

## Chapitre IV : DISCUSSIONS

Dans ce travail, l'accent est mis sur le fait d'aborder une nouvelle approche pour l'étude des dents de requins. Après avoir été utilisées pour la systématique, les dents vont être considérées en tant que bioclastes dans le but de reconstituer les facteurs qui ont agi lors de la mise en place de la couche Mak 5al (Nosy Makamby). Ceci étant, les grains de quartz sont aussi étudiés en tant que lithoclastes pour des études exoscopiques.

Au cours de ce chapitre, une analyse synthétique des données systématiques et exoscopiques vont être faites afin d'apporter plus de précisions sur les résultats antérieurs des processus de formation de la couche Mak5al.

### 1. LES REQUINS DU CÉNOZOÏQUE DE MADAGASCAR

#### **a) Les requins de l'Eocène**

##### ***Comparaison avec d'autres faunes sélaciennes contemporaines***

Les Néosélaciens éocènes ont une large distribution (Cappetta, 2012), même si il y a des régions plus riches que d'autres comme :

- le Pakistan (Adnet et *al.*, 2010),
- l'Égypte avec les genres *Nebrius* et *Galeocerdo*, avec d'autres espèces de *Carcharhinus* (Underwood et *al.*, 2011),
- la Jordanie (Mustafa et Zalmout, 2002),
- l'Afrique de l'Ouest (White, 1926),
- l'Inde (Kumar et *al.*, 2013),
- le Maroc où on retrouve, à l'Yprésien et au Lutétien, des représentants de *Galeocerdo*, *Rhizoprionodon*, et *Nebrius* (Noubhani et Cappetta, 1997; Gheerbrant et *al.*, 2003),
- l'Europe : *Galeocerdo* se retrouve à l'Eocène moyen de l'Angleterre (Dixon, 1850) et de Belgique (Leriche, 1905), *Carcharhinus* et *Rhizoprionodon* sont connus dans les Formations de l'Eocène moyen de France (Agassiz, 1843; Cappetta & Nolf 1981 ; Mollen, 2008),
- l'Antarctique avec le genre *Carcharhinus* (Long, 1992; Cione et Reguero, 1994; Kriwet, 2005)

- l'Amérique du Nord avec le genre *Galeocerdo* de la « Jackson Formation » de l'Alabama (Leriche, 1942; Ward et Wiest, 1990; Parmley et al, 2003; Cicimurri, 2007).

Quant aux raies de l'Eocène, leur distribution est aussi large. Des spécimens de *Myliobatis* sont retrouvés en Angleterre (*M. dixonii*; Agassiz 1843), au Maroc (*M. dixonii*; Arambourg 1952), et au New Jersey (*M. jugosus*; Leidy et Gabb 1877). La seule espèce connue de *Rhinoptera* pour l'Eocène (*R. sherboni*) est rapportée du Lutétien de Nigeria (White, 1926) et du Maroc (Arambourg 1952).

L'association sélacienne d'Ampazony diffère légèrement de celles du Maroc et d'Égypte. Les dépôts éocènes marocains ont donné *G. latidens*, *N. blankenhorni*, *Carcharhinus* et *Rhizoprionodon*, et des représentants, à la fois de *Myliobatis* et *Rhinoptera* (incluant *R. sherboni*). Les Formations Eocènes d'Égypte renferment *G. latidens*, *N. blankenhorni*, et des espèces de *Carcharhinus*, *Myliobatis* et *Rhinoptera*.

## **b) Les requins du Miocène**

### **Indications sur l'âge relatif des Formations de Nosy Makamby**

En supposant que les dents récoltées à Makamby sont de même âge que les couches qui les renferment, la majorité des espèces identifiées sont du Miocène, et par conséquent offre une indication sur l'âge des dépôts sédimentaires de l'île.

En outre, la présence de *Carcharhinus priscus* et de *Galeocerdo mayumbensis* suggère un âge Miocène inférieur ou moyen.

### **Comparaison avec d'autres associations du même âge**

Le Miocène est caractérisé par des espèces qui ont une distribution très large, ne permettant pas d'effectuer une analyse biogéographique significative. Néanmoins, l'assemblage de Nosy Makamby pourrait être comparé avec celui d'autres localités connues du même âge pour leur faune sélacienne.

L'assemblage le plus similaire à celui de Nosy Makamby en termes de faune sélacienne est celui du Miocène supérieur de Baripada Beds en Inde (Sahni & Mehrotra, 1981). Au début, la

Formation a été datée du Miocène inférieur (Sharma & Patnaik, 2010) mais des représentants caractéristiques de Suidés ont permis de lui donner l'âge Miocène supérieur. Cette faune qui contient des espèces ubiquistes comme *Hemipristis*, *Carcharhinus* et *Galeocerdo*, contient aussi un bon nombre de dents de petites tailles qui, du point de vue taxonomique est similaire à celle du Miocène de Nosy Makamby.

### ***Apport des requins sur le paléoenvironnement de Nosy Makamby au Miocène***

Les taxons identifiés à Nosy Makamby, comme la majorité des requins, occupent la zone littorale néritique et préfèrent le climat tropical. L'absence de *Carcharias* et d'*Isurus* (requins des sables et requins mako) est inhabituelle puisque leurs dents sont fréquentes dans les dépôts côtiers miocènes (Reinecke et al., 2011, Purdy et al. 2001 ; Andrianaivalona, 2011). Les dents de requins et de raies sont retrouvées à Nosy Makamby en association avec des restes de siréniens (Samonds et al. 2002 ; Samonds et al. 2007) ce qui caractérise un milieu littoral, protégé et calme, sous une eau claire, de faible profondeur.

Quant aux Foraminifères présents dans le milieu, dominés par les Miliolidés – notamment *Quinqueloculina* (Ramihangihajason, 2011 ; Ramihangihajason et al. 2014), ils indiquent un dépôt dans un environnement côtier et chaud, conditions identiques à celles indiquées par la présence des siréniens.

Ces anciennes conditions, présentes à Nosy Makamby au Miocène, sont similaires à celles des autres dépôts du même âge sur le pourtour du Canal de Mozambique à l'exemple de la Tanzanie (Pickford, 2008).

## **2. L'EXOSCOPIE ET LA RECONSTITUTION DU PALEOMILIEU**

### ***a) Exoscopie des grains de quartz***

L'exoscopie des grains de quartz de la couche Mak 5a1 montre une signature microtexturale caractérisée par des microstructures d'origine mécanique. Mais dans l'analyse exoscopique, la présence de chaque microstructure, même si elle n'est pas dominante, n'est jamais fortuite et elle peut fournir des informations précieuses.

Les microstructures majeures rencontrées sont :

- Soulèvement de plaques d'origine mécanique
- Grains subangulaires
- Bord arrondis
- Particules adhérentes
- Craquelures de percussion en V
- Fosses profondes
- Cassures linéaires
- Topographie moyenne
- Couverture d'argile
- Couverture de particules adhérentes
- Cassures conchoïdales
- Escaliers linéaires
- Topographie basse
- Rainures droites
- Figures de dissolution
- Dépressions polies
- Pores de dissolution

### ***Indications sur l'origine et le mode de transport des grains***

➤ Parmi les échantillons étudiés, les grains à bords arrondis avec des craquelures de percussion en V accompagnées de rayures linéaires ou courbes, traduisent un milieu aqueux (fluvial, deltaïque ou littoral) (Madhavaraju et al. 2009; Hossain et al. 2014; Gindy et al. 2015; Manickam & Barbaroux, 1987 ; Udayaganesan & al, 2011 ; Mahaney, 2002). En effet, les craquelures de percussion en V sont produites lors de la collision des grains en milieu aqueux. Leur nombre et abondance sont liés à la durée et l'intensité des agitations et impact dans ce milieu aqueux.

➤ Par contre, de nombreux grains prélevés sur Mak 5al présentent des décollements de plaques d'origine mécanique, des dépressions allongées, d'une topographie moyenne ainsi que des fissures arquées et des bords bulbeux qui caractérisent des grains d'origine éolienne (Mahaney, 2002 ; Costa & al, 2012). La présence en plus des précipitations d'origine chimique ainsi que des cassures à bords méandriformes conforte cette origine éolienne (Madhavaraju et al. 2009; Wasel, 2012) : les cassures à bords méandriformes sont générées par la collision entre grains dans un environnement éolien. Les grains possédant une topographie basse proviennent aussi d'un milieu éolien proche du littoral.

➤ Les cassures conchoïdales montrent un environnement aqueux littoral si elles sont associées avec des escaliers linéaires et arquées (Hossain et *al.* 2014). Par contre si des figures de dissolution sont présentes, elles sont associées à un milieu côtier avec aller-retour fréquents entre la zone intertidale et les dunes littorales.

➤ La présence des pores de dissolution sur les grains indique un milieu tropical, sur une zone saturée en silice comme les zones intertidales des plages (Madhavaraju et *al.* 2009, Hossain et *al.* 2014).

➤ Les grains à topographie moyenne indiquent un environnement aqueux à fort pourcentage de débris (Hossain et *al.* 2014.).

#### ***Indications sur l'énergie de l'agent de transport des grains***

➤ Les craquelures en V apparaissent sur la surface des grains quand l'énergie de l'eau est forte car les eaux de faible énergie n'affectent en rien la surface des grains (Mahaney, 2002). Si le milieu est fluvial et deltaïque, les grains sont sujets à une forte énergie. Mais en milieu marin, l'énergie qui affecte les grains est moyenne, entraînant ainsi un dépôt par décantation.

➤ Les grains présentant des soulèvements de plaques d'origine mécanique ont été sujets à des vents de forte vitesse amenant à des énergies d'impacts forts.

➤ Les cassures conchoïdales accompagnées des pores de dissolution profonds (Hossain et *al.* 2014) sont générés par une forte énergie de transport quand les collisions se produisent entre deux grains avec une compression uniforme (Gindy, 2015).

#### ***Indications sur les conditions du milieu***

➤ En milieu marin, les craquelures en V et les rainures droites apparaissent sur les grains qui ont évolué à de faibles profondeurs (Gindy, 2015) donc proche du littoral.

➤ Des conditions alcalines (pH > 9) selon Cojan et Renard (2013), provoquent chez les grains des sédiments siliceux, une solubilité de la silice engendrant des figures de dissolution.

### ***Indications sur le temps impliqué lors de la mise en place des grains***

- Les craquelures en V indiquent un transport prolongé et un recyclage (Madhavaraju et al. 2009, Hossain et al. 2014),
- Les grains à bord bulbeux ne se forment qu'à partir d'une certaine durée en milieu éolien (plus de trois heures dans des conditions expérimentales selon Costa, 2012),
- Les dépressions polies, observées sur la plupart des grains marquent un désordre post-dépôt (autrement dit un remaniement post-dépôt) (Hossain et al. 2014),
- La majorité des grains présente un contour subangulaire et subarrondi. Ceci suggère qu'ils n'ont pas été transportés sur une longue distance (Hossain et al. 2014, Wasel, 2012. La dominance de l'arrondissement des bords suggèrerait un processus commun qui a usé petit à petit chaque grain, dans un même contexte environnemental (Costa et al., 2009).

### ***Indication sur les successions des évènements lors de la mise en place des grains***

Le développement des microstructures d'origine chimique est induit par le niveau du pH qui affecte le grain. Il est dû à un degré d'évaporation élevé accompagné d'une haute concentration en sel ainsi que des conditions arides favorisant l'évaporation des eaux qui emplissent les espaces inter-granulaires : de ceux-ci résulte un pH élevé causant des microstructures chimiques par précipitation (Gindy, 2015 ; Manickam & Barbaroux, 1987)

➤ Les dépôts de silice, s'ils sont présents, sont conservés au-dessus de toutes les autres microstructures et témoignent des derniers évènements ayant affecté les grains (Madhavaraju et al., 2009). Les microstructures d'origine chimique par précipitation, indiquent donc les conditions finales de dépôt des grains (Clocchiatti et al., 1978).

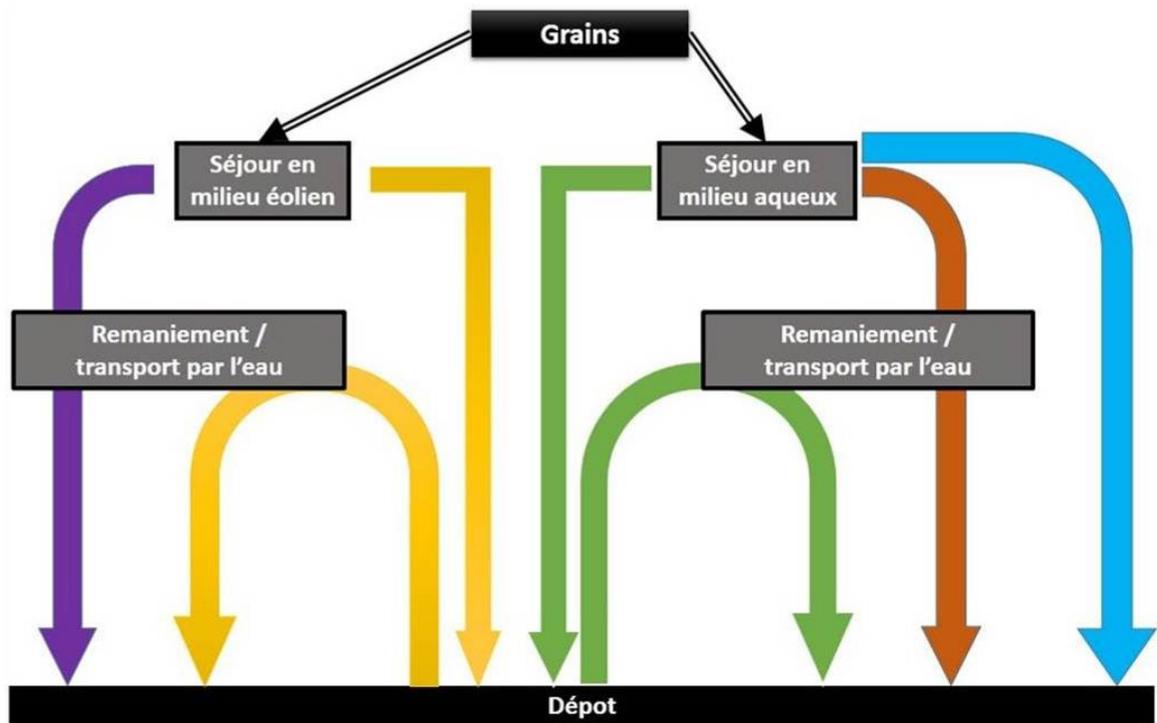
➤ Les grains sont distingués selon deux critères : grains pré- remaniées et grains remaniées. Il est alors possible de les regrouper selon le cours des évènements qui les ont transportés de leur origine jusqu'à leur dépôt final. Il a été observé que pour les 32 grains provenant de Mak5al, 37.50% ont une surface pré- remaniée tandis que 56.25% ont une surface remaniée.

Les grains pré- remaniée sont définis comme des grains dont la surface a subi au moins une deuxième série d'évènements qui ont imprimés des microstructures «fraiches » au-dessus de celles originelles. Ces grains ont donc subi des empreintes et des transports. Les grains remaniés présentent à leur surface une seule série de microstructures ce qui implique une seule série d'évènements qui les ont affectés. Néanmoins, il est aussi à considérer que des microstructures peuvent être effacées par d'autres plus récentes. Il est ainsi plus intéressant de se focaliser sur les grains pré remaniés pour des observations de la succession des évènements avant le dépôt.

### ***Récapitulation de l'histoire des grains***

De premier abord, grâce à l'analyse des images à hautes résolutions de la surface des grains, ces derniers ont pu être regroupés en deux catégories : les grains remaniés et les grains pré remaniés. L'étude des grains pré remaniés a révélé que l'histoire des grains est complexe.

En combinant toutes les microstructures gravées sur les grains de la couche Mak 5a1 de Nosy Makamby et en procédant grain par grain (cf. p.25), ***cinq scénarios (Fig.53, p.77)*** par lesquels les grains ont pu passer avant leur dépôt final sont définis. Ce dernier est marqué par l'adhésion de particules sur la surface du grain et la présence de figures de dissolution et/ou de précipitation de silice.



- Séjour en milieu éolien => remaniement / transport par l'eau => dépôt
- Séjour en milieu éolien => dépôt => remaniement/transport par l'eau => dépôt
- Séjour en milieu aqueux =>dépôt =>remaniement/transport par l'eau =>dépôt
- Séjour en milieu aqueux =>remaniement / transport par l'eau => dépôt
- Séjour en milieu aqueux =>dépôt

**Fig. 53 - Schémas de cinq scenarios de l'histoire des grains de la couche Mak 5a1 (Nosy Makamby)**

D'après la **figure 33** et les données obtenues précédemment, la mise en place du dépôt de Mak 5a1 est relativement de courte durée (dominance des grains à aspect subangulaire et subarrondis) même si les bords arrondis des grains suggèrent un long transport qui pourrait s'expliquer ici par une histoire antérieure des grains avant qu'ils fassent partie de Mak5a1.

La présence des bords bulbeux sur les grains éoliens impliquent une évolution de ces grains dans cet environnement spécifique pendant un temps assez long avant d'être transportés pour former la couche de Mak5a1. La présence d'une dune éolienne à proximité

n'est donc pas à exclure au Miocène. L'importance des vents du large vers les continents ou de fortes tempêtes fréquentes sont deux explications valables de la genèse de ces grains.

L'abondance des craquelures en V accompagnées de rainures droites indiquent un milieu de faible profondeur.

Outre cela, d'après la **figure 53 (p.77)** les grains qui composent la couche Mak 5a1 sont d'origine mixte car ils ont séjourné à l'origine, dans deux milieux différents : éolien et aqueux.

- l'hypothèse la plus probable pour expliquer la formation de la couche Mak 5a1 d'après les données exoscopiques serait qu'une partie des sédiments de Mak 5a1 serait autochtone (**flèche bleue, Fig.53, p.77**) ou provient d'endroit non loin du milieu de dépôt tandis qu'une partie a subi une série de remaniements en milieu aqueux après dépôt (**flèches verte et marron, Fig. Fig.53, p.77**). Ce qui pourrait indiquer un affouillement des sédiments déjà en place. Les grains éoliens sont probablement d'origine continentale, transportés par le vent et ayant subi une série de dépôt-remaniement-dépôt (**flèches jaunes et violette, Fig.53, p.77**). Les grains d'origine aqueuse ont aussi été sujets au même processus.

*En résumé, d'après les études exoscopiques faites sur les grains de quartz, l'explication la plus probable pour expliquer la mise en place de la couche Mak 5a1 est celle d'une tempête qui proviendrait du large et qui a mobilisé et rassemblé des sédiments d'origine diverses en un endroit. Ceci est d'autant conforté par la présence de grains qui présentent des figures en treillage (« lattice shattering ») (cf. Fig.39C, p.56) qui consiste en une destruction du minéral selon sa structure cristallographique et qui s'observent sur les quartz de tempêtes et de Tsunami (Bruzzi & Prone, 2000).*

## **b) Exoscopie des dents de requins**

Il est connu que la conservation d'une partie d'un organisme plutôt qu'une autre est le résultat de l'interaction de la structure de ces parties avec les agents destructeurs auxquels elles sont exposées (Shipman, 1981). Dans le cas des Sélaciens fossiles, le processus concernant la conservation des restes squelettiques peut s'expliquer par la structure même de ces parties dures.

D'après les observations morphoscopiques des dents récoltées au niveau de la couche Mak 5a1 du site 2010-10, quatre classes, selon les catégories d'usure, se démarquent à savoir : *pristines* (intactes), *usées mécaniquement*, *cassées* et enfin ayant des *traces d'altérations chimiques*.

### ***Les dents pristines***

Les soixante-deux (62) dents qui représentent 36% de l'assemblage ne présentent aucun signe visuel d'usure. Ceci montre qu'après être tombées et incorporées parmi les bioclastes, elles n'ont pratiquement pas subi de modifications majeures. Cela est possible seulement si elles proviennent du même lieu que celui de leur dépôt final. Ces dents sont **autochtones**.

### ***Les dents avec usures mécaniques***

Trente (30) dents, soit 18% de l'assemblage, montrent des traces d'usures mécaniques décrites dans le chapitre sur les résultats (**Voir p.51**) *L'arrondi des bords* est la principale structure observée : ceci peut être interprété comme résultant d'un transport prolongé durant un temps donné. Tulu dans sa thèse (Tulu, 2010) a établi une échelle sur la taphonomie des dents de requins en fonction du temps. L'échelle va de 1 à 10 et détaille les différentes étapes d'usures mécaniques observées sur des dents de Sélaciens en fonction du temps passé sous le contrôle des agents de transport (**Annexe p.VIII**).

Les dents à usure mécanique de Mak 5a1 présentent ces différents stades mais celles à surface émoussée dominant le lot avec 14 dents sur 30. Selon l'échelle de Tulu, elles sont classées dans le stade « Standard ». Ceci implique une distance parcourue d'au moins 88 km (Tulu, 2010). Or, un long transport implique une perte quasi-totale des structures angulaires (pointes, crénulations) et un arrondi de la dent. Un remaniement sur place est la cause probable pour expliquer l'usure des dents de Mak5a1. On est en présence d'un phénomène

de parautochthonie (des composants autochtones sont remobilisés mais ne sont pas transportés loin de leur milieu d'origine) (Martin, 1999).

### ***Les dents avec cassures***

Les cinquante et une dents (51) qui présentent des cassures témoignent plutôt de la force des chocs exercés sur elles pendant la mise en place des dépôts que de la distance parcourue qui engendrerait plutôt des arrondis. Ces dents représentent une partie importante de l'assemblage (30%), indiquant ainsi l'importance des forces exercées pendant la mise en place de la couche Mak5al.

### ***Les dents avec usures chimiques***

Vingt-huit dents (28) sur les cent dix récoltées (110) sur Mak 5al montrent des dommages chimiques qui affectent leur surface. Les phénomènes liés à cette attaque de la surface des dents sont intimement liés à leur structure même. Aussi est-il utile de rappeler que les dents des Sélaciens sont composées de fluorapatite ( $\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3\text{F}$ ) présent dans deux types de tissus calcifiés : la dentine qui entoure la pulpe dentaire, et l'enameloïde ou durodentine (équivalent de l'email des dents des Mammifères) qui recouvre la surface externe de la couronne.

L'enameloïde est divisée en deux couches : une couche superficielle appelée « couche brillante » et une couche interne qui consiste en des faisceaux de cristallites. La dentine présente trois sortes de couches : la dentine palliale, l'osteodentine et l'orthodentine.

En coupe et observée sous MEB, une dent de requin est constituée par des couches successives (**Fig.54, p.81**) :

- « la couche brillante » dont la déminéralisation expose des cristallites de fluoroapatite disposés suivant le grand axe de la dent.
- l'enameloïde composée de faisceaux de cristallites qui sont chacun enveloppés dans une matrice organique (collagène, enameline). Ceci leur donne un aspect lisse ou parfois fibreux. Les faisceaux sont disposés de trois façons : radial, longitudinal et axial (Enax et *al.*, 2014)
- La dentine qui se distingue par ses tubules subparallèles (Lübke et *al.*, 2015).

En observant les images des dents de Mak 5al prises sous MEB, différents degrés d'attaque chimique (cf. Fig.54, p.81) sont distingués:

- ❖ des attaques de dissolution superficielles qui affectent la couche brillante sans pourtant la détruire,
- ❖ des attaques de dissolution qui ont eu raison de la couche brillante, cavité de dissolution remplie de sédiment de remplissage,
- ❖ des attaques de dissolution qui fragilisent l'énamelode et laissent apparaître les faisceaux de cristallites.

Selon Lübke et *al.*, (2015), le fluoroapatite est un minéral qui se dissout facilement en milieu acide à  $\text{pH} \leq 5$ . Ceci donne une indication sur les conditions du milieu dans lequel ont séjourné les dents. Par contre, la dissolution n'a pas affecté la dentine chez les spécimens étudiés. Ceci s'explique par le fait que la dentine est moins riche en fluorapatite par rapport à l'énamelode.

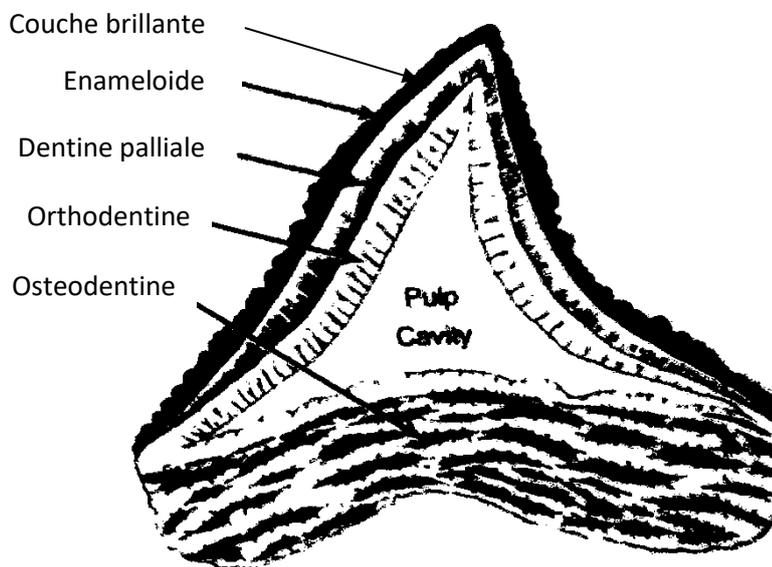
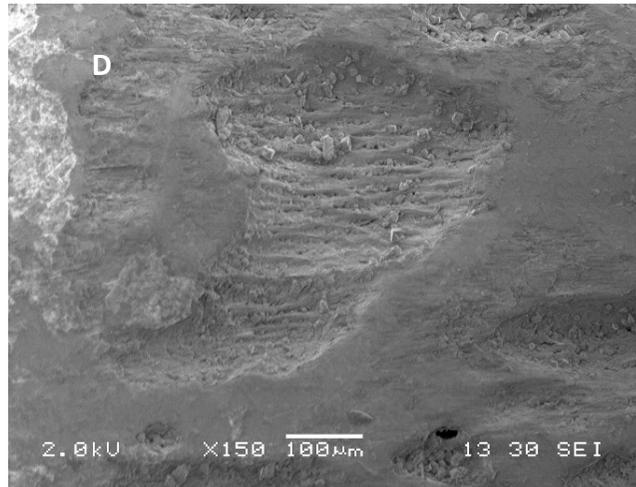
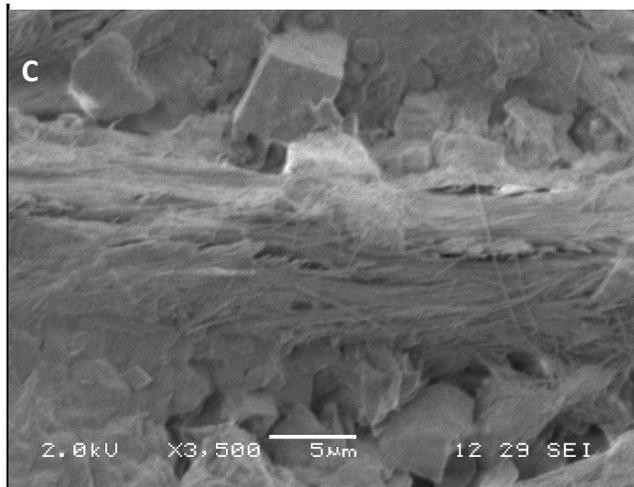
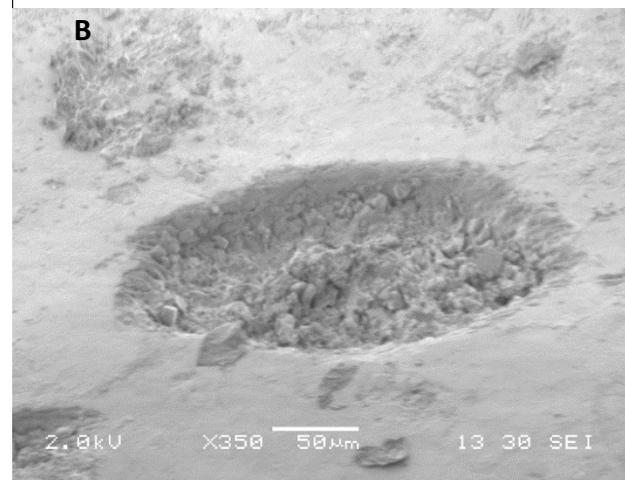
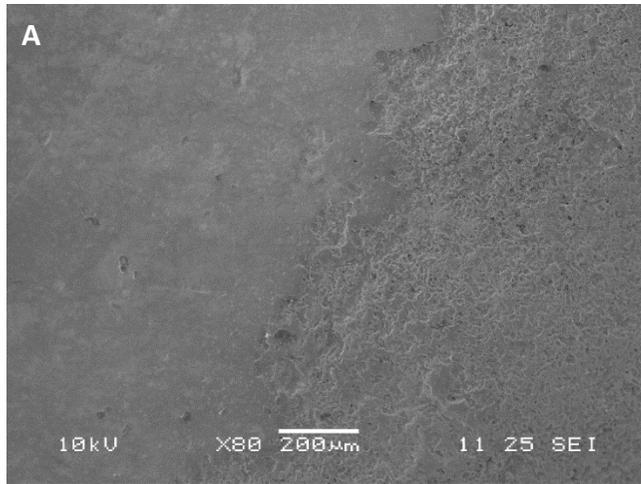


Fig. 54 - Histologie des dents de requins



**Fig. 55 - A) attaque de dissolution superficielle affectant la couche brillante sans la détruire ; B) attaque de dissolution perforant la couche brillante, cavité de dissolution remplie de sédiments de remplissage ; C et D) - attaque de dissolution qui fragilise l'énamoïde et laisse apparaître les faisceaux de cristallites**