

L'endémisme de Madagascar : démonstration d'une méthode holistique

Par Daniel Aslanian, Romain Pellen, Judith Masters, Fabien Genin, Marina Rabineau, Paul Mazza, Maryline Moulin, Joseph Thompson, Jean-Pierre Suc, Speranta-Maria Popescu, Séverine Fauquette, Bastien Linol, Moctar Doucouré, Thierry Huck, Pierrick Penven, Théo Le Hir & Yurui Zhang.

Les prémices de l'océan Indien sont liées à la cassure du supercontinent Gondwana, il y a à peu près 165 Ma : la partie méridionale du Gondwana, bloc constitué de l'Inde, l'Australie, l'Antarctique et Madagascar, glisse vers le Sud – Sud-Est, par rapport à sa partie ouest, bloc constitué de l'Afrique et l'Amérique du Sud, donnant naissance aux bassins océaniques de

Somalie et du canal du Mozambique. Au Valanginien (135 Ma), à l'occasion d'une réorganisation cinématique globale, ces mouvements s'infléchissent vers le Sud ; dans la partie occidentale, la plaque de Patagonie se sépare de l'Afrique, glisse le long de la zone de fracture d'Agulhas et conduit à l'ouverture du sud de l'océan Atlantique Sud. L'éclatement du bloc oriental du Gondwana se complète durant l'Aptien avec, entre autres, l'arrêt du mouvement de Madagascar par rapport à l'Afrique et le début de la dérive vers le Nord de la plaque Indienne, vers 83 Ma, désormais désolidarisée de Madagascar, de l'Australie et de l'Antarctique.

Ainsi, depuis à peu près 120 Millions d'années, l'île de Madagascar se situe à plus de 450 km des côtes africaines ; sur la majeure partie de son étendue, la profondeur du canal du Mozambique atteint 2000 à 3000 m et les changements eustatiques du niveau de la mer d'une centaine de mètres ne modèrent que très peu ces profondeurs. Or 80% de la faune et de la flore de l'île de Madagascar est endémique.

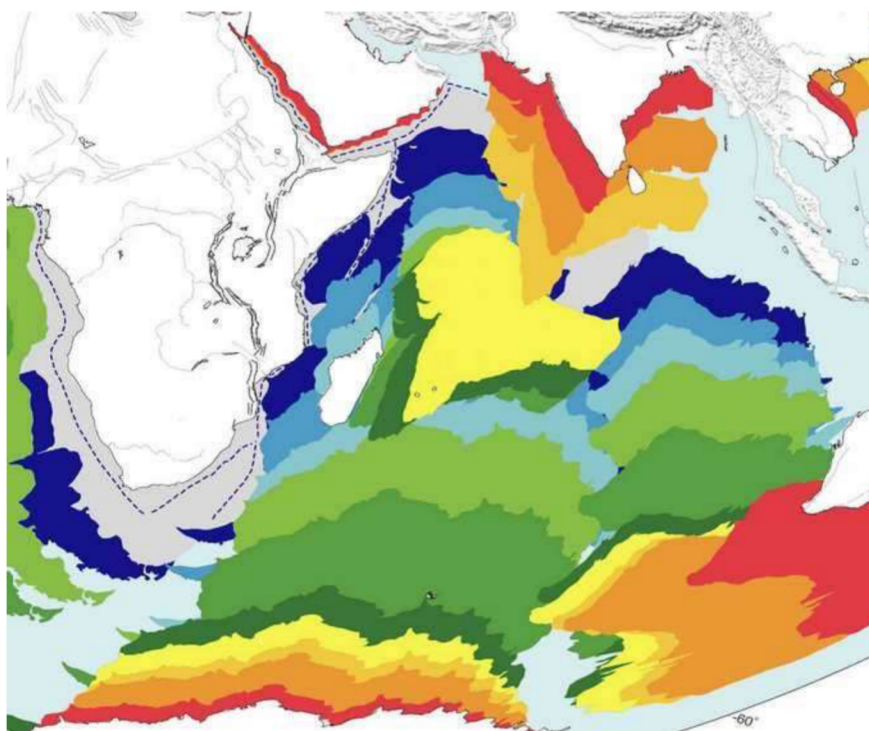


Figure 1 : Cassure et dislocation du Gondwana. Chaque couleur représente la position des plaques à la période correspondante dans l'échelle des temps géologiques. Les mouvements relatifs de chaque plaque sont calculés par rapport à l'Afrique que l'on considère ici fixe. Les reliefs illustrés sur les plaques actuelles (en blanc) sont liés aux mouvements issus de cette dislocation. Projection Hammer-Aitoff

L'étude exhaustive des relations phylogénétiques entre 188 taxons vivants de vertébrés malgaches dessine en effet un scénario complexe d'origines biogéographiques, comprenant 1) des éléments anciens (Crétacé) : avant la fragmentation, Madagascar, connectée de tous côtés au Gondwana, a hébergé une flore et une faune gondwaniennes anciennes ; 2) une

majorité de colons cénozoïques à différentes périodes du Paléocène, de l'Eocène et du Miocène qui ont leurs plus proches parents en Afrique ou en Asie. Les investigations phylogéographiques de la flore malgache montrent des schémas similaires.

La présence d'organismes d'affinité africaine arrivés après 120 Ma, tout comme celle d'organismes à affinités indienne / asiatique arrivés après 83 Ma, sont donc énigmatiques dans ces conditions d'éloignement entre les continents et de profondeur du bassin les séparant : elles sont supposées être les produits d'une dispersion à longue distance. Généralement, ce genre de dispersion, surmontant des barrières marines plus ou moins considérables, est relié aux voies aériennes (vol, transport par le vent) ou marines (nage ou utilisation de radeaux). Dans le cas de la colonisation cénozoïque de Madagascar par des vertébrés en provenance de l'Afrique, les processus envisagés font l'objet de vives controverses : ainsi la nage, problématique pour les hippopotames, l'hibernation (même pour les mammifères ?) et la présence temporaire de gaz dans les viscères pour augmenter la flottaison des animaux traversant plus de 400 km d'océan, le concours de courants océaniques, dont les modélisations numériques montrent des chemins compliqués et dont le parcours dépasse plusieurs mois de cheminement, ou encore le transport sur des « radeaux flottants », arrachés à la terre africaine lors de phases extrêmes de tempête...



Figure 2 : 80% des espèces vivant sur Madagascar sont uniques au Monde. Comment sont-elles arrivées sur l'île ?

Il existe une alternative qui n'a pas été suffisamment prise en compte, à notre avis, c'est la géodispersion, ou l'expansion des aires de répartition de la flore et de la faune en réponse à l'élimination d'une barrière biogéographique antérieure. Pour Madagascar, ce processus implique la présence de connexions terrestres cénozoïques épisodiques entre l'île et l'est de l'Afrique, dont l'élévation et la submersion auraient produit un schéma alternant des périodes de colonisation et de diversification *in situ*.

From: Washed up in Madagascar



Figure 3 : L'hypothèse dite du rafting (Krause, Nature 2010). Dans cette hypothèse, la traversée des plus de 450 km qui séparent l'île de Madagascar de l'Afrique s'effectue sur des radeaux, morceaux de terre et/ou d'arbre arrachés du continent africain lors de fortes (et sporadiques) tempêtes.

Les études géologiques antérieures sur le canal du Mozambique se sont concentrées sur les mouvements horizontaux, qui constituent le cœur de la tectonique des plaques ; les mouvements verticaux – c'est-à-dire la connexion entre les processus profonds (magmatiques) et de surface (subsidence, soulèvements) - ont été largement négligés. Durant le projet PAMELA (*Passive Margins Exploration Laboratories*) mené par Ifremer et Total, 10 campagnes océanographiques ont été conduites (pour un total de 224 jours en mer) entre 2014 et 2017, et trois études géologiques à terre (pour 50 jours terrestres) en 2017 et 2018. Ce projet impliquait des études sédimentaires, tectoniques, cinématiques et paléo-environnementales de l'histoire du canal du Mozambique.

Les résultats obtenus à partir de cette étude intensive et extensive, impliquant plus de 100 chercheurs, présentent une image beaucoup plus complexe et dynamique de la topographie bathymétrique du canal. Nous avons mené une étude transversale de la biogéographie cénozoïque de Madagascar en utilisant ces nouvelles données (Masters et al., 2020 ; Masters et al., sous presse), et nous avons conclu qu'il existe des preuves solides de la présence intermittente d'un pont terrestre au gré de soulèvements liés aux phases cinématiques globale, suggérant que la géodispersion a contribué de manière significative aux biotopes actuels (et récemment éteints) de Madagascar. Les cartes paléo-sédimentologiques (Figure 4) indiquent trois phases de soulèvement régional qui ont permis la connectivité entre l'Afrique et Madagascar au cours du Cénozoïque.

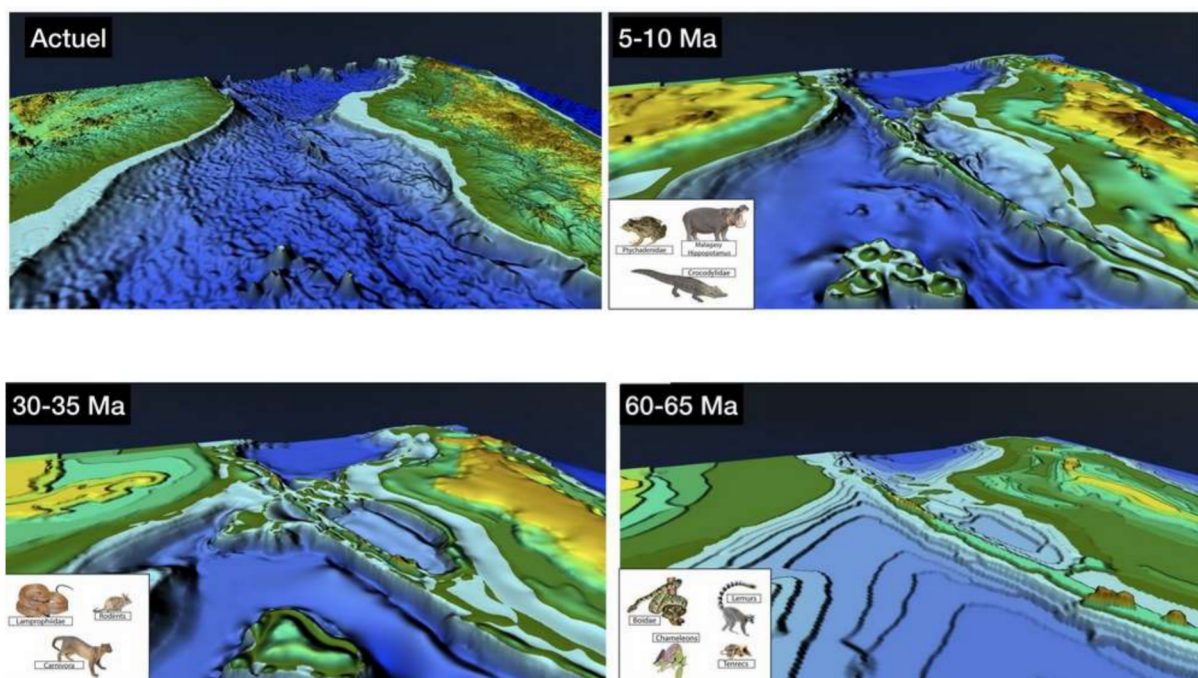


Figure 4 : Vues en relief de la bathymétrie du canal du Mozambique et de la topographie de l'Afrique et de Madagascar à 4 périodes, reconstituées à partir de la compilation des données et des résultats obtenus lors du projet PAMELA. Chaque encadré indique les espèces ayant pu traverser à ces époques (Master et al., 2020 ; Master et al., sous presse)

Paléocène précoce - 66-60 Ma : exposition de la plate-forme Sakalaves, des îles Glorieuses et Juan de Nova, et des hautes terres de Leven-Castor) (Courgeon et al., 2017) ; Eocène tardif - Oligocène précoce - 36-30 Ma : exposition de Bassas da India, et Hall Bank) ; Miocène tardif - 12-5 Ma : crise mondiale à laquelle nous rattachons la Crise messinienne en Méditerranée (Leroux et al., 2018) et origine de l'archipel des Comores ; Actuel.

Crétacé supérieur - Paléocène inférieur (65-60 millions d'années) : soulèvement continental généralisé

Cette période coïncide avec une extinction de masse globale et plusieurs événements magmatiques majeurs, notamment la mise en place des basaltes du Deccan et la collision de l'Inde avec l'Asie, le premier épisode de soulèvement du plateau sud-africain, et le volcanisme dans le canal du Mozambique et à Madagascar. Les études faunistiques basées sur des taxons éteints et existants relient cette période à un renouvellement biotique majeur à Madagascar, coïncidant avec l'extinction de masse mondiale K/P : alors que certains taxons reptiliens anciens (iguanes, tortues de rivière, boas) ont survécu à la catastrophe environnementale, des formes connues uniquement par des fossiles ont succombé. A cette époque, Madagascar et l'Afrique se trouvaient toutes deux à 10 - 15° (1100 - 1650 km) au sud de leur position actuelle. A une latitude aussi élevée, le paysage de Madagascar était probablement dominé par des forêts basses, avec seulement quelques familles d'angiospermes du Crétacé (Proteaceae, Hernandiaceae et Winteraceae). Les deux clades de mammifères les plus anciens, les lémuriens et les tenrecs, se sont probablement dispersés au cours de cette période. Parmi les autres colonisateurs potentiels du Paléogène figurent les familles d'angiospermes (Fabaceae, Meliaceae et Menispermaceae), des poissons d'eau douce (Bedotiidae,

Aplocheilidae, et Cichlidae), des amphibiens (Mantellidae, Microhylidae, et Hyperoliidae), et des reptiles (Chamaeleonidae, Gekkonidae, Gerrhosauridae, et Scincidae).

Le hiatus sédimentaire sur la côte ouest de l'île de Madagascar entre 66 et 60 Ma correspond au hiatus le long de la côte mozambicaine, indiquant une exposition générale des terres côtières des deux côtés du canal, et une exposition subaérienne de la dorsale de Davie, permettant ainsi une première phase cénozoïque de colonisation, puis de diversification *in situ*.

Éocène tardif - Oligocène précoce (36-30 Ma) : corridors marins très peu profonds

La transition Éocène-Oligocène (EOT) est un événement d'extinction bien connu des étudiants en biologie des lémuriers, car elle a provoqué la quasi-extinction des parents éocènes des primates modernes à dents peignées. La dévastation des biotopes du Paléogène lui a valu le surnom de « Grande Coupure » et elle a marqué un changement majeur dans les climats mondiaux, lié à la première apparition d'inlandsis éphémères en Antarctique. L'apparition et la croissance des nappes glaciaires ont bloqué l'eau sur les terres, provoquant une baisse du niveau des mers et exposant les terres côtières. Il s'agit d'une période dynamique pour l'Afrique, qui coïncide avec le début du système de rift est-africain et le deuxième soulèvement du plateau d'Afrique australe (entre 38 et 16 Ma). Elle est également marquée par la deuxième phase de soulèvement de Madagascar et a affecté la physiographie du canal du Mozambique, entraînant la réémergence des plateformes carbonatées sur les rives ouest et est du canal, ainsi que de la dorsale Davie, de l'archipel des Sakalaves et de l'île volcanique Juan de Nova, à l'ouest du Cap Saint-André. D'autres îles isolées (Bassas da India, Europa, Jaguar Bank, Macua, et Paisley) étaient également principalement subaériennes entre 36 et 30 Ma, avant d'être altérées et érodées par l'activité des vagues au cours de l'Oligocène supérieur - Miocène. Si les connexions entre la dorsale Davie, Rovuma et Madagascar n'ont peut-être pas été continues pendant toute cette période, les hiatus entre ces hauts topographiques restaient peu profonds (1-100 m) sur des corridors marins assez courts (< 50 km). Le pont terrestre EOT aurait ainsi permis la colonisation de Madagascar par des carnivores, des rongeurs et la famille endémique des serpents Lamprophidae. La comparaison avec des îles du plateau continental sur la côte est de l'Afrique, comme Zanzibar et Pemba (qui n'ont pas d'éléphant, de girafe ou de lion, mais qui ont des primates, des carnivores et des rongeurs), suggère que ce pont terrestre était probablement dominé par des mangroves qui étaient dispersées dans tout l'océan Indien. D'importantes plantes colonisatrices auraient inclus les Euphorbiaceae et les ancêtres des Didiereaceae, qui forment la matrice du biome des fourrés épineux secs de Madagascar. Aujourd'hui, ce type de végétation est endémique au sud de Madagascar, mais des reliques xérophiles au nord et à l'ouest suggèrent qu'il occupait autrefois toute la région occidentale. Parmi les nombreuses familles de plantes qui ont probablement colonisé Madagascar à cette époque, on trouve les Arecaceae (palmiers) et les Rubiaceae (famille du caféier).

Miocène tardif (12 - 5 Ma) : connexions non continues

Dans la partie nord de la dorsale Davie, au sud des îles Sakalave, le dernier épisode volcanique est daté de 12 Ma, coïncidant avec le dernier soulèvement de Madagascar et l'exposition de la plateforme continentale de Madagascar. Un volcanisme subaérien du Miocène tardif - Pliocène précoce recouvre les plates-formes carbonatées anciennes. L'enneigement des plateformes, et leur mise en place actuelle largement sous le niveau de la mer, correspond à la déformation d'extension, post-tectonique du Pliocène. L'enneigement de la partie sud de la dorsale Davie s'est produit à partir du Miocène moyen, avec l'observation de chenaux profonds partant du bassin de Morondava et atteignant le système turbiditique profond au sud du canal du Mozambique. Cette inondation sud-nord est également attestée par une très faible accumulation sédimentaire (< 100 m) dans le nord du bassin de Morondava, et une accumulation sédimentaire moyenne augmentant de 300 à 800 m sous les principaux débouchés et deltas des rivières dans les parties centrale et méridionale.

Ce troisième pont offrait ainsi une connexion non continue, interrompue par de petits corridors marins peu profonds entre la dorsale de Davie et la partie nord du bassin de Morondava. Deux deltas majeurs se font face à travers le canal du Mozambique, séparés par un vestige étroit de l'ancien pont terrestre. Il est probable que les étroits couloirs marins aient comporté divers tremplins, tels que des récifs peu profonds et de petites îles volcaniques ; cette connexion aurait donc facilité la dispersion des animaux aquatiques (crocodiles, hippopotames et une famille de grenouilles, les Ptychadenidae), mais pas de formes terrestres. La propagation des graminées (Poaceae) s'est limitée aux zones humides, aux forêts et à certains sommets élevés. Les seuls ongulés à les suivre à travers le canal ont été les hippopotames, qui ont ensuite évolué vers des formes naines. Ce dernier pont a été suivi par un enneigement général du canal du Mozambique au cours du Pliocène précoce.

Ces trois périodes reflètent ainsi les trois phases de soulèvements cénozoïques qui ont conduit à la topographie moderne de Madagascar et à une alternance de phase de colonisation et de dispersion expliquant la nature endémique de la faune et de la flore de Madagascar (Master et al., 2020 ; Master et al., sous presse). Elles ont coïncidé avec des épisodes de changements tectoniques et climatiques marqués : un refroidissement global conduisant à des sécheresses à Madagascar et en Afrique subsaharienne, associées à des extinctions massives et à des radiations ultérieures, et des peuplements de bas niveaux marins. Le fait que des conditions similaires aient probablement prévalu de part et d'autre du canal du Mozambique aurait facilité les échanges faunistiques et floraux. Cela suggère également que certains événements de colonisation ont pu se dérouler de Madagascar vers l'Afrique, comme cela a été récemment proposé pour *Croton* spp. (Euphorbiaceae). Ces périodes de brève connexion terrestre (< 5 millions d'années) ont par ailleurs donné lieu à des phases continentales, reflétées dans la chorologie de la végétation malgache par l'harmonisation phylogénétique des flores insulaires et continentales (Genin et al., soumis).

Bibliographie choisie

Courgeon, S., Jorry, S. J., Jouet, G., Camoin, G., BouDagher-Fadel, M. K., Bachèlery, P., Caline, B., Boichard, R., Révillon, S., Thomas, Y., Thereau, E., & Guérin, C. (2017). Impact of tectonic and volcanism on the Neogene evolution of isolated carbonate platforms (S W Indian Ocean). *Sedimentary Geology*, 355, 114–131. <https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2017.04.008>

Génin, F., Mazza, P. P. A., Pellen, R., Rabineau, M., Aslanian, D. and Masters, J. C. Geographic dispersal assisted by co-evolution: the case of Madagascar, *Biological Journal of the Linnean Society*, submitted 10 Jan 2022.

Krause, D. W. (2010). Washed up in Madagascar. *Nature*, 463, 613–614. <https://doi.org/10.1038/463613a>

Masters, J., Génin, F., Zhang, Y., Pellen, R., Huck, T., Mazza, P. P. A., Rabineau, M., Doucoure, M. and Aslanian, D., Biogeographic mechanisms involved in the colonisation of Madagascar by African vertebrates: rifting, rafting and runways, *Journal of Biogeography*, December 2020, 00:1–19. DOI: 10.1111/jbi.14032.

Masters, J., Génin, F., Pellen, R., Mazza, P. P. A., Zhang, Y., Huck, T., Rabineau, M., and Aslanian, D., The Cenozoic Biogeography of Madagascar: A View from the Land Bridges, in *The new natural history of Madagascar*. Princeton, Princeton University Press, Goodman, S. M. (ed.) including 553 figures and 243 tables, 279 contributions from 539 contributors (in press).

Thompson, J., Moulin, M., Aslanian, D., Guillocheau, F., de Clarens, P. (2019). New starting point for the Indian Ocean: Second phase of breakup for the Gondwana. *Earth-Science Reviews*, 191, 26–56. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2019.01.018>

Equipes impliquées

Ce travail de synthèse, conçu par DA et JCM, a débuté en 2017 à l'Université Nelson Mandela, Port Elizabeth, Afrique du Sud, lors de leur première rencontre.

Equipe Géodynamique et sédimentologique, Brest, France : DA est un géologue, géodynamicien, expert en tectonique des plaques à l'IFREMER. MR est une sédimentologue, co-directrice de l'UMR 6538 Geo-Ocean à Brest. MM est géodynamicienne et responsable de l'équipe GIPS à l'UMR 6538. RP est un chercheur postdoctoral qui partage son temps entre la France et l'Afrique du Sud, où il étudie les mouvements de la terre. JT était étudiant en thèse à Ifremer sous la direction de MM et DA, avec un sujet centré sur l'évolution cinématique de l'océan Indien ; il est désormais assistant professeur à l'Univ. d'Accra au Ghana.

Equipe Géodynamique, Port Elizabeth, Afrique du Sud : MD et BL sont chercheurs respectivement en géophysique et tectonique à l'Univ. Nelson Mandela. MD dirige l'institut AEON (Earth Stewardship Science Research Institute).

Equipe Biologiste Afrique du Sud : CM est un biologiste évolutionnaire qui se concentre sur l'évolution des strepsirrhines à l'University of Fort Hare, Alice. FG est un écophysiologiste de l'évolution et un naturaliste de vocation à l'Univ Nelson Mandela, Port Elizabeth.

Equipe Paléontologie Italie : PPAM est un paléontologue vertébré et un taphonomiste spécialisé dans les mammifères insulaires, en particulier les hippopotames, à l'Univ. de Florence.

Equipe courantologie Brest, France : TH est un océanographe physicien spécialisé dans la modélisation océanique à grande échelle et a encadré YZ, paléo-océanographe et paléo-climatologue, pendant son postdoctorat au Laboratoire d'Océanographie Physique et Spatiale (LOPS, UMR 6523) ; elle est désormais assistante professeure à la Xiamen University, China. PP est un directeur de recherche spécialisé en modélisation numérique de la dynamique océanique régionale au LOPS ; il encadre, avec TH, TLH qui effectue actuellement son master sur l'impact du pont continental sur la formation des tourbillons le long de la côte du Mozambique.

Equipe Palynologie, France : JPS et SP sont palynologistes rattachés respectivement à l'Institut des Sciences de la Terre de Paris (ISTEP), UMR 7193, et à GeoBioStratData (Rillieux la Pape), et sont actuellement en charge de l'analyse des pollens de part et d'autre de l'île de Madagascar. SF est une paléobiologiste (Institut des Sciences de l'Evolution, UMR 5554 Montpellier) spécialisée dans la quantification paléoclimatique des flores polliniques.



Société Géologique
de France
Société savante
Reconnue d'utilité
publique, 3 avril 1832
Siège : 77, rue C.
Bernard, 75005 Paris,
France.

Pangea Infos a pour objectifs de favoriser le partage d'informations, de connaissances et de savoir-faire dans le domaine des géosciences au sein de la communauté des géologues actifs sur le continent africain et de promouvoir les métiers des géosciences en Afrique.

Lettre électronique d'information éditée par la Société Géologique de France

Directeur de la publication : François Baudin, Président de la SGF

Rédacteur en chef : Jean-Jacques Jarrige

Comité de rédaction : Fehmi Belghouti, Jean-Jacques Biteau, Florent Boudzoumou, Mohamadou Bachir Diouf, Pierre Giresse, Emmanuel Kouadio, Abderamane Ousmane Moussa, Kader Ouali Mehadi, Mathieu Schuster, Jacques Varet, Michel Villeneuve, Amina Wafik.

Ont participé également à cette lettre : Daniel Aslanian, Romain Pellen, Judith Masters, Fabien Genin, Marina Rabineau, Paul Mazza, Maryline Moulin, Joseph Thompson, Jean-Pierre Suc, Speranta-Maria Popescu, Séverine Fauquette, Bastien Linol, Moctar Doucoure, Thierry Huck, Pierrick Penven, Théo Le Hir & Yurui Zhang.

Crédit photo : Aurélien Eglinger

Afin d'améliorer la qualité de la lettre **Pangea Infos**, faites-nous part de vos suggestions et commentaires à l'adresse

pangea@geosoc.fr

Pour enrichir son contenu, faites nous parvenir des contributions (informations, événements, compte - rendus, publications, résumés de thèses, photos ...)

Pour intégrer ou vous retirez de la liste de diffusion de la Lettre, deux solutions : accédez directement en ligne sur

<https://www.geosoc.fr/international-sgf.html> ou faites la demande sur pangea@geosoc.fr

Voir aussi "Geosciences in West Africa and Maghreb":

<https://us15.campaign-archive.com/?u=71d06ba06f2ce9ae2196cca8a&id=114f897f52>