopien orange-jaunâtre. E. Morceau brut d'ambre jaune du Miocène éthiopien. F. Pièce polie d'ambre du Miocène éthiopien vert clair.

### 3 Ambre

L'ambre a été comparativement moins fréquemment rencontré que le copal en Afrique ( [Fig. 1](#) ). Les rares occurrences jusqu'à présent consistaient principalement en de petits dépôts ne produisant que quelques morceaux d'ambre apparemment dépourvus d'inclusions organiques. Récemment, cependant, les deux premiers ambres fossilifères africains ont été découverts, au Congo et en Ethiopie ([Schmidt et coll. , 2010a,2010b](#) ; [Perrichot et coll. , 2016,2018](#) ). L'étude de ces gisements et de leur contenu fossile en est encore à ses débuts, de sorte que seule une revue préliminaire est donnée ici.

#### 3.1 Lesotho

La plus ancienne résine fossilisée connue en Afrique remonte au Trias supérieur, dans la Formation de Molteno, et se compose de quelques gouttes d'ambre de la taille d'un millimètre trouvées fossilisées dans des cônes de gymnospermes ([Ansoerge, 2007](#) ). Le gymnosperme producteur de graines était évidemment la source végétale de la résine, mais son affinité précise reste inconnue et la caractérisation chimique d'un si petit échantillon d'ambre reste difficile. La taille minuscule et la conservation des graines ont également empêché la découverte de toute inclusion d'organisme dans ce matériau.

#### 3.2 Afrique du Sud

De nombreux petits morceaux (max.7 mm) d'ambre jaunâtre à rouge ont été trouvés dans la Formation de Kirkwood du Valanginien moyen-supérieur (Crétacé inférieur) ([Gomez et coll. , 2002a,2002b](#) ). La roche ambrée a également donné des restes abondants de *Brachyphyllum*, un genre de conifère mal défini au sein des Araucariacées ou Cheirolepidiaceae, et peut-être le producteur de résine. Cet ambre est dépourvu d'inclusion. Des études paléobotaniques et taphonomiques suggèrent que la résine a été produite sous un climat semi-aride chaud à chaud, et a été lavée de son environnement primaire dans un dépôt fluvial lors d'une inondation ( [Gomez et al. , 2002a](#) ).

#### 3.3 Congo

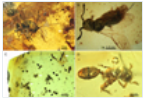
Le seul ambre créacé fossilifère du continent a été découvert en 2011 près de Doumanga, dans la ceinture du Mayombe, à 70 km au nord-est de Pointe-Noire. Les débris d'ambre et de plantes, y compris le lignite et la fusinite, se sont accumulés dans les décalages dans les schistes de Vembo, un membre de la formation de Chéla qui a été daté comme Aptien moyen basé sur les palynomorphes et ostracodes des schistes ambrés ([Delhaye-Prat et coll. , 2016](#) ; [Perrichot et coll. , 2016](#) ). Une fouille réalisée par l'un de nous (VP) en 2013 a donné environ 5000 pièces d'ambre, toutes foncées, de couleur rouge à orange ( [figures 2B et 2C](#) ), généralement en forme de galets, et jusqu'à 12 cm de diamètre. L'analyse de petites pièces translucides en

microscopie optique a révélé les premiers arthropodes, tandis que l'imagerie synchrotron a été utilisée pour radiographier une première partie de pièces sombres et plus grandes. L'échantillon étudié apparaît modérément fossilifère, avec une dizaine de familles identifiées dans 9 ordres d'arthropodes ( Tab.1 ; Fig.3A et 3B). Des débris végétaux (poils étoilés, fibres de bois, spores) ou des restes fongiques / bactériens sont également présents en plusieurs morceaux.

La composition moléculaire de l'ambre congolais indique un groupe A en <sup>13</sup>C-RMN (sensu Lambert et Poinar, 2002 ) et Classe Ib en THM-GC-MS (sensu Anderson, 1994 ), indicatif de résines des familles de conifères Araucariaceae, Cupressaceae, Podocarpaceae et Cheirolepidiaceae. Les restes de bois associés à la roche ambrée appartiennent à *Brachyoxylon* et *Agathoxylon* , et les palynomorphes comprennent des *Araucariacites* et des *Classopollis* dominants , suggérant une Araucariaceae ou Cheirolepidiaceae comme source végétale. Des débris d'ambre et de plantes ont été emportés dans un environnement salin et lacustre dans un petit bassin de rift intérieur relié à l'océan, et se sont accumulés dans des dépôts gravitaires liés aux inondations, comme indiqué par des études sédimentologiques et taphonomiques. En plus des données paléobotaniques, il suggère également un paléoclimat chaud avec des saisons contrastées, humides et sèches (Delhaye-Prat et coll. , 2016 ).

**Tableau 1** Liste des bioinclusions les plus importantes dans l'ambre nouvellement excavé du Congo et de l'Éthiopie.

**Fig. 3**



Inclusions représentatives d'arthropodes et de plantes dans l'ambre africain (coll. Univ. Rennes). A. Guêpe evaniid femelle (Hymenoptera: Evaniidae) et acarien trombidiforme (Acarari; flèche blanche) dans l'ambre du Crétacé congolais. B. Guêpe parasite (Hymenoptera: Platygastroidea) dans l'ambre du Crétacé congolais. C. Diverses fourmis myrmicines (Hyménoptères: Formicidae; indiquées par des flèches blanches) et bryophytes (Marchantiophyta; indiquées par des flèches noires) dans l'ambre du Miocène éthiopien. D. Une fourmi ouvrière du genre *Melissotarsus* (Hymenoptera: Formicidae) dans l'ambre du Miocène éthiopien.

### 3.4 Niger

De petits morceaux isolés d'ambre rougeâtre ont été collectés en 2016 à Takalmaoua, département de Dakoro, dans la région de Maradi. L'ambre a été trouvé dans un puits, à une profondeur d'environ 50 m, au sein de roches d'âge cénoomanien / sénonien (A. Moumouni, communication personnelle). Une caractérisation chimique de cet ambre par thermochemolyse chromatographie en phase gazeuse-spectrométrie de masse (THM-GC-MS) a indiqué un ambre de classe Ib ( sensu Anderson, 1994 ), donc issu d'un conifère (Perrichot, données non publiées). Les quelques pièces disponibles ne prévoyaient aucune inclusion.

### 3.5 Nigéria

Un ambre lutétien ou bartonien inférieur (Éocène), nommé Ameki, a été trouvé dans la formation d'Ameki près d'Umuahia, dans le sud-est du Nigéria (Wilson, 1925 ;Arua, 1979 ;Savkevitch et Arua, 1990 ). Les morceaux d'ambre se trouvent dans trois faciès sédimentaires successifs de cette formation et sont généralement associés au lignite et à divers organismes marins, ce qui suggère qu'ils ont été entraînés dans un environnement de lagune marginale à partir d'une zone de mangrove-marécage à proximité ( Arua, 1979 ,1986 ). Une source d'angiospermes a été suggérée pour Ameki en raison de l'absence de gymnospermes parmi les plantes fossiles des strates ambrées (Rao et Kumaran, 1988 ). Mais la caractérisation moléculaire de l'ambre par spectroscopie infrarouge et chromatographie en phase gazeuse-spectrométrie de masse (Py- et THM-GC-MS) indique un ambre de classe Ib typique des conifères, peut-être de la famille des Cupressacées (Sonibare et coll. , 2012 ). Aucune inclusion d'organisme n'a jamais été mentionnée à partir de cet ambre malgré de gros morceaux d'ambre translucide jaune ou rouge foncé ( Arua, 1979 ). Cependant, il n'y avait pratiquement aucun matériel disponible pour le dépistage par les paléontologistes depuis la description formelle de cet ambre il y a quatre décennies.

Il est possible qu'un ambre plus ancien existe également dans le sud du Nigéria, comme mentionné par Le Gall et coll. (2010) . En effet, certains morceaux ont été trouvés associés à des dents de mosasaure et à des ammonites dans les strates du Crétacé supérieur (Maastrichtien) qui affleurent entre Enugu et Port Harcourt, donc dans les environs de la Formation d'Ameki (Ph. Courville, communication personnelle). La question de savoir si cela correspond à un véritable dépôt primaire du Crétacé ou à une redéposition après l'érosion des couches ci-dessus nécessiterait une enquête plus approfondie. Mais le travail de terrain au Nigéria est actuellement entravé par la situation géopolitique.

### 3,6 Éthiopie

Les sources d'ambre les plus riches d'Afrique sont les affleurements situés dans les gorges des rivières Wenchit, Jemma et Mughher incisant le plateau nord-ouest éthiopien dans la zone nord de Shewa de la région d'Amhara. Au moins 20 kilogrammes d'ambre sont extraits chaque année par les villageois, apparemment avec toutes les fouilles dans un même siltstone qui a été attribué à tort à une unité du Crétacé, le grès Debre Libanos ( Schmidt *et al.* , 2010a ; Kiefert, 2015 ). L'âge crétacé de la roche a été suggéré par des géologues locaux sur la base d'observations sur le terrain et de correspondance avec la carte géologique de Belay *et coll.* (2009) ; elle a également été estimée sur la base de l'analyse des caractéristiques chimiques de l'ambre et des sporomorphes des sédiments associés ( Schmidt *et al.* , 2010a ). Cependant, deux des sporomorphes qui avaient été identifiés comme taxons du Crétacé se sont trompés, et d'autres sporomorphes qui n'avaient pas été déterminés ont finalement été identifiés comme des taxons cénozoïques de longue distance ( Perrichot *et al.* , 2016 ). Des recherches récentes sur du matériel ambré supplémentaire ont fourni des inclusions d'arthropodes et de plantes qui appartiennent presque exclusivement aux genres existants ( Tab.1 ), donc des lignées modernes qui excluent définitivement un âge crétacé. De plus, les roches associées à ce nouveau matériau ont donné des assemblages de palynomorphes qui sont indicatifs d'un âge du début du Miocène ( Perrichot *et al.* , 2018 ). Selon les études géologiques, les seules roches sédimentaires connues dans cette région sont soit le Crétacé supérieur, appelé grès Debre Libanos, soit le grès supérieur; ou Miocène supérieur, appelés «sédiments tertiaires» ( Belay *et al.* , 2009 ). Les données sont encore insuffisantes pour expliquer cette incongruence avec l'âge du Miocène précoce suggérée par nos résultats paléontologiques.

L'ambre éthiopien est dur, translucide, avec des couleurs allant de l'orange au jaune verdâtre, vert clair ou vert foncé ( figures 2D - 2F ), et les pièces mesurent généralement 5 cm ou plus. L'analyse de neuf échantillons d'ambre dans THM-GC-MS a systématiquement récupéré un ambre de classe Ic, quelle que soit la couleur, et la comparaison avec les spectres obtenus à partir d'ambres dominicains et mexicains suggère que la famille des angiospermes Fabaceae est la source de la plante (données personnelles non publiées). La découverte de feuilles et d'étamines fossiles d' *Hymenaea* dans plusieurs morceaux d'ambre suggère de la même manière que cet arbre légumineux est le producteur de résine (J. Szwed, communication personnelle).

La première étude de l'ambre éthiopien avait déjà permis de retrouver une diversité d'inclusions d'arthropodes et de champignons ( Schmidt *et al.* , 2010a , 2010b ). Le matériel nouvellement étudié confirme la richesse des inclusions d'ambre éthiopien et montre sans aucun doute des affinités taxonomiques avec le biote cénozoïque ( Tab.1 ; Fig. 3C et 3D ). Remarquablement, cet ambre donne une proportion assez élevée d'inclusions végétales, parmi lesquelles des restes fréquents d'hépatiques (Marchantiophyta) et d'angiospermes (Fabales), plus rarement des mousses feuillues (Hypnales) et des lichens (Lecanorales). La plupart des taxons de plantes et d'insectes trouvés sous forme d'inclusions sont signalés pour la première fois à partir des archives fossiles africaines ( *par ex.*, Frullaniaceae, Lejeuneaceae, Pylaisiadelphaceae, Formicidae: Dorylinae, Pseudomyrmecinae, Mycetophylidae). Et de nombreux taxons sont la première occurrence fossile de genres existants, comblant ainsi une lacune dans l'histoire évolutive des lignées correspondantes. Un accent particulier a été mis sur les fourmis, révélant au moins 13 genres, dont 10 existent toujours. Plusieurs de ces genres contemporains ont des origines relativement récentes du groupe couronne, par exemple avec les estimations d'âge suivantes obtenues à partir d'analyses phylogénétiques moléculaires (valeurs «moyennes», en Ma): *Hypoponères* (30-37) pour les ponerinae (Schmidt, 2013); *Ravavy* (27) et *Technomyrmex* (23-33) pour Dolichoderinae (Ward *et al.*, 2010); *Cataulacus* (18.3-20.4) et *Trichomyrmex* (20-22.7) pour Myrmicinae (Blaimer *et coll.*, 2018). Ces occurrences soutiennent une datation de l'âge maximal du Miocène pour l'ambre éthiopien.

Enfin, les assemblages palynomorphes évoquent une forêt tropicale de plaine, sans aucun apport marin. La présence d'hépatiques abondantes attribuables aux Lejeuneaceae indique également une forêt tropicale humide. L'ambre éthiopien était donc dérivé d'arbres *Hymenaea* poussant probablement dans les forêts tropicales à feuilles persistantes, plutôt que dans des environnements secs comme certaines espèces récentes d' *Hymenaea* (Langenheim *et coll.*, 1973).

### 4. Conclusion

Plusieurs tendances évolutives peuvent être observées à partir des quelques gisements africains de résine fossile ( Fig. 4 ). Les résines anciennes, du Crétacé à l'Éocène étaient toutes dérivées de conifères (résines de type Ib) tandis que les résines plus jeunes, du Miocène à Récentes, dérivent d'angiospermes de la famille des Fabacées (résines de type classe Ic). En outre, les Araucariacées ou Cheirolepidiaceae étaient apparemment les principaux producteurs d'ambre au début et au milieu du Crétacé (Afrique du Sud, Valanginien; Congo, Aptien), éventuellement remplacés par des Cupressacées à l'Éocène (Nigéria). Ceci est similaire au schéma global, observé à partir des dépôts ambrés dans le monde entier, d'un changement vers la domination de la production de résine par Cupressaceae ou Pinaceae au Crétacé supérieur, et par les angiospermes (sub) tropicaux au milieu du Cénozoïque, à l'exception du kauri copal produit par *Agathis* (Langenheim, 2003; Nohra *et coll.*, 2015; Seyfullah *et coll.*, 2018).



Ce changement dans les arbres producteurs de résine s'est accompagné d'un changement de climat et d'environnement. Pour le Crétacé, les données sédimentaires et fossiles en Afrique du Sud et au Congo indiquent un climat chaud et subtropical avec au moins des conditions arides temporaires. À partir de l'Éocène, les ambres du Nigéria et de l'Éthiopie, et les copals de l'est et du centre-ouest de l'Afrique sont issus de forêts pluviales tropicales à feuilles persistantes de plaine avec (Nigéria) ou sans influence marine (Éthiopie). Une étude plus approfondie des inclusions fossiles de champignons, de plantes et d'arthropodes d'ambres congolais et éthiopiens confirmera donc probablement davantage ces habitats contrastés.

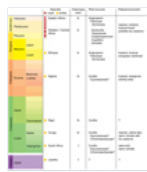


Fig. 4

Schéma synoptique des principales caractéristiques des résines fossiles africaines et de leurs paléoenvironnements correspondants.

## Remerciements

Nous remercions tous les collègues et personnes qui ont contribué à la découverte ou à l'étude de l'ambre congolais: V. Delhaye-Prat et collègues de Total Exploration – Production Congo (Pau, France), Anaïs Boura (UPMC, France), Johanne Esnault et Laurent Jeanneau (Univ. Rennes, France), Carmen Soriano (Argonne Photon Source, Chicago). Nous sommes également redevables à toutes les personnes qui ont contribué à l'accès ou à l'étude de l'ambre éthiopien: 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, Allemagne), Matthias Svojtka (Univ. Vienne, Autriche), Jacek Szewdo et Blazej Bojarski (Univ. Gdańsk, Pologne), Bo Wang (NIGPAS, Chine), Benyam Teferi (Addis-Abeba, Éthiopie) et Amde Zewdalem (Jacksonville, Floride). Nous remercions chaleureusement Ali Moumouni (Univ. Maradi, Niger) et Philippe Courville (Univ. Rennes, France) pour des informations ou des échantillons d'ambre du Niger et du Nigéria, et SP Demonvielle (Brazzaville) pour des échantillons de copal congolais. Et nous remercions les éditeurs invités Jean-Paul Saint Martin et Simona Saint Martin de nous avoir invités à contribuer à ce volume thématique, et Alexander Schmidt et un critique anonyme pour leurs précieux commentaires. Ce travail a été en partie soutenu par le programme Tellus-INTERRVIE du CNRS INSU (projet AMBRAFRICA à VP). Et nous remercions les éditeurs invités Jean-Paul Saint Martin et Simona Saint Martin de nous avoir invités à contribuer à ce volume thématique, et Alexander Schmidt et un critique anonyme pour leurs précieux commentaires. Ce travail a été en partie soutenu par le programme Tellus-INTERRVIE du CNRS INSU (projet AMBRAFRICA à VP). Et nous remercions les éditeurs invités Jean-Paul Saint Martin et Simona Saint Martin de nous avoir invités à contribuer à ce volume thématique, et Alexander Schmidt et un critique anonyme pour leurs précieux commentaires. Ce travail a été en partie soutenu par le programme Tellus-INTERRVIE du CNRS INSU (projet AMBRAFRICA à VP).

## Les références

- Anderson KB. 1994. La nature et le devenir des résines naturelles dans la géosphère - IV. Ambre du Crétacé moyen et supérieur de la péninsule de Taimyr, Sibérie - Preuve d'une nouvelle forme de polylabdanoïde de résinite et révision de la classification des résinites de classe I. *Géochimie organique* 21: 209–212. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]
- Anderson KB, Crelling JC. 1995. Introduction. Dans: Anderson KB, Crelling JC, eds. *Résines ambrées, résinites et fossiles*. Série 617 de symposiums de l'American Chemical Society: xi – xvii. [[Google Scholar](#)]
- Anonyme. 1942. Le copal. Bruxelles: Publications de l'Office Colonial, pp. 1–7. [[Google Scholar](#)]
- Ansorge J. 2007. Insectes du Trias supérieur et ambre du Lesotho. In: *4e Conférence internationale sur les insectes fossiles, les arthropodes et l'ambre*, Pretoria, Afrique du Sud. Livre de résumés, pp. 52–54. [[Google Scholar](#)]
- Antoine PO, De Franceschi D, Flynn JJ, Nel A, Baby P, Benammi M, et al. 2006. L'ambre de l'Amazonie occidentale révèle la diversité néotropicale au Miocène moyen. *Actes de l'Académie nationale des sciences des États-Unis d'Amérique* 103: 13595–13600. <https://doi.org/10.1073/pnas.0605801103>. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

- Arua I. 1979. Ambre de l'Éocène de la région d'Umuchia-Bende. *Le champ nigérian* 44: 119–126. [\[Google Scholar\]](#)
- Arua I. 1986. Paléoenvironnement des gisements de l'Éocène dans le synclinal d'Afikpo, sud du Nigeria. *Journal of African Earth Sciences* 5: 279–284. [\[CrossRef\]](#) [\[Google Scholar\]](#)
- Aubrèville AM. 1933. Les copaliers de l'Afrique occidentale française. *Bulletin de l'Agence Générale des Colonies* 292: 981–986. [\[Google Scholar\]](#)
- Azevedo CO, Madl M, Olmi M. 2010. Un catalogue des Bethyilidae, Chrysididae, Dryinidae, Embolemidae, Sclerogibbidae et Scolebythidae (Hymenoptera: Chryridoidea) de la sous-région malgache. *Linzer Biologische Beiträge* 42 (2): 845–918. [\[Google Scholar\]](#)
- Assureur T, Tesfay I, Ayalew A, Yohannes G, Zewdie T, Bekele H, *et al.* 2009. Géologie de la région de Were-Illu. Geological Survey of Ethiopia, *Mémoire* 25: 56 p. + Carte. [\[Google Scholar\]](#)
- Bervoets R. 1909a. Un Coréide nouveau du copal récent de Zanzibar [Hem. Coreidae]. *Bulletin de la Société Entomologique de France* 14 (19): 331–332. [\[Google Scholar\]](#)
- Bervoets R. 1909b. Un Aradide nouveau du copal récent de Madagascar [Hem. Aradidae]. *Bulletin de la Société Entomologique de France* 14 (16): 280–281. [\[Google Scholar\]](#)
- Facturation HJ. 1944. Copal du Congo. *Le journal des métiers de l'huile et de la couleur* 3: 666–668. [\[Google Scholar\]](#)
- Blaimer BB, Ward PS, Schultz TR, Fisher BL, Brady SG. 2018. La diversification paléotropicale domine l'évolution de la tribu de fourmis hyperdiverses Crematogastrini (Hymenoptera: Formicidae). *Insect Systematics and Diversity* 2 (5): 3. <https://doi.org/10.1093/isd/ixy013> . [\[CrossRef\]](#) [\[Google Scholar\]](#)
- Bosselaers J. 2004. Une nouvelle espèce de *Garcorops* du copal de Madagascar (Araneae: Selenopidae). *Zootaxa* 445: 1–7. [\[CrossRef\]](#) [\[Google Scholar\]](#)
- Bosselaers J, Dierick M, Cnudde V, Masschaele B, van Hoorebeke L, Jacobs P. 2010. Tomographie par rayons X haute résolution d'une nouvelle espèce existante de *Donuea* (Araneae: Liocranidae) chez le copal malgache. *Zootaxa* 2427: 25–35. [\[CrossRef\]](#) [\[Google Scholar\]](#)
- Bukejs A, Legalov AA. 2017. Nouvelles espèces de charançons sous-fossiles (Coleoptera, Curculionidae) à Madagascar copal. *Paleontological Journal* 51: 196–202. <https://doi.org/10.1134/S003103011702006X> . [\[CrossRef\]](#) [\[Google Scholar\]](#)
- Cadena EA, Mejia-Molina A, Brito CM, Peñafiel S, Sanmartin KJ, Sarmiento LB. 2018. Nouveaux fossiles mésozoïques et cénozoïques de l'Équateur: invertébrés, vertébrés, plantes et microfossiles. *Journal of South American Earth Sciences* 83: 27–36. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2018.02.004> . [\[CrossRef\]](#) [\[Google Scholar\]](#)
- Clifford DJ, Hatcher PG. 1995. Transformations structurales des résinites polylabdanoïdes pendant la maturation. *Géochimie organique* 23: 407–418. [\[CrossRef\]](#) [\[Google Scholar\]](#)
- Dalman J. 1825. Om Insekter inneslutna i copal, jeinte beskrifning pa nagra, deribland förekommande nya slågten och arter. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar* 46: 375–410. [\[Google Scholar\]](#)
- Delclòs X, Peñalver E, Ranaivosoa V, Solórzano-Kraemer MM. 2020. Démêler le mystère du «copal de Madagascar»: âge, origine et conservation d'une résine récente. *PLoS ONE* 15: e0232623. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0232623> . [\[CrossRef\]](#) [\[Google Scholar\]](#)
- Delhaye-Prat V, Dupont G, Buratti N, Moron JM, Esnault J, Perrichot V, *et al.* 2016. Les schistes de Vembo (République du Congo): Nouvelles perspectives sur la transition des milieux lacustres aux milieux marins pour l'Atlantique Sud. Dans: *35e Congrès international de géologie. AGI GeoRef Base de données*, n papier 2850 ( <https://www.americangeosciences.org/igc/15032> ). [\[Google Scholar\]](#)



De Saussure H. Histoire naturelle des Hyménoptères. Dans: Grandidier A, éd. *Histoire Physique, Naturelle et Politique de Madagascar*, vol. 20. Paris: Imprimerie nationale, 1890 [1892], xxi + 590 p. [\[Google Scholar\]](#)

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. [\[Google Scholar\]](#)

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

Gilg E. 1898. Ueber Gummi, Copale und andere Harze Afrikas. *Chemische Revue* 5 (9): 172–178. <https://doi.org/10.1002/lipi.18980050903>. [\[Google Scholar\]](#)

Gomez B, Bamford M, Martínez-Delclòs X. 2002a. Cuticules végétales du Crétacé inférieur et ambre (Formation de Kirkwood, Afrique du Sud). *Comptes Rendus Palevol* 1: 83–87. [\[CrossRef\]](#) [\[Google Scholar\]](#)

Gomez B, Martínez-Delclòs X, Bamford M, Philippe M. 2002b. Taphonomie et paléoécologie des restes de plantes de la plus ancienne localité ambrée d'Afrique du Crétacé précoce. *Lethaia* 35: 300–308. [\[CrossRef\]](#) [\[Google Scholar\]](#)

Grichanov IY. 2008. Notes systématiques sur les Sciapodinae de l'ambre de la Baltique et sur les Dolichopodidae du copal tanzanien (Diptera). *Bulletin entomologique du Caucase* 4: 137–139. [\[CrossRef\]](#) [\[Google Scholar\]](#)

Grimaldi DA. 1996. Ambre: fenêtre sur le passé. New York: Harry N. Abrams, Inc. [\[Google Scholar\]](#)

Guilbert E, Heiss E. 2016. Premiers enregistrements fossiles de Tingidae du copal malgache avec description de deux nouvelles espèces (Hemiptera, Heteroptera). *Linzer Biologische Beiträge* 48: 1081–1090. [\[Google Scholar\]](#)

Hagedorn M. 1905–07. Kopalborkenkäfer. *Verhandlungen des Vereins für Naturwissenschaftliche Unterhaltung zu Hamburg* 13: 109–112. [\[Google Scholar\]](#)

Hand S, Archer M, Bickel D, Creaser P, Dettmann M, Godthelp H, *et al.* Ambre australien du Cap York. Dans: Penney D, éd. *Biodiversité des fossiles dans l'ambre des principaux gisements mondiaux*. Manchester, Royaume-Uni: Siri Scientific Press, 2010, pp. 69–79. [\[Google Scholar\]](#)

Handlirsch A. 1906–08. Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Ein Handbuch für Paläontologen und Zoologen. Leipzig: Verlag Wilhelm von Engelmann. [\[Google Scholar\]](#)

Hedley Barry T. 1932. Résines vernis naturelles. Londres: Ernest Benn Ltd. [\[Google Scholar\]](#)

Hellinckx L. 1935. Etudes sur le Copal - Congo. *Mémoires de l'Institut Royal Colonial Belge* 8: 1–63. [\[Google Scholar\]](#)

Howes FN. 1949. Gommés et résines végétales. Waltham, Massachusetts: Chronica Botanica. [\[Google Scholar\]](#)

Kiefert L. 2015. Ambre vert naturel d'Ethiopie. In: *34e Conférence internationale de gemmologie*, Vilnius, Lituanie. Livre de résumés, pp. 22–25. [\[Google Scholar\]](#)

Kirk J. 1871. Sur le copal de Zanzibar. *Journal de la société linnéenne. Botanique* 11: 1–4. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1869.tb00047.x>. [\[Google Scholar\]](#)

Krinsky WL. 1985. Une espèce de *Propalticus* dans l'ambre kényan (Coleoptera: Propalticidae). *Le Bulletin des coléoptères* 39: 101–102. [\[Google Scholar\]](#)

Lambert JB, Johnson SC, Poinar GO Jr. 1995. Résine d'Afrique et d'Amérique du Sud: Critères de distinction entre résine fossilisée et résine récente basée sur la spectroscopie RMN. Dans: Anderson

KB, Crelling JC, eds. *Résines ambrées, résinites et fossiles*. Série de symposiums 617 de l'American Chemical Society: 193–202. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

Lambert JB, Heckenbach EA, Hurtley AE, Wu Y, Santiago-Blay JA. 2009. Caractérisation spectroscopique par résonance magnétique nucléaire des exsudats de légumineuses. *Journal of Natural Products* 72: 1028–1035. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

Lambert JB, Poinar GO Jr. 2002. Ambre: La pierre précieuse organique. *Comptes de la recherche chimique* 35: 628–636. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

Lambert JB, Tsai CY, Shah MC, Hurtley AE, Santiago-Blay JA. 2012. Distinction des classes d'ambre et de copal par spectroscopie par résonance magnétique du proton. *Archaeometry* 54: 332–348. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4754.2011.00625.x>. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

Lambert JB, Wu Y, Santiago-Blay JA. 2002. Résines modernes et anciennes d'Afrique et des Amériques. Dans: Jakes KA, éd. *Chimie archéologique. Matériaux, méthodes et signification*. Série de symposiums 831 de l'American Chemical Society: 64–83. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

Langenheim JH. 1990. Résines végétales. *American Sciences* 78: 16–24. [[Google Scholar](#)]

Langenheim JH. 2003. Résines végétales: chimie, évolution, écologie et ethnobotanique. Portland, Oregon: Timber Press. [[Google Scholar](#)]

Langenheim JH, Lee YT, Martin SS. 1973. Le point de vue de l'évolution et écologique de l'Amazonie *Hyleiä* espèces de Hymeneae (Leguminosae: Caesalpinioideae). *Acta Amazonica* 3: 5–38. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

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. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

Léonard J. 1950. Etude botanique des copieurs du Congo Belge. *Publications de l'Institut National pour l'Etude Agronomique du Congo Belge, série scientifique* 45: 1–158. [[Google Scholar](#)]

Louis MJ. 1933. L'origine botanique du copal. *Bulletin Agricole du Congo Belge* 19: 838–839. [[Google Scholar](#)]

Lourenço WR. 1996. Premier cas connu d'un sous-fossile de scorpion dans le copal de Madagascar. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, série IIa* 323: 889–891. [[Google Scholar](#)]

Mantell CL. 1950. Les résines dures naturelles: leur botanique, leurs sources et leur utilisation. *Botanique économique* 4 (3): 203–242. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

Mays C, Coward AJ, O'Dell LA, Tappert R. 2019. La provenance botanique et la taphonomie de l'ambre de Chatham du Crétacé supérieur, Îles Chatham, Nouvelle-Zélande. *Examen de la paléobotanique et de la palynologie* 260: 16–26. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2018.08.004>. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

Mazur N, Nagel M, Leppin U, Bierbaum G, Rust J. 2014. L'extraction d'arthropodes fossiles de l'ambre Cambay de l'Éocène inférieur. *Acta Palaeontologica Polonica* 59: 455–459. <https://doi.org/10.4202/app.2012.0018>. [[Google Scholar](#)]

McCoy VE, Boom A, Solórzano Kraemer MM, Gabbott SE. 2017. La chimie de l'ambre américain et africain, le copal et la résine du genre *Hymenaea*. *Géochimie organique* 113: 43–54. <https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.2017.08.005>. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

Mertens E. 1933. Recherches sur le copal du Congo. *Bulletin des séances - Institut Royal Colonial Belge* 4: 268–291. [[Google Scholar](#)]

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

Meunier F. 1900b. Sur quelques Mymaridae du copal fossile. *Bulletin de la Société Entomologique de France* 1900: 192–195. [[Google Scholar](#)]

Meunier F. 1905. Sur quelques diptères et un hyménoptère du copal récent de Madagascar. *Miscellanea Entomologica* 13: 90–94. [[Google Scholar](#)]

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. [[Google Scholar](#)]

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. [[Google Scholar](#)]

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. [[Google Scholar](#)]

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. [[Google Scholar](#)]

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. [[Google Scholar](#)]

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

Meunier F. 1917. Note complémentaire concernant *Styringomyia venusta* Loew du copal récent de Zanzibar. *Tijdschrift voor Entomologie* 60: 370–375. [[Google Scholar](#)]

Narudeesombat N, Ounorn P, Bupparenoo P, Christopherse A, Pisutha-Arnond V, Sutthirat C. 2014. Mise à jour sur les caractéristiques de l'ambre d'Indonésie. *Actes de la 4e Conférence internationale sur les pierres précieuses et les bijoux (GIT 2014), Thaïlande* 271–276. [[Google Scholar](#)]

Nohra YA, Perrichot V, Jeanneau L, Le Pollès L, Azar D. 2015. Caractérisation chimique et origine botanique des ambres français. *Journal of Natural Products* 78: 1284–1293. <https://doi.org/10.1021/acs.jnatprod.5b00093> . [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

Nunberg M. 1959. Eine fossile Kernkäfer-Art aus der Gattung *Periommatius* Chap. (Platypodidae). *Annales Zoologici* 18: 127–138. [[Google Scholar](#)]

Penney DA. 2016. Recherche sur les résines sous / fossiles au 21e siècle: tendances et perspectives. *Paläontologische Zeitschrift* 90: 425–447. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

Pereira R, San Gil RAS, Carvalho IS, Fernandes ACS, Azevedo DA. 2011. Analyse RMN 13C à l'état solide des ambres du Crétacé brésilien. *Journal of Brazilian Chemical Society* 22: 92–97. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

Pérez LM, Panera JPP, Aguilera OA, Ronchi DI, Sánchez R, Manceñido MO, *et al.* 2016. Paléontologie, sédimentologie et biostratigraphie d'un affleurement fossilifère de la formation du début du Miocène Querales, bassin de Falcón, Venezuela. *Journal suisse de paléontologie* 135: 187–203. [[CrossRef](#)] [[Google Scholar](#)]

Perrichot V, Boudinot BE, Cole J, Delhay-Prat V, Esnault J, Goldman Y, *et al.* L'ambre fossilifère africain: une revue. Dans: Penney D, Ross AJ, Eds. *Livre abstrait de la 7e conférence internationale sur les insectes fossiles, les arthropodes et l'ambre* . Manchester, Royaume-Uni: Siri Scientific Press, 2016, p. 41. [[Google Scholar](#)]

Perrichot V, Boudinot B, Chény C, Cole J, Jeanneau L, Schmidt AR, 2018. L'âge et le paléobiote de l'ambre éthiopien revisités. In: *5e Congrès international de paléontologie* , Paris, France. Livre de résumés: 23. [[Google Scholar](#)]

- Poinar G Jr. 1992. La vie dans l'ambre. Stanford: Presse universitaire de Stanford. [\[Google Scholar\]](#)
- Poinar G Jr. 2019. Ambre birman: preuve de l'origine gondwanienne et de la dispersion du Crétacé. *Biologie historique* 31: 1304-1309. <https://doi.org/10.1080/08912963.2018.1446531> . [\[Google Scholar\]](#)
- Pynaert L. 1924. Le copal et son exploitation au Congo belge. *Bulletin Agricole du Congo Belge* 15 (2): 334-359. [\[Google Scholar\]](#)
- Quedenfeldt G. 1885. Copal-Insekten aus Africa. *Berliner Entomologische Zeitschrift* 29: 363-365. [\[CrossRef\]](#) [\[Google Scholar\]](#)
- Rao VR, Kumaran KPN. 1988. Une brève enquête sur les études paléobotaniques (Crétacé et Tertiaire) au Nigéria. *Revue de Palaeobotany and Palynology* 54: 151-158. [\[CrossRef\]](#) [\[Google Scholar\]](#)
- Rackwitz H. 1907. Über die westafrikanische Copale, speziell den Angola-Copal (rot) und Kamerun-Copal. *Archiv der Pharmazie* 245: 415-426. [\[CrossRef\]](#) [\[Google Scholar\]](#)
- Rasnitsyn AP, Öhm-Kühnle C. 2018. Trois nouvelles *Aptenoperissus* femelles de l'ambre birman moyen du Crétacé (Hymenoptera, Stephanoidea, Aptenoperissidae): une diversité inattendue de guêpes paradoxales suggère des caractéristiques insulaires du biome source. *Cretaceous Research* 91: 168-175. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2018.06.004> . [\[CrossRef\]](#) [\[Google Scholar\]](#)
- Rosen K. von. 1913. Die fossilen Termiten: eine kurze Zusammenfassung der bis jetzt bekannten Funde. *Transactions du 2e Congrès international d'entomologie* , pp. 318-335. [\[Google Scholar\]](#)
- Rust J, Singh H, Rana RS, McCann T, Singh L, Anderson K, *et al.* 2010. Implications biogéographiques et évolutives d'un paléobiot diversifié dans l'ambre du début de l'Éocène de l'Inde. *Actes de l'Académie nationale des sciences des États-Unis* 107: 18360-18365. <https://doi.org/10.1073/pnas.1007407107> . [\[CrossRef\]](#) [\[Google Scholar\]](#)
- Savkevitch SS, Arua I. 1990. Amekit, une nouvelle résine fossile du Nigeria. *Prace Muzeum Ziemi* 41: 156. [\[Google Scholar\]](#)
- Schlüter T, von Gnielinski F. 1987. Le copal d'Afrique de l'Est - Sa signification géologique, stratigraphique, paléontologique et sa comparaison avec d'autres résines fossiles d'âge similaire. *National Museums of Tanzania Occasional Paper* 8: 1-32. [\[Google Scholar\]](#)
- Schmidt C. 2013. Phylogénétique moléculaire des fourmis ponérines (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). *Zootaxa* 3647: 201-250. [\[CrossRef\]](#) [\[Google Scholar\]](#)
- Schmidt AR, Perrichot V, Svojtka M, Anderson KB, Belete KH, Bussert R, *et al.* 2010a. La vie africaine du Crétacé capturée dans l'ambre. *Actes de l'Académie nationale des sciences des États-Unis* 107: 7329-7334. <https://doi.org/10.1073/pnas.1000948107> . [\[CrossRef\]](#) [\[Google Scholar\]](#)
- Schmidt AR, Dörfelt H, Struwe S, Perrichot V. 2010b. Preuve de la présence de champignons dans les forêts d'ambre du Crétacé du Gondwana et de Laurasia. *Palaeontographica B* 283: 157-173. [\[CrossRef\]](#) [\[Google Scholar\]](#)
- Schmidt AR, Kaulfuss U, Bannister JM, Baranov V, Beimforde C, Bleile N, *et al.* 2018. Inclusions ambrées de Nouvelle-Zélande. *Gondwana Research* 56: 135-146. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2017.12.003> . [\[CrossRef\]](#) [\[Google Scholar\]](#)
- Selden PA, Anderson HM, Anderson JM. 2009. Un examen des archives fossiles des araignées (Araneae) avec une référence spéciale à l'Afrique, et la description d'un nouveau spécimen de la Formation Triasique Molteno d'Afrique du Sud. *Invertébrés africains* 50: 105-116. [\[CrossRef\]](#) [\[Google Scholar\]](#)
- Seyfullah LJ, Beimforde C, Dal Corso J, Perrichot V, Rikinen J, Schmidt AR. 2018. Production et conservation des résines - Passé et présent. *Biological Reviews* 93: 1684-1714. <https://doi.org/10.1111/brv.12414> . [\[CrossRef\]](#) [\[Google Scholar\]](#)

- Sonibare OO, Agbaje OB, Jacob DE, Faithfull J, Hoffmann T, Foley SF. 2014. Composition des terpénoïdes et origine de l'ambre de la péninsule du Cap York, Australie. *Journal australien des sciences de la terre* 61: 979–985. <https://doi.org/10.1080/08120099.2014.960897> . [CrossRef] [Google Scholar]
- Sonibare OO, Hoffmann T, Foley SF. 2012. Composition moléculaire et aspects chimiotaxonomiques de l'ambre de l'Éocène de la Formation d'Ameki, Nigéria. *Géochimie organique* 51: 55–62. <https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.2012.08.003> . [CrossRef] [Google Scholar]
- Stilwell JD, Langendam A, Mays C, Sutherland LJM, Arillo A, Bickel D., *et al.* 2020. L'ambre du Trias au Paléogène d'Australie et de Nouvelle-Zélande comme préservation exceptionnelle d'écosystèmes terrestres mal connus. *Rapports scientifiques* 10: 5703. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-62252-z> . [CrossRef] [Google Scholar]
- Stroiński A. 2007. *Pochazoides szwedoi* n. sp. du copal d'Afrique de l'Est (Hemiptera: Fulgoromorpha: Ricaniidae). *Genre* 18: 345–349. [Google Scholar]
- Stroiński A, Szwedo J. 2002. Un aperçu de Fulgoromorpha et Cicadomorpha dans le copal d'Afrique de l'Est (Hemiptera). *Denisia* 4: 57–66. [Google Scholar]
- Stroiński A, Szwedo J. 2011. *Yuripopoverus africanus* gen. et sp. n. du copal d'Afrique de l'Est (Hemiptera: Fulgoromorpha: Ricaniidae). *Journal polonais d'entomologie* 80: 679–688. <https://doi.org/10.2478/v10200-011-0052-x> . [CrossRef] [Google Scholar]
- Sunseri T. 2007. L'écologie politique du commerce du copal dans l'arrière-pays côtier tanzanien, v. 1820–1905. *Journal of African History* 48: 201–220. [CrossRef] [Google Scholar]
- Vávra N. 2009. Ambre, résines fossiles et copal - Contributions à la terminologie des résines végétales fossiles. *Denisia* 26: 213-222. [Google Scholar]
- Vervloet G. 1932. Le copal du Congo. Paris: Péliissier et Frey. [Google Scholar]
- Ward PS, Brady SG, Fisher BL, Schultz TR. 2010. Phylogénie et biogéographie des fourmis dolichodérines: effets de la partition des données et des taxons reliques sur l'inférence historique. *Biologie systématique* 59: 342–362. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syq012> . [CrossRef] [Google Scholar]
- Westerweel J, Roperch P, Licht A, Dupont-Nivet G, Win Z, Poblete F, *et al.* 2019. Burma Terrane fait partie de l'arc Trans-Tethyan lors d'une collision avec l'Inde selon des données paléomagnétiques. *Nature Geoscience* 12: 863–868. <https://doi.org/10.1038/s41561-019-0443-2> . [CrossRef] [Google Scholar]
- Wilson RC. 1925. La géologie de la section ferroviaire est de Port Harcourt à Enugu. *Geological Survey Nigeria Bulletin* 8: 1–95. [Google Scholar]
- Wunderlich J. 2004. Araignées fossiles dans l'ambre et le copal: Introduction, résultats généraux et conclusions. *Beiträge zur Araneologie* 3: 1–329. [Google Scholar]
- Wunderlich J. 2008. Fossiles et araignées existantes (Araneae) - Phylogénie, diversifications, extinctions, biogéographie, écologie et éthologie; avec des descriptions de nouveaux fossiles et taxons existants. *Beiträge zur Araneologie* 5: 1–890. [Google Scholar]
- Zeuner FE, Manning FJ. 1976. Une monographie sur les abeilles fossiles (Hymenoptera: Apoidea). *Bulletin du Musée britannique d'histoire naturelle (géologie)* 27: 151–268. [Google Scholar]
- Zimmerman A. 1908. Der ostafrikanische Copalbaum ( *Trachylobium verrucosum* ). *Der Pflanze* 4: 17–23. [Google Scholar]

Citez cet article comme suit: Bouju V, Perrichot V. 2020. Un examen des occurrences de l'ambre et du copal en Afrique et leur signification paléontologique, *BSGF - Earth Sciences Bulletin* 191:

## Tous les tableaux

**Tableau 1** Liste des bioinclusions les plus importantes dans l'ambre nouvellement excavé du Congo et de l'Éthiopie.

[↑ Dans le texte](#)

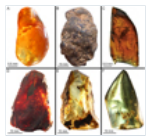
## Tous les chiffres



**Fig. 1**

Carte actuelle avec distribution connue des gisements africains de résines fossiles.

[↑ Dans le texte](#)

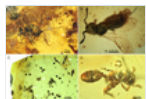


**Fig. 2**

Échantillons représentatifs de résines fossiles du Congo (A – C) et de l'Éthiopie (D – F). A. Pièce polie de copal congolais orange-jaunâtre. B. Morceau brut d'ambre crétacé congolais. C. Pièce polie d'ambre congolais du Crétacé orange-rougeâtre. D. Morceau brut d'ambre du Miocène éthiopien orange-jaunâtre. E. Morceau brut d'ambre jaune du Miocène éthiopien. F. Pièce polie d'ambre du Miocène éthiopien vert clair.

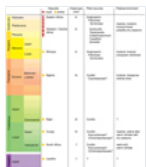
[↑ Dans le texte](#)

**Fig. 3**



Inclusions représentatives d'arthropodes et de plantes dans l'ambre africain (coll. Univ. Rennes). A. Guêpe evaniid femelle (Hymenoptera: Evaniidae) et acarien trombidiforme (Acari; flèche blanche) dans l'ambre du Crétacé congolais. B. Guêpe parasite (Hymenoptera: Platygastroidea) dans l'ambre du Crétacé congolais. C. Diverses fourmis myrmicines (Hyménoptères: Formicidae; indiquées par des flèches blanches) et bryophytes (Marchantiophyta; indiquées par des flèches noires) dans l'ambre du Miocène éthiopien. D. Une fourmi ouvrière du genre *Melissotarsus* (Hymenoptera: Formicidae) dans l'ambre du Miocène éthiopien.

[↑ Dans le texte](#)



**Fig. 4**

Schéma synoptique des principales caractéristiques des résines fossiles africaines et de leurs paléoenvironnements correspondants.

[↑ Dans le texte](#)

## BSGF - Bulletin des sciences de la Terre

Rédacteur en chef: Laurent JOLIVET - [Comité de rédaction](#)

ISSN: 0037-9409 - eISSN: 1777-5817

© SGF ( [Société Géologique de France](#) )

