

INTRODUCTION

Une partie importante de la surface de la terre est recouverte par les océans. Si les reliefs terrestres sont mis de côté, la planète serait sous 2,6km d'eau salée (Maisey, 1996) qui occuperaient 70% de sa surface. Les océans sont aussi le berceau des premières formes de vie, leur dynamique détermine la répartition et la diversité de la faune et flore marines. De toutes les formes de vie marines, les Poissons sont les plus attachés et dépendants de ce milieu et parmi eux, un groupe très ancien se distingue: les Chondrichthyens*. Les dépôts sédimentaires marins, de tous les âges qui affleurent sur tous les continents ont préservé leurs restes fossilisés. Même éteints, l'histoire de ces êtres sont à jamais liée avec les sédiments déposés et remaniés qui les renferment, enregistrant ainsi leur histoire au cours des temps géologiques.

En premier lieu, d'une part, les Formations sédimentaires marines susceptibles de renfermer des restes de Chondrichthyens fossiles sont abondantes à Madagascar. Pourtant, Priem en 1907, Collignon & Cottreau en 1927, Besairie en 1956 et 1972, Fourmanoir en 1961 sont les seuls à s'intéresser à ce groupe pour le Cénozoïque. L'étude des requins et raies fossiles est aussi quelque peu délicate. Trois principaux faits en sont les causes:

- les matériels d'études sont qualitativement pauvres car les dents, denticules dermiques et corps vertébraux, sont les seules parties de l'animal à être abondamment conservées.
- les études systématiques basées sur les dents isolées sont souvent biaisées car l'hétérodonie* est de mise chez ces animaux.

En second lieu, il est bien connu qu'en Paléontologie, les éléments isolés, usés et fragmentés sont souvent mis à part car sont considérés comme non informatifs et ne renseignent ni sur la biologie de l'animal ni sur son anatomie. De ce fait, ils sont généralement négligés et exclus des études systématiques. Les dents isolées de requins n'échappent pas à cette réalité. Elles sont généralement rencontrées en abondance dans des Formations marines côtières.

C'est en fonction de ces deux observations que le présent travail se fixe comme objectif de :

- répertorier les Elasmobranches du Cénozoïque du Bassin de Mahajanga,

*voir glossaire, p.96

- utiliser une approche taphonomique sur des éléments isolés afin de faire une reconstitution paléoenvironnementale.

Les méthodologies appliquées pour ce travail se basent d'une part sur les études systématiques des requins fossiles du Cénozoïque et d'autre part sur une étude taphonomique en utilisant l'observation à l'échelle microscopique des grains de quartz et de la surface des dents isolées de requins en utilisant les images obtenues par le Microscope Electronique à Balayage. Les sédiments ainsi que les dents de requins et de raies isolées, récoltés sur deux sites d'âge Eocène et Miocène vont servir de matériels de base.

En supposant qu'il soit possible d'identifier et de trouver les relations entre les micro-textures observées sur les grains de sables avec celles observées sur de plus grandes surfaces comme celles sur les dents de requins, ces relations apporteront plus de précisions sur l'interprétation de l'environnement de dépôt.

Ce travail est structuré en trois sections principales consacrées respectivement aux Elasmobranches du Cénozoïque de Madagascar, à l'approche taphonomique à partir de l'exoscopie des dents isolées et des grains de sable, et enfin à la synthèse sur une reconstitution paléoenvironnementale.

Chapitre I - GÉNÉRALITÉS SUR LES ELASMOBRANCHES

Requins, Raies, Chimères appartiennent à la Classe des Chondrichthyens ou poissons cartilagineux, elle-même divisée en deux Sous-classes : les Elasmobranches regroupant tous les requins et raies modernes et les Holocéphales qui comprennent les Chimères (Welton & Farish, 1993).

Les cartilages qui composent le squelette des Elasmobranches sont à base d'hydroxyapatite. Due à sa structure prismatique, la couche d'hydroxyapatite disparaît après la mort de l'animal et le collagène des « os » se putréfie. De ce fait, les dents, denticules qui se désarticulent facilement sont les plus communément fossilisés. Rares sont les restes complets retrouvés de ces animaux fossiles.

C'est à partir de l'identification de dents isolées que les paléontologues définissent le rang taxinomique auquel appartient un Requin donné. Malgré tout, cet élément d'identification systématique n'est pas satisfaisant à cause de la polyphiodontie* à l'intérieur de ce groupe (Whitenack & Gottfried, 2010).

1. ORIGINE DES REQUINS ET RAIES

Les ancêtres des Chondrichthyens ne sont pas connus avec exactitude jusqu'à ce jour mais ils pourraient être des descendants des Placodermes et Acanthodiens du Paléozoïque (Welton & Farish, 1993). Les premiers restes de requins proviennent du Dévonien inférieur d'Espagne, il y a 400 millions d'années (Maisey, 1996) ce qui fait d'eux l'un des clades les plus anciens des Vertébrés. Ils appartiennent à la Classe des Chondrichthyens (**Fig.1 ; p5**) (Frickhinger 1995).

Le fait de ne pas avoir de vrai tissu osseux mais un endosquelette fait de cartilage prismatique calcifié, d'avoir un chondrocranium solide, des écailles placoides, des dents implantées dans une membrane ainsi qu'une série de fentes branchiales et l'absence de vessie natatoire, sont des traits caractéristiques que partagent requins et raies avec d'autres

*voir glossaire, p.96

taxa dans la Classe des Chondrichthyens (Frickhinger, 1995 ; Welton & Farish, 1993).

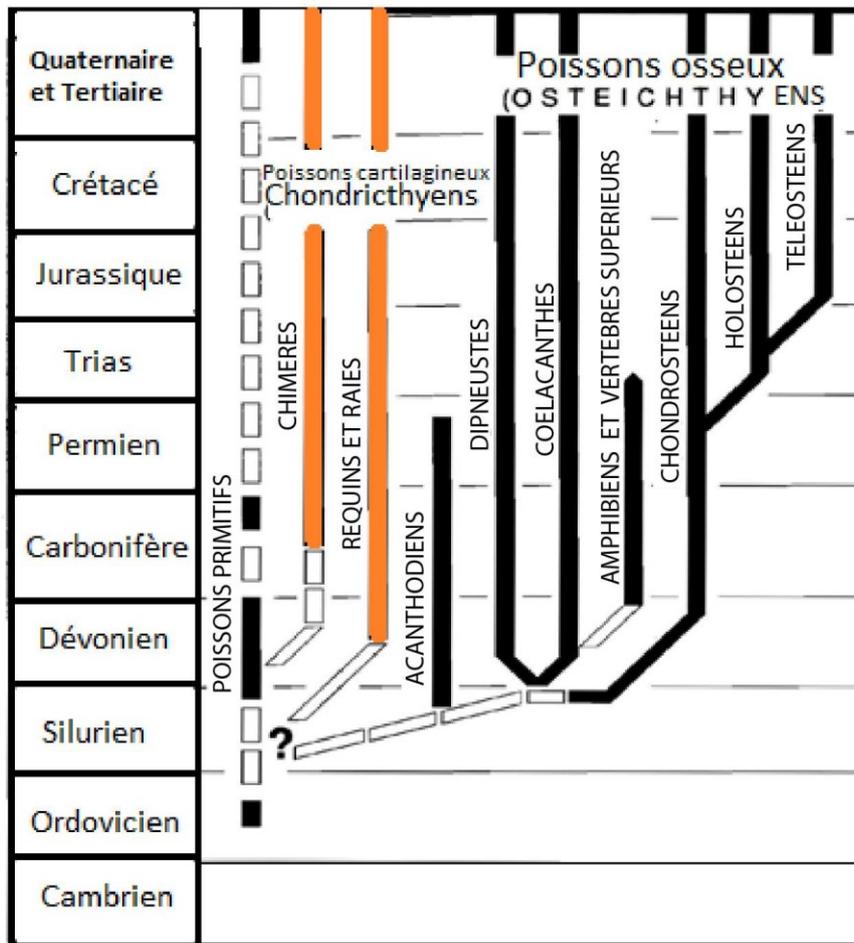


Fig. 1- Arbre phylogénétique des Poissons et des Chondrichthyens (Frickhinger, 1995 ; modifié)

Du point de vue évolutif, les requins sont des animaux primitifs ayant gardé :

- ❖ le cartilage qui constitue leur endosquelette : en effet, l'ossification est considérée comme un caractère évolué et la présence de cartilage un caractère primitif ;
- ❖ la polyphiodontie ou le remplacement continu de leurs dents : les dents des requins sont supposées être des écailles placoïdes (comme ceux qui recouvrent leur corps) qui ont migré vers leur bouche. Quand leurs dents sont usées, elles sont remplacées (McKenzie et al. 2007).

Ils ont connu une évolution lente (bradytélie*) qui leur a permis de perdurer à travers le temps et ils ont développé des caractères adaptatifs qui font d'eux des super-prédateurs, au sommet de la chaîne alimentaire marine.

2. DISTRIBUTION AU COURS DES TEMPS GÉOLOGIQUES

Les Elasmobranches apparurent au Dévonien moyen. Jusqu'à récemment, les plus anciennes traces des requins sont retrouvées dans des sites qui appartenaient au Gondwana. Il a été donc suggéré que les premiers requins viennent de cette ancienne région du globe il y a 400 millions d'années.

Les conditions exceptionnelles du début du Carbonifère (360 à 325 Ma) telles mers peu profondes et chaudes ont été idéales pour les poissons et notamment pour les requins.

Ils ont connu ainsi une brève apogée au Carbonifère inférieur. Ensuite le nombre d'espèces a diminué continuellement jusqu'au Trias inférieur. A partir du Trias moyen, ils ont recommencé à se développer et ont atteint leur apogée au Crétacé supérieur, suivi d'un déclin, puis ils regagnent en force de l'Eocène jusqu'à nos jours.

Par ailleurs, un groupe se démarque : celui des Néosélaciens. C'est un groupe monophylétique* incluant tous les requins et raies actuels. Ce groupe fit son apparition au Trias supérieur, et a connu une rapide diversification au cours du Jurassique et du Crétacé. Tous les groupes actuels existaient déjà vers la fin du Crétacé (Underwood et *al.*, 2011). Ils se distinguent des requins primitifs par la structure de leur peau et leur squelette interne, mais la plus évidente est la présence de vertèbres solides qui sont supposées permettre une grande vitesse pour la nage et une plus grande manœuvre. Les Néosélaciens primitifs survécurent jusqu'à l'Eocène. De nos jours, ils sont représentés par 250 espèces de requins et 350 espèces de raies (Maisey, 1996). La **figure 2 (p.6)** montre la distribution de la Classe des Chondrichtyens au cours du temps.

Trois cent soixante-dix (370) genres de Sélaciens fossiles sont actuellement décrits, basés sur des spécimens incomplets et même seulement grâce à des dents isolées. Les spécimens complets sont très rares (Frickhinger, 1995).

Aujourd'hui, les plus abondants parmi les requins sont les Carcharhiniformes. Ils représentent plus de 50% du nombre total d'espèces recensées, tendance jadis remportée par les Lamniformes lesquels aujourd'hui, sont représentés seulement par cinq pourcent (5%) des espèces (Cuny, 2002). Les requins du Cénozoïque sont les plus proches parents des formes actuelles.

*voir glossaire, p.96

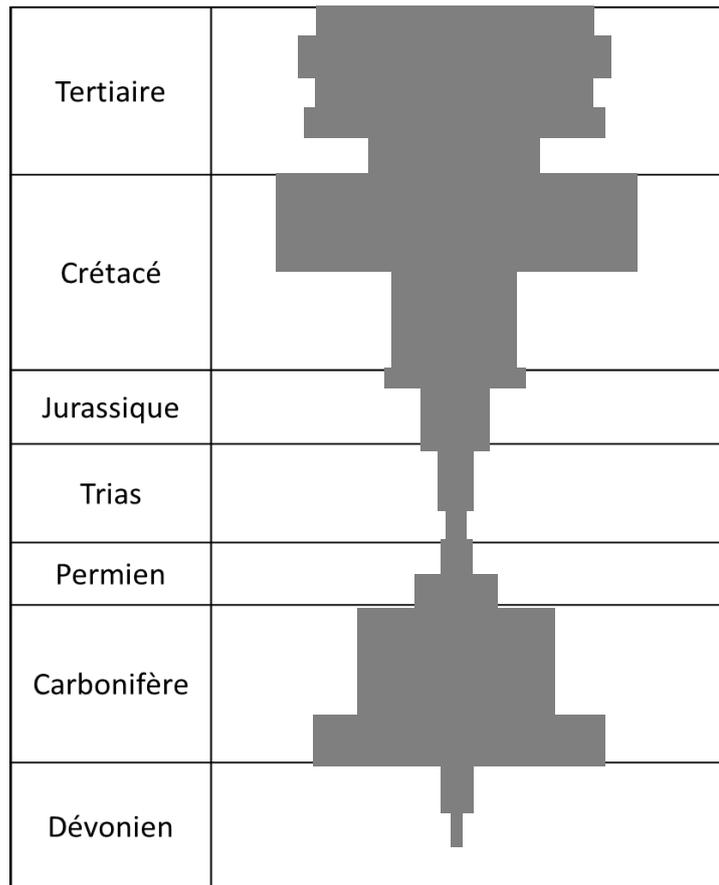


Fig. 2 Distribution générale des Chondrichtyens au cours des temps géologiques (Muller & Frickhinger, modifié)

Remarques

Les mouvements tectoniques, la séparation et le réassemblage des continents durant le Cénozoïque ont provoqué une radiation évolutive de la biodiversité et une modernisation des formes à la fois marines et terrestres. (Case, 1973 ; Mondal et *al.*, 2009). C'est ainsi que les requins ont connu une grande dispersion et ont occupé toutes les provinces faunistiques. L'analyse du mécanisme de leur dispersion suggère un gradient latitudinal de la diversité des chondrichtyens dont le nombre et la diversité semblent diminuer en allant vers les hautes latitudes tandis que les régions subtropicales et tropicales, comme Madagascar, étaient des hot-spots de diversité (Mondal et *al.*, 2009). Une radiation du groupe s'est produite pendant l'Eocène supérieur - Oligocène inférieur (Adnet et *al.*, 2010 ; Rathbone, 2012) et a atteint un nouveau pic pendant le Miocène inférieur, ce qui coïncide avec une transgression marine globale (Vail et *al.*, 1977; Hallam, 1981; Haq et *al.*, 1987). Les Elasmobranches sont alors devenus cosmopolites.

3. LES ELASMOBRANCHES FOSSILES DE MADAGASCAR

Même s'ils sont peu documentés, Madagascar possède des représentants fossiles de Sélaciens. Mis à part des denticules dermiques non identifiables, le premier Requin identifié à Madagascar est le genre *Acrodus* (Famille Hybodontidae) (Thomson, 1982) du Trias de la paléobaie d'Ambilobe. Contenu dans un nodule, MCZ 13432 (Fig.3), ce genre est découvert par le Pr. Bernard KUMMEL. Le nodule renfermait une trace de la mâchoire supérieure et inférieure, des dents, une partie de la mandibule droite, l'hyomandibulaire et une portion de la partie postérieure de la boîte crânienne.

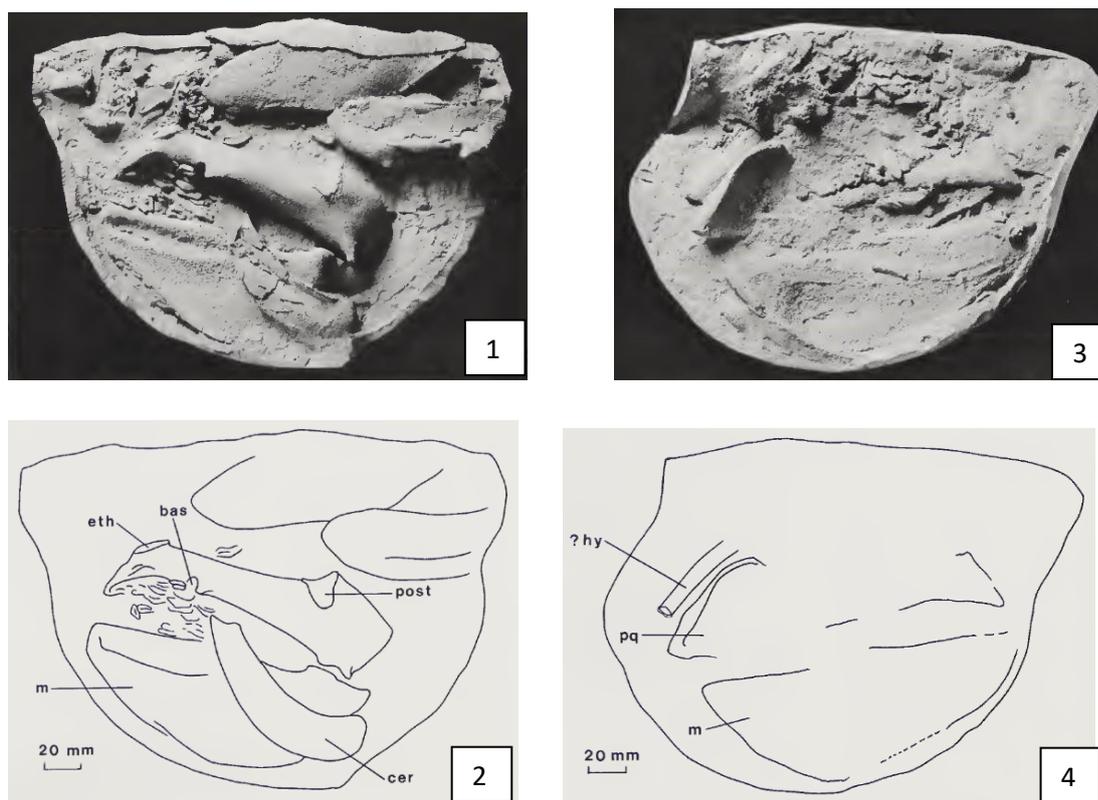


Fig. 3 - *Acrodus* Agassiz (Thomson, 1982 ; modifiée): 1&3 demi nodule montrant la structure crânienne en vue médiale, 2&4 schema traduisant 1&3 (bas= articulation basale, c=condyle, cer=ceratohyal, eth= articulation ethmoïde,

- Peu d'études ont été menées sur les Néosélaciens fossiles du Secondaire à Madagascar. Les travaux de référence sur le sujet sont les articles publiés par Gottfried en 2001 ainsi que le Memoire de DEA de Rabarison (Rabarison, 1996), tous deux concernant les requins du fin Crétacé (Maastrichtien) de Mahajanga (Nord-Ouest de Madagascar). Ces taxa incluent des Batoides (*Parapalaebates*: Rhinobatidae et *Brachyrhizodus*: Mylobatidae) et des requins (*Carcharias*, 2 espèces de *Squalicorax* et de *Cretolamna*, et une seule espèce de *Serratolamna*) (Gottfried et al., 2001 ; Priem, 1907a).

- A la suite des travaux publiés par Besairie en 1956 et 1972 sur les requins cenozoïques du Nord-Ouest de Madagascar, d'autres spécimens ont aussi été récoltés pour l'Eocène (Samonds & Zalmout, 2002) et le Miocène (Fourmanoir, 1961 ; Priem, 1907a; Collignon & Cottreau, 1927 ; Andrianavalona et *al.* 2015).

4. LES REQUINS MALAGASY ACTUELS

Même si les formes fossiles sont à l'honneur dans le présent travail, il est nécessaire de préciser que Madagascar est le sanctuaire de nombreuses espèces vivantes. La faune terrestre et marine de Madagascar est riche en espèces rares et endémiques (Goodman & Benstead, 2003 ; Battistini & Richard-Vindard, 1972 ; Battistini, 1996). Dans le cas des requins et raies actuels de Madagascar, le nombre d'espèces connues dépasse la centaine (Cooke et *al.* 2003).

Beaucoup de pressions s'exercent sur cette faune sélacienne, notamment celle de la pêche abusive, non réglementée et illégale des requins pour leurs ailerons (SSG., 2007 ; Short 2011 ; Hopkins, 2011). Mais des mesures sont actuellement prises afin d'assurer la pérennité de ce groupe (Cooke et *al.*, 2003, SSG 2007). Le gouvernement malagasy en accord avec le Wildlife Conservation Society a créé le premier sanctuaire marin pour les requins de l'Océan Indien et de Madagascar dans la Baie d'Antongil, habitat naturel de 19 espèces de requins (Rabenaivo, 2015). De telles initiatives marquent des avancées prometteuses.