



HAL
open science

Analyse multi-proxy de deux carottes sédimentaires de la montagne d'Ambre (nord de Madagascar)

Sylvie Rouland

► **To cite this version:**

Sylvie Rouland. Analyse multi-proxy de deux carottes sédimentaires de la montagne d'Ambre (nord de Madagascar). Sciences du Vivant [q-bio]. 2021. hal-03464663

HAL Id: hal-03464663

<https://ephe.hal.science/hal-03464663>

Submitted on 3 Dec 2021

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

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



École Pratique
des Hautes Études



MINISTÈRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPÉRIEUR ET DE LA RECHERCHE

ÉCOLE PRATIQUE DES HAUTES ÉTUDES

Sciences de la Vie et de la Terre

MÉMOIRE

Présenté par :

ROULAND SYLVIE

pour l'obtention du Diplôme de l'École Pratique des Hautes Études - PSL
« Analyse multi-proxy de deux carottes sédimentaires de la montagne d'Ambre
(nord de Madagascar) ».

soutenu le 5 Juillet 2021 devant le jury suivant :

Stéphanie Desprat (MCF EPHE, EPOC, Bordeaux) – **Présidente**

Laurent Bremond (MCF EPHE, ISEM, Montpellier) – **Tuteur scientifique**

Vincent Montade (CR CNRS, ISEM, Montpellier) – **Co-tuteur scientifique**

Françoise Trousse (MCF EPHE, MMDN, Montpellier) – **Tutrice pédagogique**

Dominique Strasberg (Pr. Université de La Réunion) – **Rapporteur**

Séverine Fauquette (CR CNRS, ISEM, Montpellier) – **Examinatrice**

Elysée Rasoamanana (Enseignante, Université d'Antananarivo) – **Examinatrice**

Mémoire préparé sous la direction de :

Laurent Bremond

Equipe : Paléo-écosystèmes, climat, sociétés, ISEM, UMR 5554

Directeur : Charly Favier (CR, CNRS)

GRET : Dynamique des environnements Naturels et Anthropisés (DENA)

Et de :

Françoise Trousse

Mécanismes Moléculaires dans les Démences Neurodégénératives, INSERM U1198

Directeur : Tanguy Maurice (DR, CNRS)

GRET : Approche Translationnelle des Maladies Neurodégénératives (TRANS-NEURO)



École Pratique
des Hautes Études



ÉCOLE PRATIQUE DES HAUTES ÉTUDES - PSL
SCIENCES DE LA VIE ET DE LA TERRE

« Analyse multi-proxy de deux carottes sédimentaires de la montagne d'Ambre (nord de Madagascar) »

ROULAND SYLVIE

5 Juillet 2021

RÉSUMÉ : Situé dans l'Océan Indien à 400 km de l'Afrique, Madagascar est une île qui abrite une faune et une flore unique avec des taux d'endémisme extraordinaire, mais qui fait également partie des endroits où la biodiversité est la plus menacée au monde. Au cours des dernières décennies, les activités humaines ont fortement impacté les écosystèmes naturels comme dans de nombreuses régions sur la planète. Les études sur les changements environnementaux passés à Madagascar liées aux variations climatiques mais aussi aux impacts humains sont peu nombreuses, en particulier dans l'extrême nord de l'île. L'arrivée des premiers humains est un sujet controversé ainsi que leurs impacts sur l'environnement. Ce travail vise à identifier et qualifier l'impact des feux par les premiers humains sur les écosystèmes naturels malgaches. Dans ce contexte, nous nous sommes concentrés sur la fin de l'Holocène où des preuves archéologiques ont permis de situer le début d'activités humaines pérennes vers 1300 ans BP dans le nord de Madagascar. Cette étude a été réalisée à partir de deux séquences sédimentaires lacustres prélevées dans le massif de la montagne d'Ambre dans l'extrême nord de l'île. La séquence sédimentaire du lac Maudit couvre les 25 derniers milliers d'années alors que le lac Mahasarika uniquement les 4000 dernières années. Tous deux sont encore entourés de la forêt humide du massif d'Ambre. Ce travail a été d'analyser plusieurs proxies paléoécologiques piégés dans les sédiments tels que les phytolithes, les diatomées, les micro-charbons et les grains de pollen. Ce sont les deux derniers proxies permettant de reconstruire l'activité des feux et de la dynamique de la végétation, qui ont donné les meilleurs résultats. Les données obtenues ont permis de mettre en évidence un changement important de la végétation des zones de plaines proche de la côte à partir de 1250 ans BP associé à une augmentation significative des feux. Nous discutons ces changements vis-à-vis de l'impact anthropique et d'une forte sécheresse enregistrée régionalement à la même époque. Par ailleurs, les deux lacs n'enregistrent pas exactement de la même façon les dépôts des charbons sédimentaires. Nos analyses suggèrent que ceci est essentiellement dû à localisation des lacs au sein du massif d'Ambre vis-à-vis de la source d'émission de particules. Ainsi, il semble que les humains soient la principale cause de la modification de la végétation il y a 1250 ans mais que le climat pourrait avoir amplifié l'impact des feux en la faisant basculer vers un écosystème principalement herbacé, comme il l'est actuellement. Pour vérifier cette hypothèse il nous faudrait étudier un lac actuellement en milieu ouvert pour mieux qualifier les changements de végétations à cette période.

Mots-clés : paléoécologie, sédiment, micro-charbons, pollen, végétation, impact anthropique, climat, Madagascar.

*« Pour ce qui est de l'avenir, il ne s'agit pas de le prévoir,
mais de le rendre possible »*

Antoine de Saint-Exupéry

Remerciements

Je souhaite remercier toutes les personnes qui ont permis l'aboutissement de ce travail.

En tout premier lieu, je tiens à remercier chaleureusement Christelle Hély-Alleaume et Laurent Bremond, ils m'ont accueillie dans leur équipe bien que je n'aie aucune connaissance et compétence en paléoécologie. Cette nouvelle orientation m'a permis de rebondir professionnellement.

Merci à Stéphanie Desprat, d'avoir accepté d'être présidente du jury et aux autres membres du jury d'évaluer mon travail.

Merci à Laurent Bremond d'être mon tuteur scientifique et de m'avoir proposé ce sujet dont la géographie fait un lien avec mon activité précédente. Je suis impatiente de voir des microcèbes dans leur milieu naturel ! Merci pour la patience et la gentillesse dont tu as fait preuve tout au long de la rédaction de ce mémoire.

Merci Françoise, ma tutrice pédagogique d'avoir été présente et de m'avoir soutenue tout au long de cette aventure, notamment dans les moments les plus compliqués.

Merci à Vincent Montade qui a participé en tant que co-tuteur scientifique à la réalisation de ce diplôme et qui me forme à la palynologie tropicale, c'est un vrai plaisir de travailler avec toi.

Un énorme merci à Sandrine Canal, ma collègue de l'EPHE et de bureau qui m'a initiée et formée à ces nouveaux outils de travail, tu as fait preuve de bienveillance et tu as toujours été disponible.

Un grand merci également à Serge Muller qui m'a initié à l'utilisation du microscope et l'observation des grains de pollen.

Une pensée spéciale à Sarah et Séverine qui me motivent chaque fois que j'ai la flemme de faire du sport !

Merci à tous les membres de l'équipe et du département dont Sandrine, Sarah, Bertrand, Isabel, Thierry, Laurent et Benoît, qui m'ont chaleureusement accueillie et avec qui nous partageons des cafés et des repas sous le signe de la bonne humeur !!! Je n'oublie pas les autres membres du département qui sont dispersés dans les autres étages ou bâtiment avec qui c'est tout aussi agréable de partager des moments de vie bien que malheureusement moins fréquent.

Enfin, je tiens à remercier Thelma, ma famille et mes amis qui m'ont soutenu tout au long de cette aventure. Christelle, Gaëlle, Emeline, Valentine, Elodie et Chantal pour avoir été présentes pendant cette période compliquée avant de rejoindre l'ISEM et après aussi bien sûr !

Table des matières

Lexique	8
Liste des figures	10
Liste des tableaux	12
1. Introduction	14
2. Matériels et méthodes	27
2.1. Région d'étude	27
2.2. Site d'étude	29
2.3. Prélèvement/Site d'échantillonnage	32
2.4. Datation des sédiments	35
2.5. Modèles d'âge	36
2.6. Échantillonnage et analyse des micro-charbons	38
2.7. Protocole d'extraction des diatomées	39
2.8. Protocole d'extraction des phytolithes	42
2.9. Protocole d'extraction des grains de pollen	45
3. Résultats	48
3.1 Lac Maudit	48
3.1.1 Le signal des charbons sédimentaires	48
3.1.2 Analyse pollinique	49
3.1.3. Enregistrement des phytolithes et diatomées	52
3.2 Lac Mahasarika	53
3.2.1 Le signal des charbons sédimentaires	53
3.2.2 Analyse pollinique	55
3.3 Comparaison des bioindicateurs dans le lac Maudit et le lac Mahasarika	58
3.3.1 Signal des charbons sédimentaires et des Poaceae	58
3.3.2 Analyse entre site pour chaque indicateur.....	61

3.3.3 Synthèse de l'évolution comparée des charbons et Poaceae entre le lac Maudit et le lac Mahasarika	64
4. Discussion.....	65
4.1. Absence de bioindicateurs.....	65
4.2. Evolution des bioindicateurs au cours de la période pré-anthropique	67
4.2.1. Enregistrement des feux.....	67
4.2.2. Dynamique de la végétation.....	67
4.3 Evolution des bioindicateurs après 1250 ans BP	68
4.3.1 La dynamique des feux	68
4.3.2 Dynamique de végétation.....	71
4.4 Quels sont les facteurs liés aux changements environnementaux du Nord de Madagascar ?	73
4.4.1 Le rôle du climat.....	73
4.4.2 Premiers impacts humains sur l'environnement à Madagascar	74
5. Conclusion et perspectives.....	78
6. Bibliographie.....	82
7. Annexes.....	90
Annexe 1	90
Séquence sédimentaire du lac Maudit.....	90
Annexe 2	95
Echantillonnage pour les bioindicateurs	95
Annexe 3	96
Planche de diatomées d'eau douce, Manguin, E. (1949). MNHN	96
Annexe 4	97
Poster présenté aux journées « Climat et Impacts », Orsay, 29-30 novembre 2018	98
Annexe 5	98
Article en révision.....	98

Lexique

Anthropique : due à l'homme.

Before Present (BP) : avant le présent, le présent étant fixé à 1950.

Biome : ensemble d'écosystèmes caractéristiques d'une aire biogéographique et nommé à partir de la végétation et des espèces animales qui y prédominent et y sont adaptées.

Dernier maximum glaciaire : période de refroidissement global qui débute, il y a 110 000 ans et se termine il y a environ 10 000 ans.

Dessiccation : élimination de l'humidité dans l'air.

Diatomé : végétal unicellulaire appartenant à un groupe d'algues brunes, microscopiques, vivant dans les eaux douces ou salées, et pourvues d'une enveloppe siliceuse.

Dicotylédone : les plantes *dicotylédones* appartiennent aux plantes angiospermes, c'est-à-dire les plantes à fleurs.

Ecosystème : ensemble formé par une communauté d'êtres vivants en interrelation avec son environnement.

Endémisme : caractérise la présence naturelle d'un groupe biologique exclusivement dans une région géographique délimitée.

Epiphyte : ce sont des organismes qui poussent en se servant d'autres plantes comme support. Il ne s'agit pas de parasites car ils ne prélèvent rien au détriment de leur hôte.

Holocène : nom de l'ère géologique qui représente les 11 700 dernières années.

Indigène : une plante indigène pousse spontanément dans une région donnée sans l'intervention de l'homme, elle est originaire du pays où elle se trouve.

Isotope : ce sont les différents types d'atomes d'un même élément qui se distinguent seulement par leur nombre de neutrons.

Mésique : un habitat mésique est un habitat à l'humidité moyenne.

Miocène : période marquée par des changements climatiques et écologiques importants, s'étend de 24 à 5 millions d'années.

Oligotrophe : un milieu oligotrophe est particulièrement pauvre en éléments nutritifs.

Ombrophile : se dit de la forêt des régions très pluvieuses, dans les zones équatoriales et tropicale humides.

Ombrotrophique : relatif aux plantes qui tirent leur nourriture de la pluie et des poussières ou des pollen atmosphériques.

Palynologie : domaine qui étudie les grains de pollen et les spores, qu'ils soient actuels ou fossiles.

Période Humide Africaine : période climatique en Afrique à la fin des époques géologiques du Pléistocène et de l'Holocène, lorsque l'Afrique du Nord était plus humide qu'aujourd'hui.

Plantes C3 : assimilation du carbone du CO₂ par un composé à 3 atomes de carbone. Les plantes C3 vivent dans un environnement suffisamment riche en eau.

Plantes C4 : elles sont plus récentes (30 millions d'années), modification de la voie métabolique C3 en C4 avec la formation d'un composé à 4 atomes de carbone, cette modification est due à la raréfaction du CO₂.

Phytolithes : formes variées de concrétion de silice trouvées dans des plantes ou des restes de plantes, éventuellement fossiles.

Pléistocène : époque géologique qui s'étend de 2.58 millions d'années à 11 700 ans avant le présent, elle est caractérisée entre autres par la présence de l'homme.

Poaceae : autrefois appelée graminée, c'est une famille cosmopolite qui présente un intérêt économique majeur, assurant une grande partie de la nourriture de l'humanité. On y regroupe près de 12 000 espèces en plus de 700 genres et on y trouve la plupart des espèces de plantes qu'on appelle communément « herbes », mais pas seulement, les bambous par exemple sont aussi des Poacées.

Quaternaire : période qui est divisée en deux périodes géologiques, le Pléistocène et l'Holocène. Elle est caractérisée par le retour des glaciations, elle a débuté il y a 2.58 millions d'années.

Sédiment : c'est un dépôt meuble laissé par les eaux, le vent et les autres phénomènes d'érosion, et qui, selon son origine, peut être fluviatile, glaciaire, lacustre ou marin. Il se compose donc de particules qui ont été emportées par l'érosion, et qui se déposent en strates successives par gravité.

Sempervirente : se dit d'une plante qui garde ses feuilles tout au long de l'année.

Silice : c'est la forme naturelle du dioxyde de silicium qui entre dans la composition de nombreux minéraux. La silice existe à l'état libre sous différentes formes cristallines ou amorphes, et combinée à d'autres oxydes dans les silicates.

Spéciation : processus évolutif par lequel de nouvelles espèces vivantes se forment à partir d'ancêtres communs. Les espèces s'individualisent à partir de populations appartenant à une espèce d'origine.

Spéléothème : appelé plus couramment concrétion, ce sont des dépôts minéraux précipités dans une cavité naturelle souterraine (grotte, gouffre).

Taxon : c'est une entité conceptuelle qui est censée regrouper tous les organismes vivants possédant en commun certains caractères taxinomiques ou diagnostiques bien définis. L'espèce constitue le taxon de base de la classification systématique.

Tourbière : c'est une zone humide caractérisée par la présence de sphaignes, ces mousses en mourant s'accumulent progressivement pour former de la tourbe, un sol caractérisé par sa très forte teneur en matière organique, peu ou pas décomposée, d'origine végétale.

Xérophile : les plantes *xérophiles* sont des végétaux qui tolèrent des environnements extrêmement secs.

Liste des figures

FIGURE 1. CARTE GEOGRAPHIQUE DE L'AFRIQUE.....	17
FIGURE 2.A. MASSIF DE LA MONTAGNE D'AMBRE.....	18
2.B. FORET DE MONTAGNE, MASSIF D'AMBRE.....	18
FIGURE 3. PERIODE GEOLOGIQUE INDIQUEE DANS LE TEXTE.....	21
FIGURE 4. CARTE DU RELIEF DE MADAGASCAR.....	22
FIGURE 5. CARTE PHYTOGEOGRAPHIQUE ET CLIMATIQUE.....	29
FIGURE 6.A. PARC DE LA MONTAGNE D'AMBRE	31
6.B. CANARIUM MADAGASCARIENSIS.....	31
6.C. MICROCEBUS MURINUS.....	31
6.D. STATION DES ROUSSETTES.....	32
FIGURE 7.A. NORD DE MADAGASCAR/CAPTURE D'ECRAN GOOGLE EARTH.....	33
7.B. MONTAGNE D'AMBRE / SITES D'ECHANTILLONNAGE	33
FIGURE 8.A. LAC MAUDIT.....	33
8B. LAC MAHASARIKA.....	34
FIGURE 9. TECHNIQUE DE PRELEVEMENT DES SEQUENCES SEDIMENTAIRE.....	35
FIGURE 10. A. PRELEVEMENT D'UNE SEQUENCE SEDIMENTAIRE.....	34
10.B. SEQUENCE SEDIMENTAIRE.....	36
FIGURE 11. MODELE AGE-PROFONDEUR REALISE A PARTIR DES SEQUENCES SEDIMENTAIRES DU LAC MAUDIT.....	38
FIGURE 12. MODELE AGE-PROFONDEUR REALISE A PARTIR DES SEQUENCES SEDIMENTAIRES DU LAC MAHASARIKA.....	39
FIGURE 13.A. DECOUPE D'UNE CAROTTE SEDIMENTAIRE.....	39
13.B. EMPORTE-PIECE DE 1CM ³	39
13.C. TRANCHE DE 1CM D'EPAISSEUR.....	39
FIGURE 14.A. TAMIS 0.160 μM.....	40
14.B. CAPTURE D'ECRAN WINSEEDLE™ DE MICRO-CHARBONS	40
FIGURE 15. DIATOMEES, GROSSISSEMENT 400	42
FIGURE 16.A. OXYDATION A H ² O ² SUR BAIN DE SABLE.....	43
16.B. OXYDATION DE Fe ³⁺ EN Fe ²⁺	42
FIGURE 17. MORPHOTYPES DE PHYTOLITHES PROVENANT DE LACS AFRICAINS (ALEMAN ET AL., 2014).	45
FIGURE 18.A. TAMISAGE DES ECHANTILLONS.....	46

18.B. TRAITEMENT A L'ACIDE FLUORHYDRIQUE.....	46
FIGURE 19. PHOTOS DE TAXONS MALGACHES REALISEES AU MICROSCOPE, GROSSISSEMENT 100.	47
FIGURE 20. INFLUX DES CHARBONS DU LAC MAUDIT DE 25 000 A -100 ANS BP.....	49
FIGURE 21. DISTRIBUTION DU W/L DES CHARBONS DU LAC MAUDIT DE 25 000 A 0 ANS BP... ..	50
FIGURE 22. DIAGRAMME POLLINIQUE DU LAC MAUDIT DE 22 000 A 0 ANS BP.	51
FIGURE 23. PHOTOS DE DIATOMES DU LAC MAUDIT REALISEES AU MICROSCOPE, GROSSISSEMENT 100.....	54
FIGURE 24. INFLUX DES CHARBONS POUR LE LAC MAHASARIKA DE 4000 A -100 ANS BP.....	55
FIGURE 25. DISTRIBUTION DU W/L DES CHARBONS DU LAC MAHASARIKA DE 4000 A 0 ANS BP.	56
FIGURE 26. DIAGRAMME POLLINIQUE DU LAC MAHASARIKA DE 4000 A 0 ANS BP.....	57
FIGURE 27. COURBES COMPARATIVES DES POACEAE (%) DU LAC MAHASARIKA DE 2500 A -100 ANS BP.....	58
FIGURE 28. EVOLUTION DES CHARBONS (NB-CM ² -AN) ET DES POACEAE (%) DU LAC MAUDIT DE 2500 A - 100 ANS BP.....	59
FIGURE 29. EVOLUTION DES CHARBONS (NB-CM ² -AN) ET DES POACEAE (%) DU LAC MAHASARIKA DE 2500 A - 100 ANS BP.....	60
FIGURE 30. INFLUX DES CHARBONS POUR LE LAC MAUDIT ET LE LAC MAHASARIKA DE 2500 A - 100 ANS BP.....	61
FIGURE 31. DISTRIBUTION DE LA SURFACE MOYENNE DES MICRO-CHARBONS POUR CHAQUE LAC.	62
FIGURE 32. COURBES COMPARATIVES DU % DE POACEAE ENREGISTREES DANS CHAQUE LAC DE 2500 A 0 ANS BP	63

Liste des tableaux

TABLEAU 1 : LAC MAUDIT	37
TABLEAU 2: LAC MAHASARIKA	37
TABLEAU 3: PRESENCE OU ABSENCE DE PHYTOLITHES EN FONCTION DE LA PROFONDEUR DES ECHANTILLONS....	52
TABLEAU 4: PRESENCE OU ABSENCE DE DIATOMEES EN FONCTION DE LA PROFONDEUR DES ECHANTILLONS.....	53

1. Introduction

Au sein des écosystèmes forestiers, se trouvent les forêts tropicales qui sont situées entre les tropiques du Cancer et du Capricorne. La dynamique de ces forêts dépend d'un grand nombre de processus et de facteurs liés au temps et à des espaces divers (p.ex. Ter Steege & al., 2000, 2006). La diversité ainsi que la dynamique des populations végétales qui composent les forêts tropicales sont liées aux changements environnementaux d'origines naturelles ou anthropiques (changement climatique, incendie, exploitation forestière), ces perturbations modifient la composition des forêts (Pascal, 2003). Les processus de régénération de ces écosystèmes dépendent de la fréquence, de l'intensité et aussi de la nature des changements environnementaux. Afin que ces biomes puissent retrouver un état proche de l'initial, ils doivent passer par plusieurs phases intermédiaires au cours d'une longue période de temps. Une étude combinant des données expérimentales actuelles et historiques montre que la régénération des forêts tropicales humides à un état proche de l'état initial dure entre 20 et 200 ans (p.ex. Saldarriaga & al., 1988 ; Peña-Claros, 2003 ; Cole & al., 2012). La synthèse de Cole & al (2014) réalisée à partir de données palynologiques estime que cette durée serait en moyenne de 500 ans et pourrait aller jusqu'à 1000 ans. La disparition de ces forêts qui constituent un gigantesque réservoir de biodiversité aurait un impact catastrophique, que ce soit à l'échelle locale pour les populations avec notamment l'approvisionnement en eau douce et à une échelle plus globale sur l'évolution du climat. La biodiversité assure le bon fonctionnement des écosystèmes, une forte hétérogénéité augmente la stabilité et l'adaptabilité de la biosphère face aux modifications des conditions environnementales. La déforestation a été la principale cause de la perte de la biodiversité ces cinquante dernières années et a pour conséquence l'extinction de nombreuses espèces. C'est au niveau des écosystèmes que se situe la diversité des interactions des populations naturelles entre elles et avec leur environnement. L'introduction d'espèces non indigènes est l'une des causes d'atteinte à la biodiversité, les milieux insulaires sont particulièrement touchés. C'est par exemple le cas de l'île de São Nicolau au Cap Vert (Fig.1, 1) qui a connu des changements importants de végétation depuis 5000 ans. Des taxons indigènes ligneux (par exemple *Euphorbia tuckeyana*) présents entre 5000 et 400 ans avant notre ère ont disparu progressivement et ont été remplacés à partir de – 400 ans par des taxons introduits et cultivés (pin, eucalyptus). La propagation de ces espèces non endémiques caractérise les

paysages anthropiques actuels. La réintroduction d'espèces indigènes comme le ficus fait partie des plans de conservation et de restauration mis en place sur l'île du Cap Vert depuis les années 50 (Castilla-Beltran & al., 2020). L'érosion de la biodiversité semble affecter les écosystèmes tout autant que les changements climatiques, la pollution et d'autres formes majeures de stress environnementaux (Hooper & al, 2012). La biodiversité tropicale africaine a fait l'objet d'une évaluation préliminaire de la conservation réalisée par l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) afin d'identifier les espèces prioritaires à protéger et d'améliorer la gestion de la biodiversité. Cet inventaire de la flore tropicale basé sur un peu plus de 22000 espèces de plantes vasculaires indique un niveau élevé du risque d'extinction, les deux tiers des espèces sont potentiellement amenés à disparaître et un tiers des espèces rares pourraient être menacées dans un avenir proche (Stewart & al, 2019). Le taux d'endémisme est un indicateur de la biodiversité, le phénomène d'endémisme est sous la dépendance du facteur d'isolement géographique qui se trouve davantage représenté dans certains territoires géographiques tels que les chaînes de montagne. Prenons l'exemple des montagnes de l'Arc Oriental qui se situent en Tanzanie (Fig.1, 2), elles abritent un écosystème tropical diversifié comprenant de nombreuses espèces endémiques. Deux hypothèses sont avancées pour expliquer la diversité et l'endémicité rencontrées dans cette zone. D'une part, les forêts humides se seraient maintenues dans des zones refuges pendant la période glaciaire du Pleistocène quand les températures et les précipitations étaient significativement plus réduites qu'aujourd'hui (Hamilton, 1976 ; Bonnefille & al, 1990a, 1990b ; Maley, 1996). D'autre part, la stabilité des conditions environnementales aurait permis la diversité, l'évolution et la conservation des espèces (Hamilton, 1982 ; Lovett, 1993). La composition des forêts serait restée stable au cours des 48 000 dernières années, particulièrement pendant la période glaciaire. Cette stabilité de l'environnement sur le long terme expliquerait la diversité des espèces, il y a eu quelques changements observés notamment en termes d'abondance mais pas de perte importante des taxons forestiers au cours du Dernier Maximum Glaciaire (LGM). Les activités anthropiques (défrichage, feu) semblent avoir joué un rôle très limité dans la formation des mosaïques prairie/forêt situées en haute altitude qui caractérise aujourd'hui le plateau de Lukwangule, l'inaccessibilité de la montagne ayant limitée l'impact humain. Ces données concernant l'évolution de la végétation dans les montagnes de l'Arc oriental ont été obtenues à partir d'analyses palynologiques et isotopiques (Finch & al., 2009).



Figure 1. Carte géographique de l'Afrique wikipedia
1 et 2 : sites référencés dans le texte

Les territoires insulaires font également partis des zones où le phénomène d'endémisme est important, le processus de spéciation lié à l'isolement géographique est d'autant plus prononcé si l'isolement géographique est ancien. C'est notamment le cas de Madagascar qui se situe au sud de l'Équateur dans l'Océan Indien. L'île est séparée du continent africain par le canal du Mozambique et se trouve à environ 400km à l'est des côtes africaines. Elle est isolée du continent africain depuis 160 à 180 millions d'années (De Witt, 2010) puis elle se sépare du continent asiatique il y a 80 à 90 millions d'années, son insularité a favorisé la diversité de la faune et de la flore qui est caractérisée par un fort endémisme (80 à 90% pour les plantes). L'insularité et l'endémicité rencontrées à Madagascar en font l'un des plus importants hotspots de biodiversité de la planète parce que c'est également l'un des territoires les plus dégradés au monde (Myers & al, 2000). L'île de Madagascar a connu ces soixante dernières années une importante disparition et fragmentation de ses forêts avec une diminution de près de 44% de sa couverture forestière (Vieilledent & al., 2018). Aujourd'hui, seulement un peu plus de 20% du territoire malgache est recouvert par la forêt, chaque année quelques 200 à 300 000 hectares de forêts disparaissent. La déforestation s'accompagne d'une perte de 75% des espèces végétales originelles, or ces forêts abritent la quasi-totalité des espèces

endémiques de l'île (IRD, Madagascar : la forêt en danger, fiches d'actualité scientifique, avril 2000), (Fig.2.a et b).



Figure 2.a. Massif de la montagne d'Ambre



2.b. Forêt de montagne, massif d'Ambre V. Montade

La biodiversité est aujourd'hui menacée par de nombreuses pressions anthropiques. La plus fréquente est la déforestation qui est liée à la pratique ancestrale des cultures sur brûlis également appelé tavy à Madagascar. Le feu qu'il soit d'origine naturelle ou anthropique est une composante importante des écosystèmes malgaches. L'inflammabilité des forêts tropicales est faible par rapport aux paysages ouverts type savane ou pâturage (Hoffman & al., 2012) mais l'utilisation des terres par les humains a modifié les régimes de feux et causé la fragmentation des forêts par l'exploitation forestière et l'agriculture, notamment la conductibilité des lisières des forêts (Cochrane & al., 1999). Les savanes subissent également de fortes pressions anthropiques (Solbrig & al., 1996), elles sont soumises aux feux pour créer et étendre les zones agricoles et les pâturages destinées au bétail (Ickowitz, 2006), toutefois le rôle du feu dans la mise en place initiale des savanes reste discuté (Bond et al., 2005).

L'impact anthropique à court terme sur l'environnement et la végétation semble indéniable mais les populations humaines ont-elles joué un rôle dans la modification du couvert végétal depuis leur installation sur l'île ?

La présence humaine à Madagascar a débuté avec un faible effectif d'habitants probablement composé de chasseurs-cueilleurs et de pêcheurs qui ont dû coloniser les côtes avant d'investir

l'intérieur du pays (Gommery & al., 2011). Une étude récente réalisée sur des ossements issus de la mégafaune subfossile (portant des traces anthropogéniques perimortem) et provenant du Sud de l'île repousseraient les dates de la présence humaine à 10 721- 10 511 BP, c'est-à-dire la quasi-totalité de l'Holocène (Hansford & al., 2018). Il semble que le Nord-ouest de Madagascar aurait également été colonisé de façon précoce par les humains si l'on considère la présence de traces de découpe pratiquées sur des os d'hippopotames nains subfossiles datés à 3810 ± 35 BP retrouvés dans la grotte d'Anjohibe (Gommery & al., 2011). Des découvertes semblables ont été faites dans le Sud-ouest du pays tout d'abord sur des fémurs d'hippopotames nains datant de 2000 ans BP (Mac Phee & Burney, 1991) puis sur des ossements de lémuriens géants plus anciens >2300 ans BP (Perez & al., 2003, 2005). Ces différentes découvertes sont toutefois contestées car il n'y a pas de preuve directe pour les étayer. C'est également dans le sud de Madagascar, qu'une forte augmentation des particules de charbons déposées dans des sédiments a été enregistrée après 1720 ± 40 BP. Cette hausse de l'enregistrement des charbons sédimentaires s'est ensuite étendue aux autres côtes puis à l'intérieur des terres au cours du millénaire suivant (Burney & al., 2004). Les premiers établissements humains avec une augmentation de la population importante dans tout le pays se situent entre 1000 et 650 ans BP (Dewar & Wright, 1993). Des preuves archéologiques de villages installés dans la partie Nord de l'île et ayant un impact visible (analyse de cultures anciennes) datent de 1300 ans BP (Crowther & al., 2016). Des abris sous roche datant de 4500 ans BP ont été découverts sur la côte ouest. Le déclin de la mégafaune de Madagascar, qui est souvent associé aux humains, se serait déroulée en deux étapes, la première période d'extinction se situe entre 2500 et 2000 ans BP et la seconde entre 1000 et 500 ans BP. Si la seconde phase d'extinction peut être imputée aux êtres humains (chasse, modification de l'environnement), des preuves suffisantes n'ont pas pu être avancées concernant la première période (Crowley, 2010), il semble donc que les humains et la mégafaune ont cohabité pendant quelques siècles.

Dans ce contexte où les dates de l'arrivée des premiers humains sont largement discutées, l'état initial des forêts malgaches est également un sujet de controverse. En effet, un désaccord profond subsiste toujours sur les causes de la perte des forêts et des zones boisées à Madagascar (Mc Connell & Kull, 2014). Par le passé, l'opinion dominante était que 90% de l'île était recouverte par des forêts et des terres boisées avant l'arrivée de l'homme (Humbert,

1927). Ces formations auraient évolué en l'absence presque totale d'incendies (Morat, 1973), la perte de cet environnement serait due à l'activité humaine selon Perrier de la Bâthie (1921). Cependant, des études récentes suggèrent que les prairies étaient naturellement présentes à Madagascar (Burney, 1987) et qu'elles dateraient de la fin du Miocène. Cette hypothèse s'appuie sur la comparaison de la diversité des herbacés malgaches avec ceux de l'Afrique ainsi que la présence d'espèces végétales et animales spécifiques aux biomes herbacés de Madagascar (Bond & al, 2008). Les résultats indiquent que les prairies ne sont pas d'origine anthropique mais seraient présentes à Madagascar depuis le post-Miocène lors de l'expansion mondiale des biomes d'herbacés, l'altération extensive du paysage par l'être humain avant son impact récent est donc remise en cause (Klein, 2002 ; Kull, 2000).

L'acquisition d'enregistrements des changements passés de la végétation est complémentaire aux données « récentes » pour mieux comprendre la variabilité naturelle des écosystèmes dans le temps et l'espace afin de déterminer comment ces écosystèmes pourraient répondre à des changements environnementaux divers (Barnosky & al., 2017).

Pour améliorer les connaissances sur l'état initial ainsi que sur la dynamique des forêts malgaches face aux changements environnementaux et aux activités anthropiques, la paléoécologie est une méthode qui permet d'apporter des réponses sur une période de temps long par l'étude de différents marqueurs biologiques fossiles tels que les grains de pollen et les phytolithes (reconstruction de la végétation), les charbons (histoire des feux) et les diatomées (bioindicateurs des milieux aquatiques). Les variations du climat peuvent être reconstruites par l'étude de nombreux outils. A Madagascar, c'est surtout la composition isotopique de l'oxygène piégé dans les spéléothèmes (concrétions constituées de carbonates de calcium) qui a été utilisée pour quantifier les précipitations (Burns & al., 2007).

Les impacts climatiques et anthropiques sur la végétation malgache ont fait l'objet de différentes études qui ont permis de mettre en évidence l'importance de ces facteurs. Les analyses réalisées par Straka à partir de données palynologiques tend à démontrer que les fluctuations climatiques qui ont eu lieu au cours du Quaternaire (Fig.3) sont caractérisées par une succession de conditions sèches et humides durant les périodes glaciaires. Ces variations ont probablement joué un rôle important dans la distribution et la spéciation des organismes (Straka, 1996).

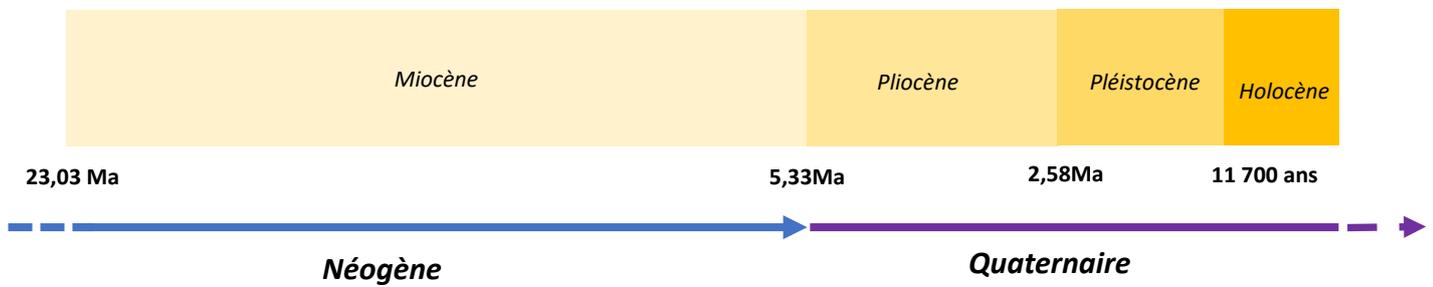


Figure 3: Période géologique indiquée dans le texte.

A partir d'une base de données compilant des informations issues de sédiments, de macrorestes végétaux, d'os, de dents (datés pour l'ensemble au ^{14}C), mais aussi de spéléothèmes et de matériel archéologique provenant de l'ensemble du territoire, il apparaît que les évènements climatiques de la fin du Pléistocène et l'activité humaine de la fin de l'Holocène ont modifié l'environnement (Burney & al, 2004). En se basant sur différentes études réalisées à partir d'enregistrements sédimentaires, les résultats obtenus sont présentés du Sud au Nord de l'île.

A Sainte Luce dans le Sud-est de Madagascar, l'évolution de la végétation ainsi que des feux au cours des 6000 dernières années semblent indiquer que la végétation en mosaïque serait une réponse aux changements climatiques. Les changements asynchrones de la végétation pourraient être la conséquence de diverses sécheresses qui ont eu lieu au cours de l'Holocène. La dessiccation climatique prononcée qui s'est produite entre 1200 et 700 ans cal BP pourrait avoir été le moteur qui a déclenché et encadré la transformation de la végétation (Virah-Sawny, 2010). L'aridité observée dans le Sud-ouest à partir de 3000 ans BP atteint son maximum entre 2000 et 1000 ans BP. A cette même période, on enregistre une augmentation de l'occurrence des feux et l'expansion d'une végétation plus adaptée à la sécheresse (Burney, 1993). De nombreuses plantes malgaches ont su développer des mécanismes d'adaptation et de sélection pour survivre lors des incendies (Koechlin & al., 1974).



Figure 4. Carte du relief de Madagascar Wikimedia Commons
 ★ Sites mentionés dans le texte.

Les enregistrements sédimentaires les plus nombreux (Fig.4) proviennent de la région des Hautes Terres dans le Centre de Madagascar. Dans cette zone où la présence des humains est datée vers 1300 BP, les activités anthropiques auraient contribué à ouvrir le milieu par le biais de l'agriculture et de l'élevage avec les cultures sur brûlis combinés à un déboisement anarchique en menaçant considérablement l'écosystème (Burney, 1987). Il est généralement admis que cette région était recouverte de forêts avant l'occupation par l'être humain et que les prairies sont le résultat d'un paysage dégradé (Willis & al., 2008). C'est ce que semble confirmer l'analyse des séquences sédimentaires des lacs Tritrivakely et Kavitaha qui se situent dans cette région. Ils enregistrent à la même période, c'est-à-dire à la fin de l'Holocène, une transformation de la végétation consécutive à l'augmentation des particules de micro-charbons. Cette modification de la végétation se traduit par le déclin des taxons arborés. Au

cours des quatre siècles suivants, se met une place une domination des taxons d'herbacés. Vers 600 ans BP, les taxons de ligneux représentent moins de 15% du spectre pollinique total. La séquence sédimentaire du lac Tritrivakely dont les 13m supérieurs représentent les 36 000 dernières années a permis de mettre en évidence une alternance de 6 grands cycles humide-chaud/sec-frais qui se sont succédé tous les 10 000 à 12 000 ans au cours du dernier glaciaire. Dans ce même lac, l'étude des diatomées révèle la nature des changements dans les écosystèmes aquatiques. Le lac alterne entre des phases où il est relativement profond et riche en nutriments et un état de marais oligotrophe (Gasse & Van Campo, 2000). Ce changement de la végétation ainsi que la dynamique des feux dans cette zone coïncident approximativement avec l'arrivée des premiers hommes soit un peu après 1300 ans BP. Ces résultats ne permettent pas de définir l'origine des feux, qu'elle soit naturelle (foudre, éruption volcanique) ou humaine, mais de mettre en évidence qu'à la fin de l'Holocène les changements de végétation sont consécutifs à l'augmentation des incendies que ce soit par leur fréquence ou leur intensité (Burney, 1986).

Au Nord-ouest de Madagascar se trouve le lac Mitjinso, les enregistrements de pollen indiquent que les forêts entourant le lac vers le milieu et la fin de l'Holocène (4000-2000 ans BP) forment une mosaïque forêt/prairie relativement stable dans le temps. Les changements de végétation sont conformes à ceux enregistrés ailleurs sur l'île pour la même période et montrent une tendance générale du remplacement d'une végétation dite sèche par des types plus mésiques. La baisse du niveau du lac enregistrée vers 1200/ 1000 ans BP reflète probablement une dessiccation naturelle émanant d'un événement climatique local. La reconstruction de l'histoire des feux par les particules de micro-charbons indique des incendies de type occasionnel à partir de 3500 ans BP avant l'installation humaine. Après 1000 ans BP, une forte augmentation des charbons de graminées est enregistrée puis retombe à des niveaux modérés au bout de quelques siècles. La période récente comporte les plus forts niveaux de charbons enregistrés sur l'ensemble de la séquence (Matsumoto & Burney, 1994).

Dans la grotte d'Anjohibe qui est proche du lac Mitjinso, une approche différente a été utilisée afin d'étudier la végétation et le climat au cours des derniers 1800 ans. Les isotopes de carbone indiquent une transformation rapide et totale d'une flore dominée par des taxons ligneux (plantes C₃) à un système de prairie composée de graminées (plantes C₄). Cette transformation s'est produite vers 1060 ans BP et a duré environ un siècle. Ce changement

serait le résultat d'une forte augmentation de l'utilisation du feu afin de favoriser la croissance du fourrage destiné au bétail. Les changements de paysage ne seraient pas liés aux précipitations d'après les résultats obtenus à partir des isotopes de l'oxygène mais à l'impact profond que les premiers habitants auraient eu sur l'environnement, ils seraient responsables de la disparition des forêts (Burns & al, 2016).

Dans l'extrême Nord de Madagascar, les analyses palynologiques réalisées par Straka ont mis en évidence que de 100 000 à 9500 BP, le climat était plus frais qu'aujourd'hui de sorte que la limite supérieure entre la forêt vierge et la brousse éricoïde était plus basse de 800 à 1000 m qu'actuellement. Dans le Massif de la Montagne d'Ambre, en lisière de la forêt humide, une séquence sédimentaire a été prélevée dans une tourbière, la datation ^{14}C indique un âge de $35\,750 \pm 1360$ BP (l'enregistrement est discontinu à la fin du Pléistocène). Des valeurs élevées de charbons sont enregistrées de 36 000 à 35 000 BP, et de 20 000 à 18 500 BP les valeurs fluctuent de modérément élevées à presque zéro. Bien que des changements dans le dépôt des sédiments peuvent être mis en avant pour expliquer les variations observées, les mêmes résultats ont été obtenus à partir d'une séquence sédimentaire provenant du centre de l'île et ayant une datation proche $32\,710 \pm 820$ BP. De par leurs anciennetés, ces feux sont d'origine naturelle. Il semble que sous des conditions favorables de climat et de végétation, les feux de forêt se produisent sans intervention humaine (Clark, 1983 ; Singh & al., 1981).

Objectif de l'étude

Les reconstructions paléoécologiques sont peu nombreuses dans l'extrême Nord de Madagascar. C'est pourquoi nous avons étudié deux séquences sédimentaires prélevées dans le massif de la montagne d'Ambre afin de définir l'influence du climat et le rôle des humains dans les changements de végétation qui ont eu lieu dans cette région.

Moyens mis en œuvre

Les deux enregistrements sédimentaires analysés proviennent de lacs situés à des altitudes différentes et ne présentent pas tout à fait les mêmes caractéristiques environnementales, la principale différence entre ces lacs provient de leurs localisations. Le lac Maudit se situe au cœur de la montagne d'Ambre tandis que le lac Mahasarika se trouve en lisière de forêt côté Est où est implantée la ville de Joffreville. L'étude des grains de pollen présents dans les séquences sédimentaires permet d'établir une image de la végétation et de ses modifications, de déterminer les changements dans les spectres polliniques, notamment les alternances entre les taxons arborés et herbacés ainsi que les différents types de faciès forestiers. Les plantes produisent également des phytolithes, particules de silice très résistantes qui sont conservés dans les sédiments. Ils constituent de ce fait des indicateurs directs des végétations passées. Leurs formes sont spécifiques des espèces végétales dans lesquelles ils se constituent ce qui permet d'établir une correspondance entre les deux. Le couvert arboré passé, les alternances entre aridité et humidité ainsi que le stress hydrique des plantes peuvent être estimés en regroupant les différents morphotypes de phytolithes en indices spécifiques. Un indice du couvert arboré défini par le rapport des dicotélydones ligneuses et les phytolithes de Poaceae est utilisé pour caractériser l'ouverture d'un milieu dans les environnements tropicaux (Alexandre & al., 1997). Les phytolithes issus de Poaceae produisent des morphotypes spécifiques qui donnent des informations sur la dynamique et l'évolution passée des graminées (Strömberg, 2002).

Des études réalisées en Afrique ont permis de mettre en évidence qu'un lac entouré d'un marais de graminées enregistrera un signal très local (Aleman & al., 2015) ; le signal du marais l'emporte sur le signal du paysage environnant, dans ce cas de figure la zone source très locale est approvisionnée par ruissellement. A l'inverse, un lac entouré d'une forêt riveraine enregistre fidèlement le paysage qui l'entoure (Aleman & al., 2014), la zone de production est

plus large et les particules sont transportées par le vent (Aleman et al., 2014 ; Alexandre et al., 1997 ; Bremond & al., 2005b). La combinaison des différents indices de phytolithes a permis d'établir des communautés d'herbacées du passé (Strömberg, 2004) :

- Les herbes sèches qui proviennent d'environnements arides.
- Les herbes humides associées à de fortes précipitations régionales (domaine humide).
- Les herbacées issus des communautés aquatiques locales (Novello & al., 2012).

Les assemblages de phytolithes sont riches en information au niveau local à sous régional dans la dynamique de la végétation et des incendies (Daniau & al., 2019).

Les sédiments contiennent également des diatomées qui sont d'excellents indicateurs biologiques et un outil précieux pour reconstruire les paléoenvironnements. La paléoécologie des diatomées a permis par exemple au Tchad, de retracer l'évolution des milieux de sédimentation au cours du temps et de comparer à une époque donnée plusieurs bassins lacustres (Gasse & Tékaiïa, 1983). Cette étude pourrait être transposée aux lacs du massif d'Ambre afin de suivre l'évolution des caractères écologiques du massif et d'en retracer l'évolution. Les associations de diatomées sont des enregistreurs précis des conditions du milieu (température, salinité, alcalinité, profondeur des eaux...), elles ont permis de démontrer que les propriétés écologiques d'un lac dépendent à la fois des conditions locales (par ex, géochimie des eaux d'alimentation) mais aussi des conditions climatiques régionales. La reconstruction de l'histoire des feux par l'étude des charbons apporte des informations sur la fréquence des incendies et le type de combustible qui a brûlé dans un milieu donné. Trois types d'écosystèmes tropicaux (forêt, savane et mosaïque forêt/savane) ont été étudiés à partir de séquences sédimentaires lacustres récentes (datées au ^{210}Pb) provenant de Centrafrique (Aleman & al., 2013). Le taux d'accumulation de charbons (CHAR, $\text{mm}^2/\text{cm}^2/\text{an}$) qui est un indicateur de la biomasse qui a brûlée est utilisé dans les études de reconstruction sur les paléo-feux (Mooney & Tinner, 2011).

La morphologie des charbons qui est exprimée par le rapport W/L (largeur/longueur) reflète le type d'essence qui a brûlé. Les charbons (> 0.5) proviendraient essentiellement de ligneux et ceux dont W/L est (< 0.5) d'herbacés (Unbanhower & Macgrath, 1998). La morphologie est un complément important à l'analyse du CHAR puisque les deux permettent de caractériser la nature du couvert végétal qui a brûlé. Dans l'étude d'Aleman & al (2013), une modification significative du rapport W/L a été enregistrée dans le lac Doukoulou. Le ratio W/L qui était de

0.7 a chuté à 0.4, cette transformation de la végétation d'une forêt vers des paysages plus ouverts a été confirmée par des images de télédétection réalisée autour du site pour la même période. Les résultats montrent également qu'une forêt proche qui se situe autour du lac pourrait agir comme un filtre physique pour l'accumulation des particules de charbons de bois. La moyenne de la taille des charbons a été utilisée comme indicateur pour évaluer ce processus. Associer la biomasse qui a brûlée (CHAR) avec le ratio W/L et la taille moyenne des charbons permet de reconstruire l'histoire de l'utilisation de la biomasse brûlée autour des lacs.

Cette approche donne la possibilité de distinguer les épisodes de défriche suivi de brûlis se produisant en forêt, des pratiques de feux plus fréquentes utilisées dans la gestion des champs et des pâturages.

Enfin, l'étude des diatomées extraites des sédiments nous donnera des indications sur les caractéristiques physico-chimiques des lacs. Ces données pourront nous permettre de mieux comprendre l'évolution climatique que ce soit à une échelle locale (un lac) ou régionale (étude de différents lacs du massif d'Ambre).

2. Matériels et méthodes

2.1. Région d'étude

De par sa superficie (592 040 km²), Madagascar est appelée la Grande Ile, elle s'étend sur plus de 1500 km du Nord au Sud et 500 km d'Est en Ouest ; une chaîne montagneuse recouverte de massifs sépare l'île dans le sens Nord/Sud. L'ouest est occupé par des plaines et des plateaux peu élevés caractérisés par un relief relativement plat, les Hautes Terres s'étendent du Centre jusqu'au Canal du Mozambique. La région Nord d'origine volcanique, se retrouve isolée par le massif le plus élevé de l'île (Massif du Tsaratanana, 2876m) tandis que le Sud se caractérise par des plateaux calcaires et des plaines sèches. Bien que Madagascar soit sous l'influence d'un climat tropical avec l'alternance d'une saison des pluies (période chaude) de novembre à avril et d'une saison sèche (période froide) de mai à octobre (Nassor et Jury, 1997), il existe une grande variabilité du climat en fonction des régions.

Le climat est contrôlé par deux courants atmosphériques, d'une part l'alizé du Sud-est qui est présent de façon permanente sur l'île (Fig.5) et d'autre part la mousson du Nord-ouest qui affecte par intermittence uniquement la partie Nord occidentale (Joly, 1941). La zone de convergence intertropicale qui résulte du contact entre ces deux masses d'air au cours de la période chaude provoque un temps instable et contrôle les précipitations (Cornet, 1974). Les cyclones tropicaux sont des phénomènes climatiques fréquents à Madagascar qui ont un impact important sur la végétation, ils se traduisent par de fortes précipitations qui entraînent des inondations et des glissements de terrain essentiellement sur la côte Est et le Nord-est de l'île (Nassor et Jury, 1998).



Figure 5 : Carte phytogéographique et climatique Editions Olizane

De nos jours, l'île se divise en deux grandes zones floristiques qui correspondent à des régions topographiques et climatiques différentes ; une région orientale humide et une région occidentale plus sèche (White, 1983). De la côte orientale jusqu'aux montagnes centrales, s'étendent les forêts tropicales humides. En dessous de 800m, la majorité des forêts tropicales de plaine ont été converties en mosaïque de cultures et sont des formations secondaires (Green & Sussman 1990). Au-delà de 800m, se trouve une forêt de montagne moins menacée de par sa relative inaccessibilité ainsi que la forêt sclérophylle. Sur la partie Ouest de Madagascar ainsi que sur le plateau central, la végétation la plus étendue est la prairie secondaire. Les deux principaux types de végétation primaires présents dans ces régions sont les forêts sèches de feuillus et les bosquets de feuillus ainsi que les mangroves. Ces dernières hébergent un nombre plus important d'espèces que les mangroves de l'Afrique continentale et elles se situent principalement le long de la côte Ouest (Mayaux & al, 1999).

Le fort taux d'endémisme rencontré à Madagascar est probablement lié au fait que l'île ait été rattachée au continent africain et asiatique puis ce soit retrouvée isolée au cours des temps

géologiques (Storey & al., 1995). De nombreuses espèces végétales et animales ont pour plus proches parents des individus originaires du continent asiatique. Une étude récente qui combine la topographie des chaînes sous-marines de l'Océan Indien avec des études de paléoclimatologie appuie l'hypothèse de la dispersion des espèces au-dessus de l'Océan Indien via des îles aujourd'hui disparues (Warren & al, 2010). Concernant les petits mammifères originaires d'Afrique, la théorie de la dérive en « radeau » depuis les côtes du Mozambique et de la Tanzanie est plausible. Au cours de l'Eocène (56 à 34 millions d'années) Madagascar se trouvait plus au Sud, à 1650km de son emplacement actuel. A l'aide de la modélisation, il a été mis en évidence l'existence de courants suffisamment forts pour faire traverser en 25/30 jours des arbres ainsi que leurs habitants qui auraient été emportés lors des tempêtes tropicales qui sont fréquentes dans cette zone et arrachent des morceaux de végétation (Ali & Huber, 2010).

A Madagascar, les fluctuations climatiques au cours du Quaternaire sont caractérisées par l'alternance de conditions sèches et humides durant les périodes glaciaires. Ces conditions auraient également joué un rôle fondamental dans la distribution et la spéciation des organismes (Straka, 1996). La flore malgache présente un intérêt scientifique tout particulier en raison de sa diversité et de sa très grande richesse avec environ 10.000 à 12.000 espèces recensées (Humbert, 1959) dont le niveau d'endémisme spécifique est supérieur à 80% (Koechlin & al., 1974). La richesse et la diversité floristique de Madagascar ont été décrites par Perrier de la Bâthie (1936) et Humbert (1959). Ces auteurs estiment que la représentation géographique de la flore est étroitement liée aux conditions écologiques.

2.2. Site d'étude

Au Nord de Madagascar, les forêts tropicales humides qui sont présentes dans les zones montagneuses sont quasiment intactes, c'est notamment le cas pour le massif de la Montagne d'Ambre. Le Parc National de la Montagne d'Ambre (Fig. 6.a et d) a été créé en 1958, il se situe à proximité de la ville d'Antsiranana (anciennement Diego Suarez) à l'extrême Nord de Madagascar. Il abrite une forêt de 23 000 hectares dont 18 000 hectares sont classés Parc National et peuvent être visités, le reste est classé Réserve Spéciale et accessible uniquement aux missions scientifiques. Ce massif héberge une faune et une flore foisonnante dont un

grand nombre d'espèces floristiques sont endémiques tel que *Canarium madagascariensis* (Fig. 6.b) mais aussi plusieurs espèces animales comme *Microcebus murinus* (Fig. 6.c).



V. Montade

Figure 6.a. Parc de la montagne d'Ambre



Prota4.u.org

6.b. *Canarium madagascariensis*

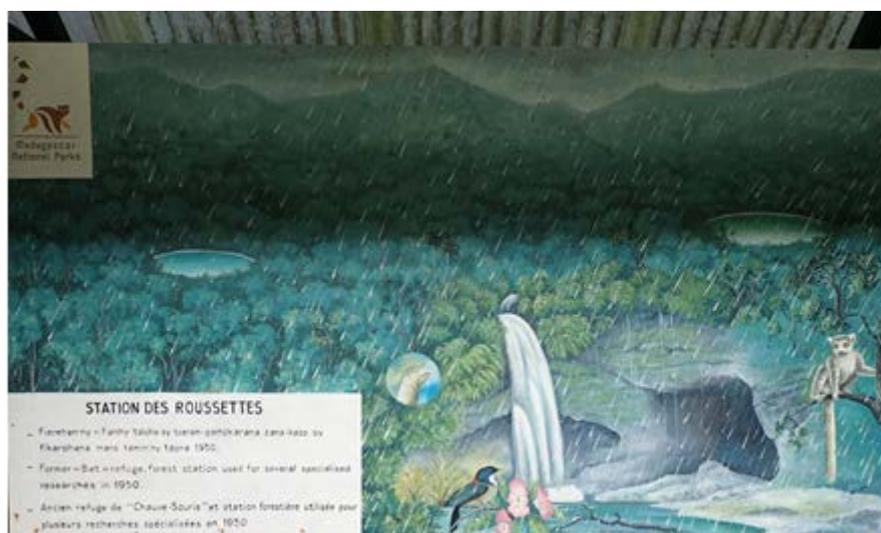


©Capture d'écran Twitter

6.c. *Microcebus murinus*

Le massif d'Ambre est une chaîne de montagnes avec un allongement Nord-Sud de 30km et une largeur de 15km d'est en ouest, la végétation semble liée au profil du relief (Humbert, 1965). Le sommet du massif culmine à 1475m d'altitude, le relief est très accentué dans la partie Ouest du massif, les pentes sont plus douces sur les versants Est. Une caractéristique de ce massif est son ancienne activité volcanique, c'est en effet un des plus grands et anciens volcans de Madagascar. Les dernières éruptions volcaniques datent du Quaternaire, il y a moins de deux millions d'années (Brenon, 1972). Des traces de ce passé sont encore visibles aujourd'hui sur la végétation du versant Ouest du massif, la montagne d'Ambre est recouverte d'une roche de type basaltique (Battistini, 1965). Les conditions écologiques particulières propres au massif de la montagne d'Ambre, favorisent l'installation de diverses formations végétales au sein d'un même massif forestier. L'ouest du massif est composé de galeries forestières ombrophiles séparées par des formations très ouvertes, xérophiles, constituées de prairies abritant des arbustes isolés. L'est est formé par une lisière franche qui semble le résultat d'incendies répétés. On observe la présence de lambeaux forestiers situés dans des petites vallées. La lisière orientale est une formation continue composée d'hypéricinées qui sont considérées comme des indicateurs des incendies de lisière. Le piémont abrite une forêt sèche constituée d'espèces essentiellement caducifoliées. A partir de 1000m et jusqu'au sommet, c'est une forêt dense humide sempervirente (Lowry et al, 1997 ; Dupuy & Moat, 1996) peuplée d'arbres de grandes tailles où les fougères arborescentes sont dominantes. Le climat de cette région est de type tropical humide, les précipitations sont contrôlées par la position australe de la zone de convergence intertropicale (ITCZ) et la mousson Est de l'Océan

Indien (Cornet, 1974) qui détermine l'alternance d'une saison sèche d'environ sept mois et d'une saison humide. Des stations météorologiques ont réalisé des enregistrements pluviométriques qui indiquent des précipitations minimums de 1500 mm d'eau/an. Pour les températures, on note leurs diminutions avec l'augmentation de l'altitude, en hiver elles peuvent descendre sous les 5°C, le reste de l'année la température moyenne est de 17°C à 29°C en fonction de l'altitude. Les ressources hydrauliques de ce massif sont un apport fondamental pour toute la région, que ce soit pour irriguer les cultures environnantes mais aussi pour approvisionner les villes et villages du Nord. Selon les observations de Barat un scientifique qui a entrepris une description détaillée du massif d'Ambre à l'issue de cinq années d'observation (Revue de géographie alpine, 1958), la forme de la forêt est due à trois facteurs ; humain, floristique et bioclimatique. Cet équilibre biologique naturel est fragile, les interventions en forêt doivent être mesurées et les cultures en terrasse privilégiées. Des actions déraisonnées au sein du massif conduiraient à une régression de la forme des pluies et une augmentation de l'érosion des zones déboisées, c'est pourquoi il est capital d'assurer la conservation et l'intégrité du massif car c'est le poumon économique de l'extrême Nord de Madagascar.



6. d. Station des Roussettes

V. Montade

2.3. Prélèvement/Site d'échantillonnage

Les deux séquences sédimentaires ont été prélevées dans deux sites lacustres localisés au cœur de la Montagne d'Ambre (Fig. 7 a et b). Les lacs sont proches géographiquement, ils se situent à des gradients d'altitude différents et ne possèdent pas exactement les mêmes caractéristiques physiques ou environnementales.

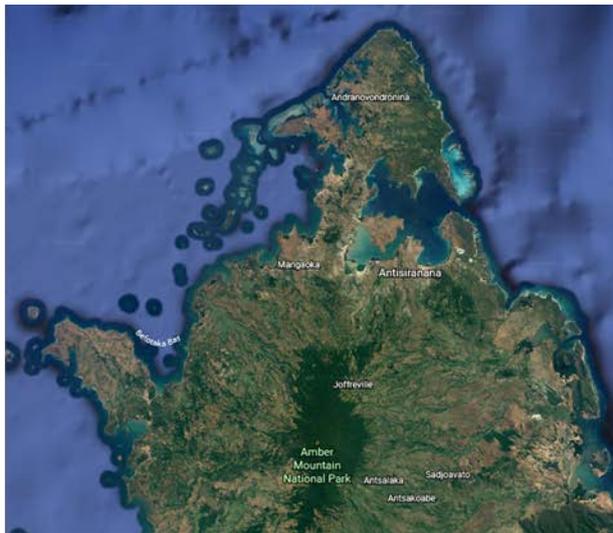


Figure 7.a. Nord de Madagascar/Capture d'écran Google earth



7.b. Montagne d'Ambre / Sites d'échantillonnage



Figure 8.a. Lac Maudit, lieu de carottage ★

V. Montade

Le lac Maudit ($12^{\circ}34'56.40''$, $49^{\circ}09'00.76''$) se trouve à 1250m d'altitude, à 200m du sommet. Le site est entouré par une forêt tropicale humide dense, le bassin versant représente moins de 1km^2 . Ce lac de cratère a une profondeur inférieure à 3m dans la partie d'eau libre et il est

partiellement recouvert par une tourbière pouvant atteindre jusqu'à 2.5 m d'épaisseur. Une séquence sédimentaire de 11m est prélevée à l'aide d'un carottier russe au centre, sur la partie entourée (Fig. 8.a). Deux carottes ont été prélevées en quinconce, LMA et LMB par tronçon de 50 cm de longueur.



Figure 8.b. Lac Maharika

V. Montade

Le lac Maharika (Fig. 8.b), ($12^{\circ}32'04.85''$, $49^{\circ}10'37.31''$) est situé à 1 030m d'altitude, c'est un lac profond de 7m dont le cratère est plus profond. Son diamètre est d'environ 600 mètres, il est entouré d'une végétation dense composée d'une haute futaie, de fougères arborescentes, de plantes épiphytes, de mousses mais aussi d'orchidées sauvages. Il doit sa couleur composée de nuances de verts à la végétation qui l'entoure et s'y reflète. Un carottier type Livingstone a été utilisé pour prélever une séquence sédimentaire de 4,85m par section de 1m.

Selon Barat (1958), les deux lacs ne sont pas alimentés par des cours d'eau mais seulement par la pluie, le changement de niveau est uniquement conditionné par l'abondance des précipitations et la durée de la saison sèche.

La différence principale entre les deux lacs concerne la localisation ; le lac Maudit se situe au cœur de la montagne d'Ambre tandis que le lac Maharika se trouve en lisière de la forêt avec la savane, plus proche de la ville de Joffreville, des villages ainsi que des terres cultivées.

La deuxième différence concerne la taille du bassin versant qui est plus petite pour le lac Mahasarika (environ 500m²) tandis que celui du lac Maudit fait approximativement 1km².

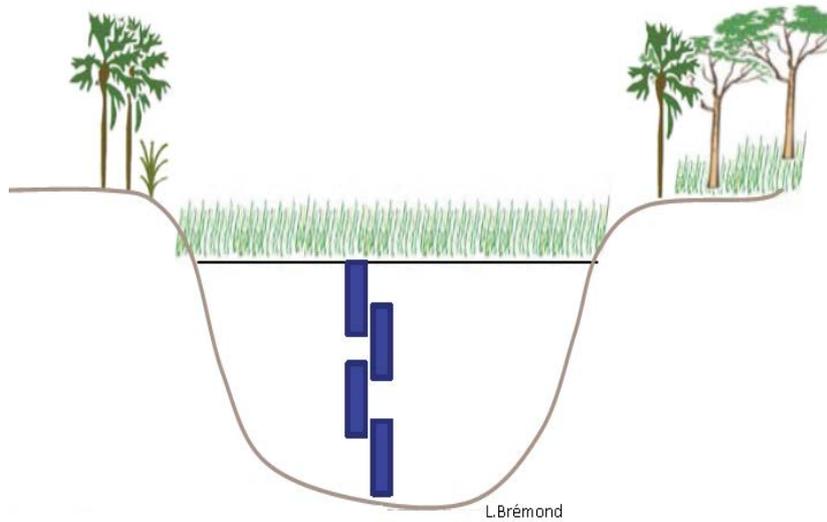


Figure 9. Technique de prélèvement des séquences sédimentaires

Le carottage (Fig. 9) consiste à récupérer un volume de sédiment en conservant l'intégrité et la position des différentes couches qui la composent. Le carottier dit « Russe » (Fig. 10.a et b) est une sorte de tarière en demi-cylindre muni d'une pointe pleine que l'on enfonce manuellement dans les sédiments. Le demi-cylindre est recouvert d'une fine plaque dont l'un des bords est tranchant et pivote sur son axe. Des segments de 50 cm ou 1m (en fonction du modèle, ici 50cm) sont collectés jusqu'à l'interface eau/sédiment. Le carottier dit « Livingston » est un cylindre de 5cm de diamètre qui permet de prélever le sédiment en déverrouillant un piston lorsque la profondeur voulue est atteinte. Ce système permet généralement de traverser plus facilement le sédiment qu'avec le carottier dit « Russe » mais a tendance à compacter celui-ci.



Figure 10.a. Prélèvement d'une séquence sédimentaire



V. Montade



10.b. Séquence sédimentaire

V. Montade

2.4. Datation des sédiments

La datation par le carbone 14 est la technique la plus fréquemment utilisée en paléoécologie pour les périodes récentes. Elle permet d'estimer l'âge de matériaux organiques de quelques centaines d'années à environ 50 000 ans. Cette méthode mise au point par Libby en 1949 repose sur la présence du radiocarbone dans tout organisme vivant, cette présence décroît de façon exponentielle à la mort de l'organisme. Il s'agit alors de mesurer le rapport entre le carbone 14 et le carbone restant ($^{14}\text{C}/\text{C total}$) pour déterminer l'âge de l'organisme que l'on cherche à dater. Les résultats s'expriment en années « before present » (BP), l'année zéro est fixée à 1950 car c'est la concentration de ^{14}C de l'atmosphère de l'année 1950 qui sert de date de référence. Dès les années 60, la nécessité d'une courbe de correction de la méthode carbone 14 est apparue afin de prendre en compte les variations atmosphériques dues en partie aux fluctuations du champ magnétique terrestre, à la combustion des combustibles fossiles et aux essais nucléaires. La courbe de calibration permet quant à elle de convertir une date « carbone 14 » exprimée en années BP en années réelles. La méthode utilisée pour établir la partie récente de la courbe de calibration est la dendrochronologie ; ensuite les coraux et les stalactites sont utilisés. Il faut toutefois prendre en compte la marge d'erreur des résultats c'est pourquoi les résultats s'expriment sous forme de probabilité d'âges. Cette calibration permet de convertir un âge « carbone 14 » en âge calibré.

2.5. Modèles d'âge

Les datations ont été faites à partir d'échantillons d'environ 1 cm³ de sédiment. Elles ont été réalisées par Poznan Radicarbon Laboratory situé en Pologne par spectrométrie de masse (AMS), (Tableaux 1 et 2). Ce procédé permet l'utilisation d'échantillon plus petit et est plus rapide que la mesure directe de la radioactivité d'un échantillon. Le modèle d'âge-profondeur a été obtenu en corrélant la profondeur de l'échantillon du sédiment récolté dans la séquence sédimentaire à son âge (Fig. 11 et 12).

Tableau 1 : Lac Maudit

Code échantillon	Carotte	Matériel	Age ¹⁴C	Age calibré (2σ)
Poz-101233	LM1B	bulk	505±30	491-540
Poz-101234	LM1B	bulk	2225±30	2099-2312
Poz-97327	LM1B	bulk	2685±30	2731-2843
Poz-101235	LM1B	bulk	3775±35	3935-4231
Poz-97328	LM1B	bulk	5230±40	5761-6173
Poz-101236	LM1B	bulk	7800±40	8428-8603
Poz-106018	LM1B	bulk	8830±50	9565-10146
Poz-101237	LM1B	bulk	10230±50	11630-12040
Poz-94285	LM1A	bulk	10300±60	11753-12388
Poz-97329	LM1B	bulk	10280±60	11650-12369
Poz-111303	LM1B	bulk	12120±60	13764-14096
Poz-97330	LM1B	bulk	12260±60	13865-14396
Poz-111270	LM1B	bulk	12900±60	15139-15599
Poz-106099	LM1B	bulk	12180±60	13790-14168
Poz-97331	LM1B	bulk	12930±60	15170-15641
Poz-111271	LM1A	bulk	31700±700	34331-37444
Poz-106100	LM1B	bulk	23310±300	26996-27980
Poz-106101	LM1B	bulk	20430±250	23970-25231
Poz-101239	LM1B	bulk	19820±120	23490-24121

Résultats obtenus pour la datation par spectrométrie de masse (AMS), séquences LMA et LMB.
Les dates inscrites en gris correspondent à des valeurs aberrantes et ne sont pas prises en compte.

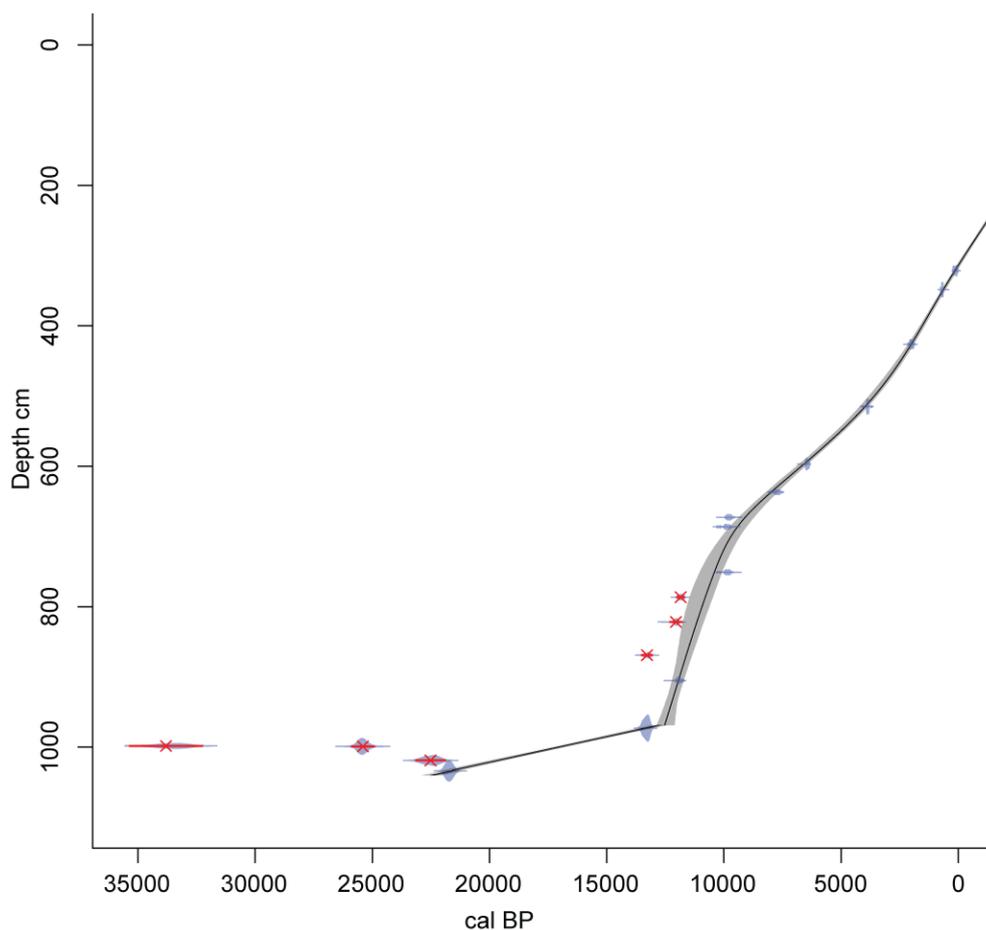


Figure 11. Modèle âge-profondeur réalisé à partir des séquences sédimentaires du lac Maudit. Les points rouges correspondent aux valeurs aberrantes et ne sont pas pris en compte dans le modèle d'âge. Les âges radiocarbone sont calibrés (cal BP). Clam (Blauw & al., 2010 ; version 2.2).

Tableau 2: Lac Mahasarika

Code échantillon	Carotte	Matériel	Age ¹⁴ C	Age calibré (2σ)
Poz 11127	L Maha	bulk	625±30	532-641
Poz 11128	L Maha	bulk	1050±30	805-962
Poz 11591	L Maha	bulk	1745±30	1543-1701
Poz 11092	L Maha	bulk	2875±30	2855-3058
Poz 10779	L Maha	bulk	3755±35	3926-4221

Résultats obtenus pour la datation par spectrométrie de masse (AMS), séquence L Mahasarika.

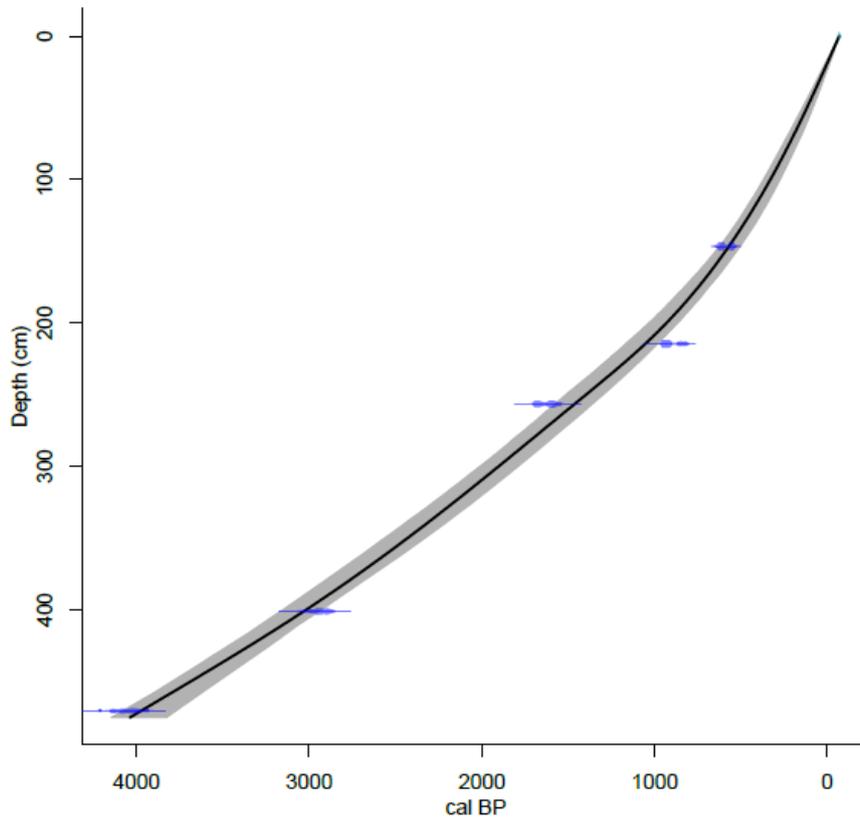


Figure 12. Modèle âge-profondeur réalisé à partir des séquences sédimentaires du lac Maharika. Les âges radiocarbones sont calibrés (cal BP). Clam (Blauw & al., 2010 ; version 2.2).

2.6. Échantillonnage et analyse des micro-charbons

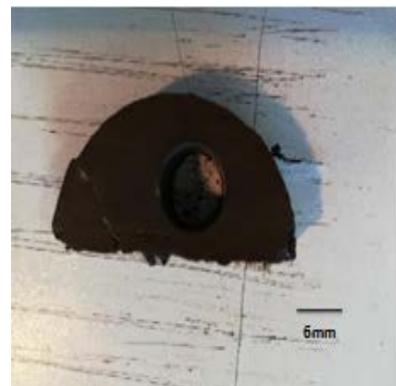
Les séquences sédimentaires ont été découpées en échantillons de 1 cm d'épaisseur (Fig. 13.a), des sous échantillons de 1 cm³ (Fig.13.b) ont été prélevés dans chaque section de 1cm (Fig.13.c).



S. Canal



S. Canal



S. Rouland

Figure 13.a. Découpe d'une carotte sédimentaire

13.b. Emporte-pièce de 1cm³

13.c. Tranche de 1cm d'épaisseur

Les échantillons ont été traités chimiquement pour la dislocation et la dissolution de la matière organique dans 25 cl d'une solution oxydante (NaClO, 2.4 %), (NaPo3, 5%), (KOH, 2%) et agités à 100t/min-1 pendant 24h. Les échantillons sont tamisés sur un tamis de 0.160 μ m (Fig.14.a) afin d'exclure les particules de charbon <160 μ m qui ne proviendraient pas d'un signal régional (Carcaillet & al., 2001). Les résidus ont été analysés sous un microscope équipé d'une caméra Leica M80 (Meyer Instruments) à un grossissement de 10X et connecté à un ordinateur équipé d'un logiciel d'analyse d'images (Winseedle 2009, Regent Instruments) qui photographie, quantifie et calcule la taille et la surface des charbons de bois (Fig.14.b). Pour chaque échantillon, il a été pris en compte le nombre de charbons (nombre de particules/cm²/an), la surface des charbons de chaque échantillon (mm²/cm²/an), la surface moyenne des particules (mm²) ainsi que le ratio largeur/ longueur W/L (Aleman & al., 2013). Il est supposé que les herbacées produisent des particules allongées et que le rapport W/L est <0.5 tandis que les fragments issus de ligneux ont une forme plus carrée avec un rapport W/L >0.5 (Unbanhower & Mcgrath., 1998).

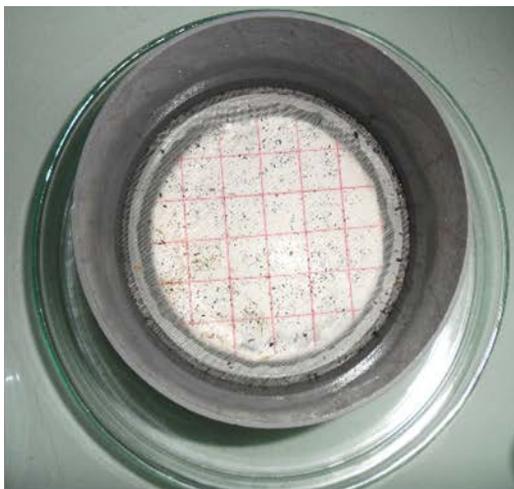
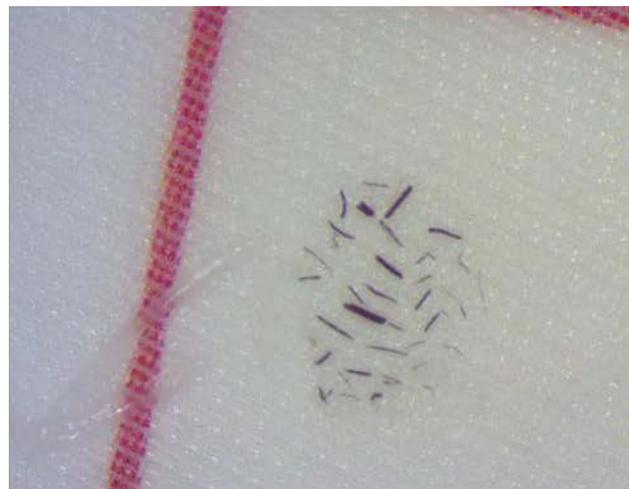


Figure 14.a. Tamis 0.160 μ m

S. Canal



14.b. Capture d'écran winseedle TM de micro-charbons

S. Rouland

2.7. Protocole d'extraction des diatomées

L'eau distillée est utilisée pour nettoyer les instruments entre chaque prélèvement afin d'éviter une contamination entre les différents niveaux. Des diatomées peuvent être présents dans l'eau courante c'est pourquoi l'utilisation d'eau distillée est nécessaire pour la réalisation du protocole (Karthick & al, 2010).

Les échantillons de sédiment ont été prélevés (Annexe 2), identifiés puis placés dans une étuve pendant 24h. Ils ont été déposés ensuite, dans des béchers contenant une solution d'H₂O (100ml) et de Péroxyde d'Hydrogène (H₂O₂ 30%, 50ml) qui est un puissant oxydant qui dégrade la matière organique. Les béchers ont été placés sur un bain de sable, la température à l'intérieur du bécher doit atteindre 60°C, les échantillons sont placés sous agitation régulière pendant 2 heures. Après avoir retiré les béchers du bain de sable, on ajoute 250ml d'eau distillée par échantillon et on laisse reposer une nuit afin que les particules décantent dans les béchers. A l'aide d'une pompe à vide, l'eau distillée est retirée en une seule fois en laissant 1 cm dans le fond des béchers. Une solution contenant 100ml d'H₂O et 4ml de Métaphosphate de sodium ([NaPO₃]=50g/l) est ajoutée dans chaque échantillon puis chauffé pendant ½ heure. Cette étape permet de défloculer les sédiments c'est-à-dire de désagréger les particules de matières organiques et inorganiques chargées négativement et les ions minéraux chargés positivement liant l'humus et l'argile entre eux. Les béchers sont complétés à l'eau distillée puis laissés au repos pendant 2 heures avant d'être siphonnés avec la pompe à vide, le fond du bécher est conservé. Deux lavages successifs à l'eau distillée sont réalisés avec un temps de pause minimum de deux heures entre chaque lavage, l'élimination de l'eau distillée est faite avec une pompe à vide et le fond du bécher est conservé. Les culots sont transférés à l'aide d'une pipette automatique dans des tubes identifiés.

Des lamelles de grandes tailles identifiées pour chaque échantillon sont utilisées pour le dépôt des culots. De l'eau distillée est déposée puis répartie sur la totalité de la lamelle ainsi qu'une goutte d'un mélange eau distillée/liquide vaisselle afin de lutter contre la tension de surface et éviter que le liquide déposé ne se rétracte. A l'aide d'une pipette automatique ; les cônes jetables sont changés entre chaque échantillon ; 100µl de culot est prélevé, déposé et réparti sur des lamelles placées 48 heures dans un dessiccateur composé de cristaux de silicate qui absorbent l'humidité. La déshydratation des échantillons est nécessaire pour le montage des lames au Naphrax qui est une résine de synthèse qui durcit immédiatement après quelques minutes de chauffe sur une plaque, cette manipulation se fait sous Sorbonne car les vapeurs sont toxiques. Sur une plaque chauffante recouverte d'aluminium, on dépose des lames pendant quelques minutes, à l'aide d'un agitateur en verre, le Naphrax est déposé sur une lame puis recouvert d'une lamelle sur laquelle on a déposé au préalable un échantillon, au cours de la phase de chauffe les bulles sont expulsées et doivent être chassées le plus rapidement possible avant durcissement. Le nettoyage du matériel se fait au Toluène qui est

un solvant dont les vapeurs sont toxiques. La détermination des diatomées sera faite à l'aide de l'atlas des diatomées des eaux douces de l'île de la Réunion (Fig.15).



Figure 15. *Diatomées, grossissement 400*

Dr. R. Berdan

2.8. Protocole d'extraction des phytolithes

L'extraction des sédiments suit le protocole proposé par Aleman & al. (2013). Pour les sédiments lacustres nous avons utilisé 1 à 2 g (Annexe 2).



Figure 16.a. Oxydation à H₂O₂ sur bain de sable



16.b. Oxydation de Fe³⁺ en Fe²⁺

S. Canal

Les échantillons sont transférés dans des tubes en polytétrafluoroéthylène (résistant à une forte exposition thermique et chimique), on ajoute 20 ml de Métaphosphate de sodium (NaPO₃) sur un bain de sable à 70°C pendant 2 heures pour défloculer les sédiments en désagréant les matières minérales et organiques (Lentfer et Boyd, 1998). Les tubes sont placés sous agitation (150t/mn) pendant 12 heures puis centrifugés 2 mn à 3000t/mn, le surnageant est éliminé, 2 lavages successifs à l'eau distillée avec centrifugation sont réalisés. L'ajout de 20 ml d'Hydroxyde de potassium 10% (KOH) par tube pendant quelques minutes sous agitation permet d'oxyder la matière organique présente dans les sédiments. Les échantillons sont centrifugés 2 mn à 3000t/mn, le surnageant est éliminé et 2 rinçages à l'eau distillée avec centrifugation sont faits. Les tubes sont placés sur un bain de sable à 70°C (Fig.16.a), quelques gouttes de peroxyde d'hydrogène 30% (H₂O₂) sont ajoutées, ensuite on mélange manuellement le contenu des tubes à l'aide de baguettes de verre. Une réaction (dégagement de fumée blanche) plus ou moins intense peut avoir lieu, afin d'éviter le risque de débordement quelques gouttes d'éthanol peuvent être ajoutées. Un ajout régulier de 5 ml d'H₂O₂ à 70°C (Kelly, 1990 ; Lentfer & Boyd, 1998) avec agitation manuelle est nécessaire, jusqu'à ce qu'il n'y ait plus de réaction dans les tubes, cette opération peut prendre plusieurs jours si les sédiments sont très organiques. Deux lavages à l'eau distillée avec centrifugation 2mn à 3000t/mn sont faits avant de poursuivre par la mise en solution du fer (Fig.16.b). On ajoute 10 ml de Citrate de sodium à 88.4g/l (Na₃C₆H₅O₇) dans les tubes qui sont placés sur un bain de sable à 80°C. Une fois la température atteinte, 5g de Dithionite de sodium (Na₂S₂O₄) sont ajoutés et suivi d'une agitation manuelle pendant quelques minutes (Kelly, 1990). La

couleur brun/rouge (Fe^{3+} sous forme d'oxyde) s'estompe pour devenir gris/vert (Fe^{2+} sous forme dissoute), un nouvel ajout de $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_4$ peut être nécessaire et sera suivi d'un rinçage à l'eau distillée avec centrifugation pendant 2 mn à 3000t/mn. Cette étape sera répétée jusqu'à ce que les échantillons deviennent gris/vert.

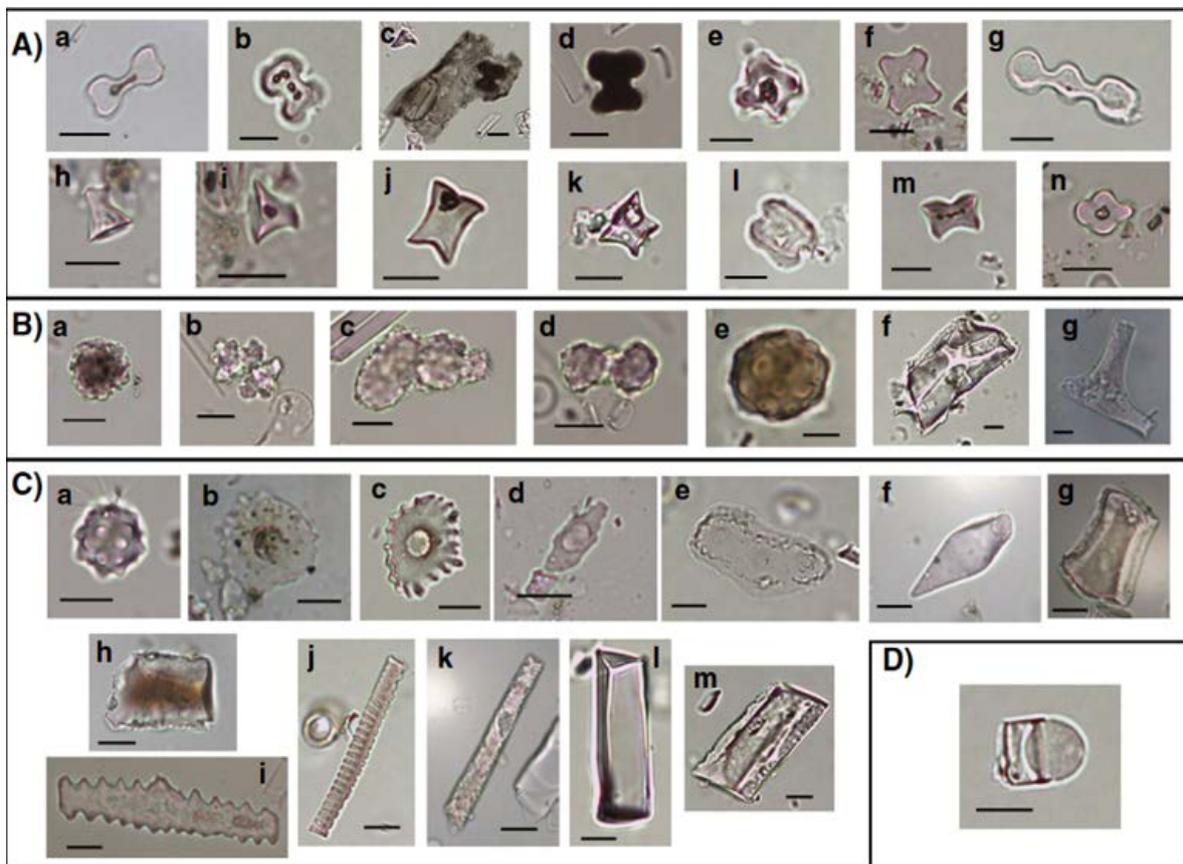
L'extraction de la fraction granulométrique fine permet de séparer les différentes fractions des sols. Les fractions fines ($<2\mu\text{m}$) qui représentent les fractions les plus polluées sont ainsi isolées, cette étape ne constitue qu'une phase préliminaire avant traitement.

Elle est réalisée en ajoutant 20 ml de NaPO_3 chauffé à 70°C (Lentfer & Boyd, 1998) pour défloculer les sédiments, les tubes sont ensuite placés sous agitation pendant 12 heures. Les tubes sont remplis de $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_4$ et centrifugés à 2000t/mn pendant 1'30'', le surnageant est éliminé. Cette opération est réalisée les 5 premières fois au NaPO_3 puis à H_2O jusqu'à l'obtention d'un surnageant limpide.

Afin de sécher les sédiments, 5 ml d'éthanol ($\text{C}_2\text{H}_5\text{OH}$) sont ajoutés dans chaque tube puis mélangés au vortex avant d'être centrifugés, cette étape est répétée deux fois. Les tubes sont à nouveau placés sur un bain de sable à 70°C pour que le reste d'éthanol s'évapore (10 minutes suffisent pour éviter que les échantillons ne durcissent). La séparation densimétrique des phytolithes (dont la densité varie de 1.5 à 2.3) se fait en ajoutant 6 ml de liqueur dense (Polytunstate de sodium) puis sera suivie par une centrifugation à 3000 t/m pendant 2 mn. La couche très fine des particules du surnageant est pipetée et déposée sur un filtre à $5\mu\text{m}$ PTFE (fluopore hydrophobe) préalablement immergé dans l'éthanol absolu et placé sur une unité de filtration sous vide. Cette étape sera répétée jusqu'à ce que la liqueur dense ne présente plus de particules en suspension. Les particules déposées sur le filtre sont rincées à l'acide chlorhydrique (1N, 100ml) et à l'eau distillée (500ml) dans un nouvel erlen. Les phytolithes sont décollées du filtre avec un jet d'eau distillée dans un bécher. Après 12h de décantation, l'eau distillée est aspirée et le culot est transféré dans un pilulier. Afin d'estimer la concentration en phytolithes des échantillons, on utilise un ratio phytolithes/microbilles (Aleman & al., 2013). Pour cela on ajoute une quantité connue de microbilles aux phytolithes extraits. Après homogénéisation par agitation d'une solution de microbilles de silice (concentration 10^7), 5 μl de la suspension sont ajoutés dans chaque échantillon, les piluliers sont placés au congélateur puis lyophilisés. Les lames sont préparées en mélangeant une goutte d'éthanol avec une infime quantité de l'échantillon sur une lamelle. Après évaporation

de l'éthanol on ajoute une goutte d'huile à immersion, répartie sur toute la surface de la lamelle puis elle est fixée sur la lame à l'Histolaque.

L'utilisation d'huile à immersion comme milieu de montage facilite l'observation et le comptage 3D et donne un meilleur contraste que la glycérine sous le microscope. La distinction et le comptage se font selon plusieurs articles de références ; notamment « Influence of the local environment on lacustrine sedimentary phytolith records » (Aleman et al., 2014) (Fig. 17) ; « Phytolith of East African grasses : An assessment of their environmental and taxonomic significance on floristic data » (Barboni, 2009).



- A) Morphotypes de cellules courtes d'herbacées.
- B) Morphotypes de dicotélydome de bois.
- C) Autres morphotypes
- D) Image d'une microsphère à l'intérieur d'une diatomée. La barre d'échelle est de 10µm pour toutes les images.

Figure 17. Morphotypes de phytolithes provenant de lacs africains (Aleman & al., 2014).

2.9. Protocole d'extraction des grains de pollen

L'extraction des grains de pollen est réalisée à partir d'échantillons de sédiment de 0.5cm³ (Fig.18.a, annexe 2) et se base sur le protocole de Faegri & Iversen (1989).



Figure 18.a. Tamisage des échantillons



18.b. Traitement à l'acide Fluorhydrique S. Canal

Afin d'éliminer les carbonates présents dans les sédiments, chaque échantillon est dilué dans une solution de 20ml d'Acide Chlorhydrique à 10% (HCL). Une tablette contenant un nombre connu de spores de Lycopodium (20848+/-1546) (Stockmarr, 1971) est ajoutée dans chaque échantillon ce qui permettra ensuite de calculer la concentration en pollen. Les échantillons sont filtrés avec un tamis métallique souple de 120µm et transférés dans des tubes en polypropylène de 50 ml. Une centrifugation à 3000t/mn pendant 5 mn permet d'éliminer le surnageant. Un rinçage à l'eau distillée (8-10 ml) et une agitation manuelle sont faits avant de centrifuger les tubes à 3000t/mn pendant 5 mn. L'élimination de la silice se fait à l'Acide Fluorhydrique 48% (HF) à froid, les échantillons sont laissés au repos 12 heures minimum (Fig.18.b). HF est un produit extrêmement dangereux, il s'utilise sous Sorbonne avec la guillotine baissée, la manipulation nécessite le port d'un tablier et de gants en PVC, des manchettes sont ajoutées sur les avant-bras pour obtenir une protection maximale. Une bassine d'eau est préparée pour rincer le matériel (gants) en contact avec l'Acide Fluorhydrique. Un volume de 5-8 ml de HF est ajouté, les tubes sont agités manuellement avec des agitateurs en Téflon qui sont ensuite déposés dans un béccher d'eau. Le lendemain les tubes sont dilués avec de l'eau distillée et agiter manuellement. Ils sont ensuite centrifugés à 2200t/mn pendant 5 mn, le surnageant est éliminé dans un bac spécifique pour recevoir HF. Deux rinçages à l'eau distillée sont nécessaires ainsi qu'une centrifugation, le surnageant est éliminé. Une déshydratation est réalisée en ajoutant 8-10 ml d'acide acétique (CH₃COOH), les échantillons sont agités et centrifugés à 2800t/mn pendant 5 mn, le surnageant est éliminé dans le bac de récupération des acides.

Une déshydratation des échantillons est réalisée en ajoutant 8 à 10 ml d'acide acétique. Les tubes sont agités puis centrifugés à 3000t/mn pendant 5 mn et le surnageant est éliminé. L'étape suivante est une acétolyse, c'est une hydrolyse acide qui permet d'éliminer la cellulose que renferment les débris végétaux contenus dans les sédiments. Pour 10 tubes, préparer 62 ml de liquide acétolysant : 56 ml d'anhydride acétique (C₄H₆O₃, 97%) auxquels on ajoute 6 ml d'acide sulfurique (H₂SO₄, 98%) ; ce mélange est à faire et à manipuler avec précaution car il est très réactif. Ajouter 5-8 ml de liquide acétolysant dans chaque tube, chauffer à 100°C au bain marie en agitant en continu pendant 10 mn. Pour stopper la réaction, les tubes sont remplis à l'acide acétique. Lorsque celui-ci est suffisamment dilué, il est conseillé d'ajouter un peu d'eau froide pour neutraliser complètement l'anhydride acétique. Centrifuger à 2800t/mn pendant 5 mn et éliminer le surnageant (bac de récupération acide). Faire deux rinçages à l'eau distillée (8-10 ml), agiter, centrifuger à 2800t/mn pendant 5 mn et éliminer le surnageant.

Les résidus polliniques sont transférés dans des piluliers avec une micropipette de 1000 µl, ce qui permet de récupérer la totalité du résidu contenant les grains de pollen et quelques gouttes de glycérine sont ajoutées dans les piluliers. Pour le montage des lames, il faut remplir un cône de micropipette de 1ml d'Histolaque, faire des bandes fines sur les côtés des lamelles. Prendre une goutte de culot (mélanger au préalable) et le déposer sur une lame. Ajouter 2-3 gouttes de glycérine et mélanger sur la lame pour homogénéiser, retirer le surplus si nécessaire. Poser la lamelle sur la lame et essuyer l'excédent avec du papier cellulose. Coller les quatre côtés de la lamelle avec l'Histolaque et identifier la lame.

L'analyse de la végétation de Madagascar a été réalisée par Vincent Montade qui est un palynologue spécialisé dans le pollen tropical (CR CNRS de l'ISEM). Il a compté 30 niveaux différents pour le lac Maudit et 11 pour le lac Mahasarika afin de pouvoir réaliser les diagrammes polliniques. Ces diagrammes ont été établis à partir de l'identification de 21 taxons répartis dans quatre groupes de végétation pour le lac Maudit et de 19 taxons pour le lac Mahasarika. Trois cent grains de pollen ont été comptés pour chaque échantillon de chaque séquence sédimentaire.

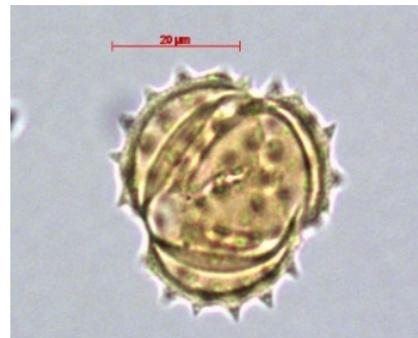
Pour ma part, j'ai réalisé des comptages supplémentaires à partir des échantillons de la carotte sédimentaire du lac Mahasarika. J'ai compté un minimum de 100 grains de pollen sur 20 niveaux différents. J'ai identifié 9 taxons (forêt et aquatique) ainsi que les *Lycopodium*. Les

taxons choisis sont *Celtis*, *Ilex*, *Olea*, *Podocarpus* et *Trema* qui sont des pollen de type arboré. Les pollen d'herbacés comptés sont Poaceae, Asteraceae et Cyperaceae dont le dernier qui correspond à une famille de plante aquatique. Ces taxons ont été choisis car ils sont facilement identifiables et ils sont représentatifs de la forêt sempervirente de moyenne altitude présente dans le massif de la montagne d'Ambre. De plus, ces comptages non-exhaustif (100 grains de pollen comptés) ont permis d'obtenir une courbe avec une meilleure résolution pour certains taxons clés tel que Poaceae et également de suivre l'évolution de la courbe des graminées entre les taxons arborés et non arborés. Cette résolution temporelle plus précise permet de suivre plus finement et d'identifier plus précisément le moment où la végétation bascule et devient dominée par les Poaceae.

L'identification des grains de pollen (Fig. 19) est réalisée à partir de la collection de pollen d'Afrique tropicale à l'Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (ISEM, Université Montpellier, <https://data.oreme.org/observationpollen>) et de l'Atlas de la flore pollinique d'Afrique de l'Est (Gosling et al., 2013).



(Podocarpaceae) *Podocarpus madagascariensis*



(Asteraceae) *Senecio andicola*



(Poaceae) *Nastus andicola*



(Aquifoliceae) *Ilex mitis*

Figure 19. Photos de taxons malgaches réalisées au microscope, grossissement 100 (S. Rouland).

3. Résultats

La séquence sédimentaire du lac Maudit (Annexe 1) couvre les 25 000 dernières années tandis que celle du lac Mahasarika représente les 4000 dernières années. Les tendances générales concernant les épisodes de feux ainsi que l'évolution de la végétation sont décrites indépendamment pour chacun des sites. L'impact de l'Homme est tardif à Madagascar et les premières traces de civilisations dans le Nord datent seulement de 1300 ans BP (Crowther & al., 2016), c'est pourquoi nous avons choisi de nous focaliser (ensuite) sur les 2500 dernières années en comparant l'évolution des différents indicateurs avec une période de recul suffisante afin d'avoir une vue générale des changements observés.

3.1 Lac Maudit

3.1.1 Le signal des charbons sédimentaires

Taux d'accumulation

L'influx du nombre de particules de charbons ($\#/cm^2/an$) et de la surface totale des charbons ($mm^2/cm^2/an$) ainsi que le ratio W/L (largeur/longueur) des particules ont été calculés pour chaque échantillon.

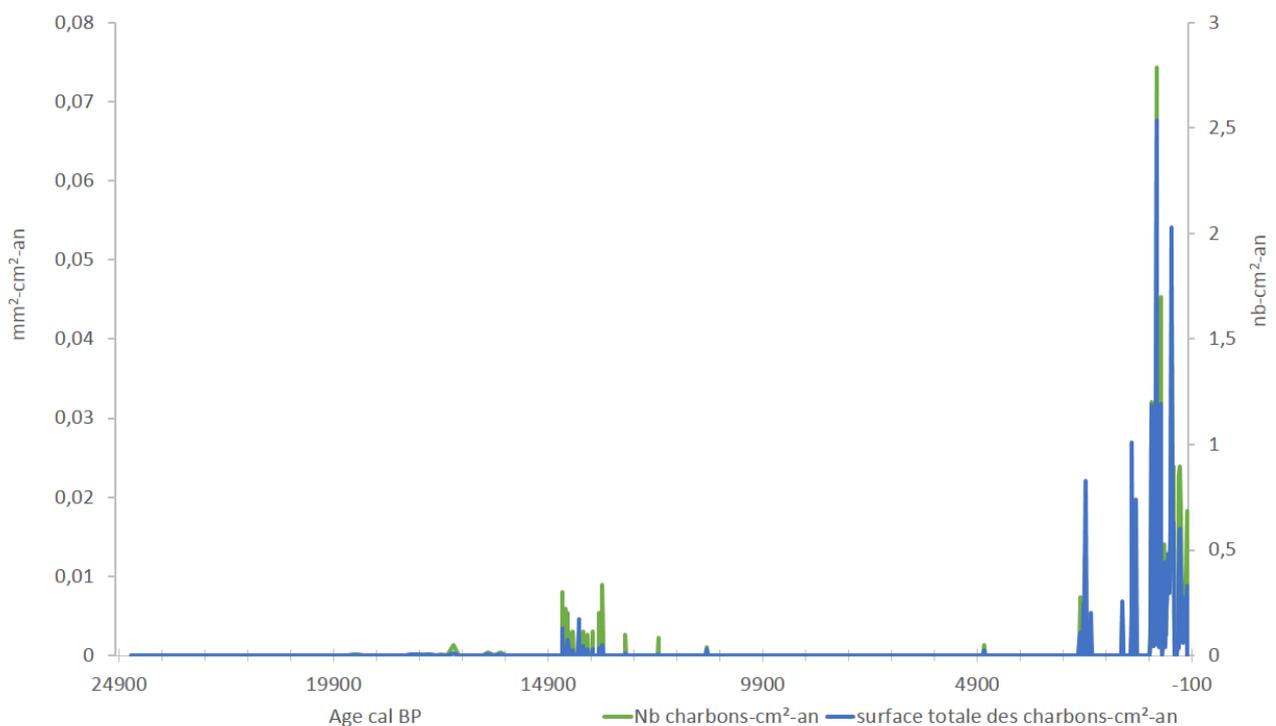


Figure 20. Influx des charbons du lac Maudit de 25 000 à -100 ans BP. L'axe des ordonnées à gauche représente la surface des charbons en mm^2 par cm^2 et par an. L'axe des ordonnées à droite représente le nombre de charbons par cm^2 et par échantillon.

Les résultats de l'influx de particules ont montré que la majorité des échantillons ne contient pas de charbons (Fig. 20), à l'exception de trois périodes distinctes. La première période se situe entre 14 500 et 12 000 ans cal BP, la seconde est comprise entre 2400 et 2200 ans BP et la troisième débute vers 900 ans BP et se poursuit jusqu'à aujourd'hui. Au cours des deux périodes les plus anciennes, le nombre de particules de charbon est faible (entre 0 et un) tandis que la dernière période enregistre un nombre de particules par cm² et par an plus élevé (3 micro-charbons).

Ratio W/L des particules de charbon

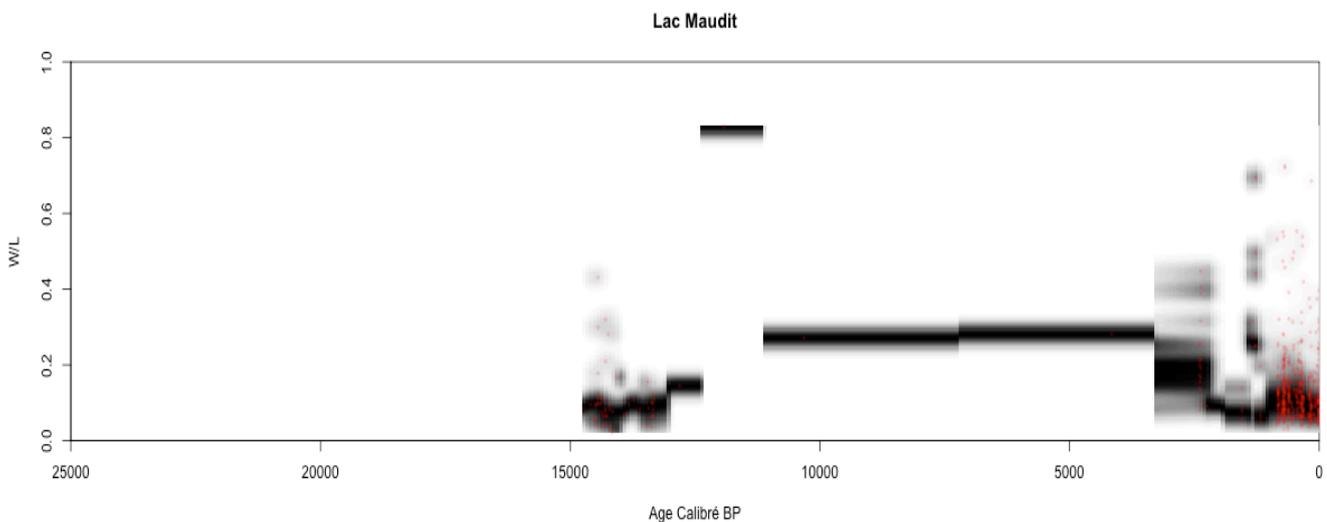


Figure 21. Distribution du W/L des charbons du lac Maudit de 25 000 à 0 ans BP. Le dégradé de gris représente la densité des valeurs et les points rouges sont les valeurs brutes.
Réalisé par L. Brémond.

La distribution du ratio W/L des micro-charbons enregistrée entre 25 000 et 0 ans BP est représentée par la figure 21. La répartition du W/L se situe majoritairement entre 0 et 0.5 sur l'ensemble de la séquence sédimentaire, soit un signal produit par un combustible essentiellement herbacé. Après 2500 ans BP, on note que W/L est majoritairement compris entre 0 et 0.2.

3.1.2 Analyse pollinique

Une analyse en cluster de type CONISS (Constrained cluster analysis by sum-of-squares, Grimm, 1987) a permis de diviser le spectre pollinique en trois zones distinctes, la première zone est comprise entre 22000 et 15200 ans BP, la seconde s'étend de 15200 ans à 900 ans BP et la troisième débute à 900 ans jusqu'à la période actuelle.

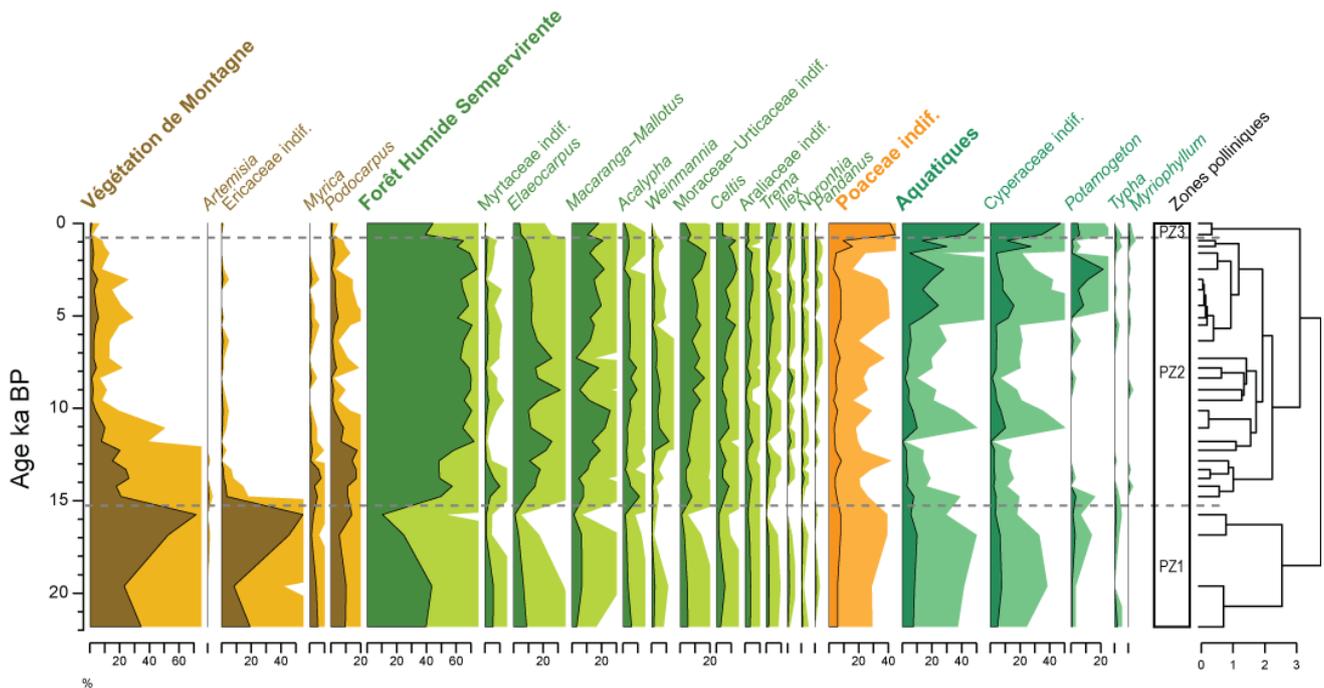


Figure 22. Diagramme pollinique du lac Maudit de 22 000 à 0 ans BP. Les courbes montrent les pourcentages polliniques pour chaque taxon en fonction de l'âge exprimé en kilo-années calibrées avant le présent (cal. BP). Les noms indiqués en gras représentent les différents groupes de végétation qui sont calculés à partir de la somme des taxons de la même couleur. Les couleurs claires représentent les valeurs de pourcentages multipliés par 10%. Le diagramme ainsi que les comptages polliniques ont été réalisé par Vincent Montade.

Zone pollinique 1 : 22 000 ans à 15 200 ans BP (Fig.22)

Les taxons associés à la végétation de montagne présentent des valeurs comprises entre 25 et 35% de l'assemblage avant 20 000 ans puis montrent une forte progression jusqu'à 70% entre 20 000 et 15 200 ans BP. Cette tendance est principalement influencée par Ericaceae qui enregistre une progression de 10 à 50%. *Podocarpus*, le deuxième taxon le plus important connaît une légère augmentation au même moment qu'Ericaceae et atteint des valeurs maximales autour de 15% de la somme pollinique. Les valeurs pour les taxons associés à la végétation de la forêt humide de moyenne altitude sont autour de 40% jusqu'à 20 000 ans puis connaissent un déclin et chutent à 10% à 16 000 ans BP avant d'amorcer une reprise en fin de zone au détriment de la végétation de montagne. Les taxons les mieux représentés sont *Macaranga-Mallotus*, Moraceae-Urticaceae, Myrtaceae, *Celtis* et Araliaceae, ensemble ils constituent environ 40% des espèces représentatives de la forêt humide. Les Poaceae (8%) sont stables, les grains de pollen aquatiques sont dominés avec Cyperaceae autour de 10% et *Potamogeton* autour de 2 à 5%.

Zone pollinique 2 : 15 200 à 900 ans BP

Les taxons qui constituent la forêt humide sempervirente de moyenne altitude connaissent une croissance forte entre 15 200 et 14 000 ans BP, ils représentent 35 à 55% des assemblages polliniques. Entre 14 000 et 13 000 ans BP, la forêt humide de moyenne altitude connaît un léger recul d'environ 10% au bénéfice de la végétation de montagne. A partir de 13 000 ans et jusqu'à 900 ans BP, les espèces associées à la forêt humide de moyenne altitude correspondent à 60-70 % des assemblages polliniques. Les taxons les plus représentés sont *Elaeocarpus* et *Macaranga-Mallotus* (15 à 30%), Moraceae-Urticaceae (10 à 20%) et *Celtis* (5 à 10 %). La végétation de montagne a été remplacée par les taxons de la forêt humide et son déclin s'accroît fortement à partir de 10 000 ans BP. Le taxon *Podocarpus* demeure le principal représentant de ce type de végétation à partir de 10 000 ans BP avec des valeurs inférieures à 5%. Ericaceae et *Myrica* qui représentaient respectivement 30 % et 5% des pollen enregistrés à 15 200 ans BP diminuent et enregistrent des valeurs inférieures à 1% après 14 000 ans BP pour Ericaceae et 13 000 ans pour *Myrica*. Le pourcentage de Poaceae est stable avec des valeurs inférieures à 10% et enregistre une légère augmentation en fin de période. Les taxons aquatiques augmentent à partir de 5500 ans BP et constituent environ 30%. Une nouvelle augmentation a lieu vers 2000 ans BP avec notamment la progression de *Potamogeton* (20%) puis aux alentours de 1500 ans BP, le taxon semi-aquatique Cyperaceae augmente à son tour jusqu'à 30%, ces deux taxons vont fortement diminuer avant 900 ans BP.

Zone pollinique 3 : 900 à 0 ans BP

Les espèces qui composent la végétation de la forêt de moyenne altitude représentent 40 % des assemblages polliniques à 900 ans BP, *Macaranga-Mallotus* est le taxon le mieux représenté (20%). Moaraceae-Urticaceae, *Elaeocarpus* et *Celtis* sont stables (5 à 10%) tandis que *Trema* connaît une augmentation à 5%. Myrtaceae et *Pandanus* ont disparu, *Weinmannia* représente moins de 1% des taxons enregistrés. Cette zone est caractérisée par une forte augmentation des Poaceae (40%) qui remplacent les taxons de la forêt de moyenne altitude. Les taxons spécifiques de la végétation de montagne tendent à disparaître complètement, *Podocarpus* est à moins de 1%, tandis que la présence des Ericaceae devient anecdotique. Les taxons aquatiques augmentent fortement après 900 ans BP, les Cyperaceae progressent de façon continue et atteignent jusqu'à 50 % en fin de période tandis que *Potamogeton* est stable à environ 10 %.

3.1.3. Enregistrement des phytolithes et diatomées

Tableau 3: Présence ou absence de phytolithes en fonction de la profondeur des échantillons

Profondeur cm	Présence	Peu	Absence
101			x
227			x
288			x
395			x
446			x
502			x
563			x
783			x
870			x
919			x
1063			x

Nous avons traité 11 échantillons qui révèlent une absence de phytolithes et ce quelle que soit la profondeur.

Tableau 4: Présence ou absence de diatomées en fonction de la profondeur des échantillons

Profondeur cm	Présence	Peu	Absence
337		x	
353			x
369			x
1009		x	
1041			x
1073			x

- Sur les 6 échantillons traités, nous avons observé uniquement 2 échantillons qui contenaient différents types de diatomées, ils se situent à une profondeur de 337 et 1009 cm (Fig.23). La concentration très faible de diatomées ne permet pas de réaliser des comptages.

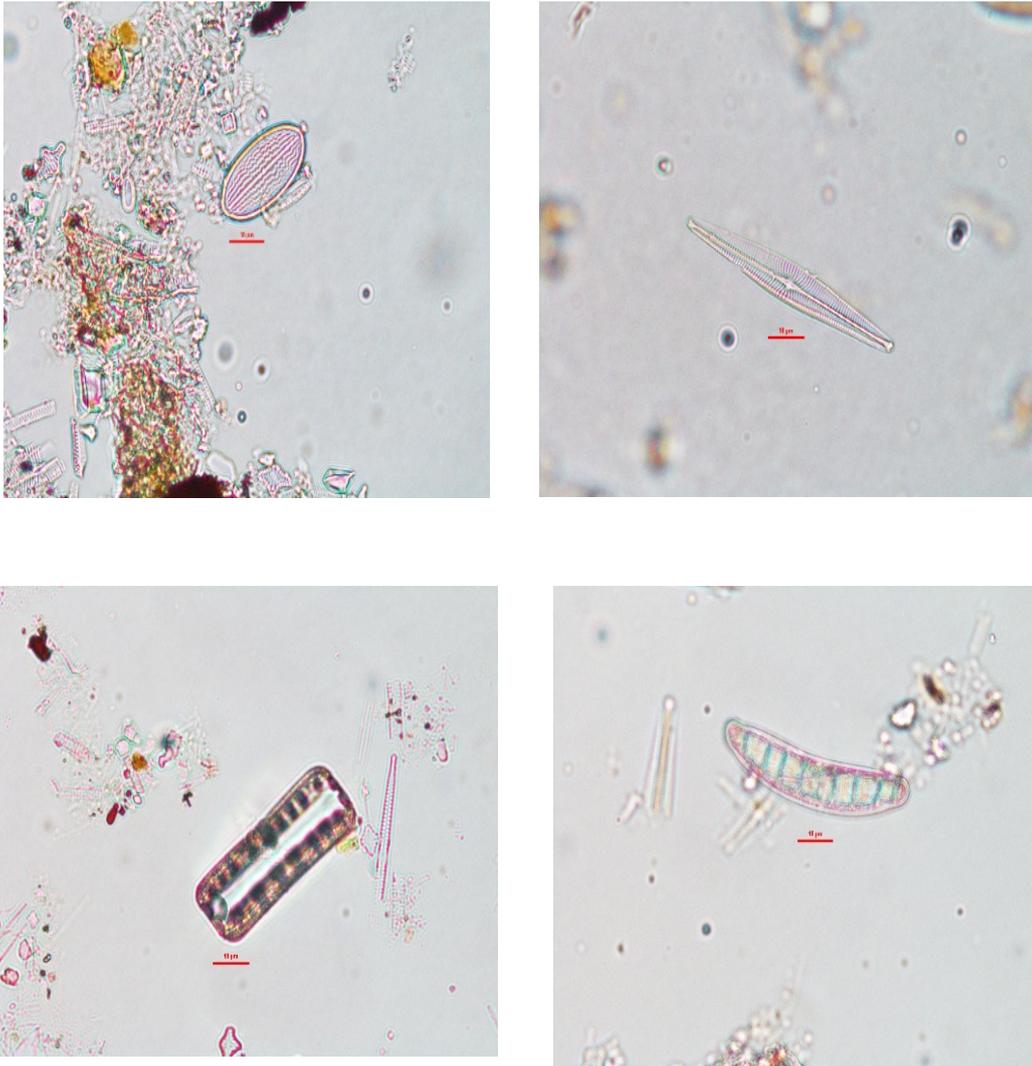


Figure 23. Photos de diatomées du lac Maudit réalisées au microscope, grossissement 100. S. Rouland

3.2 Lac Mahasarika

3.2.1 Le signal des charbons sédimentaires

Taux d'accumulation

L'influx du nombre de particules de charbon ($\#/cm^2/an$), de la surface totale des charbons ($mm^2/cm^2/an$) ainsi que le ratio W/L (largeur/longueur) des fragments ont été calculés pour chaque échantillon.

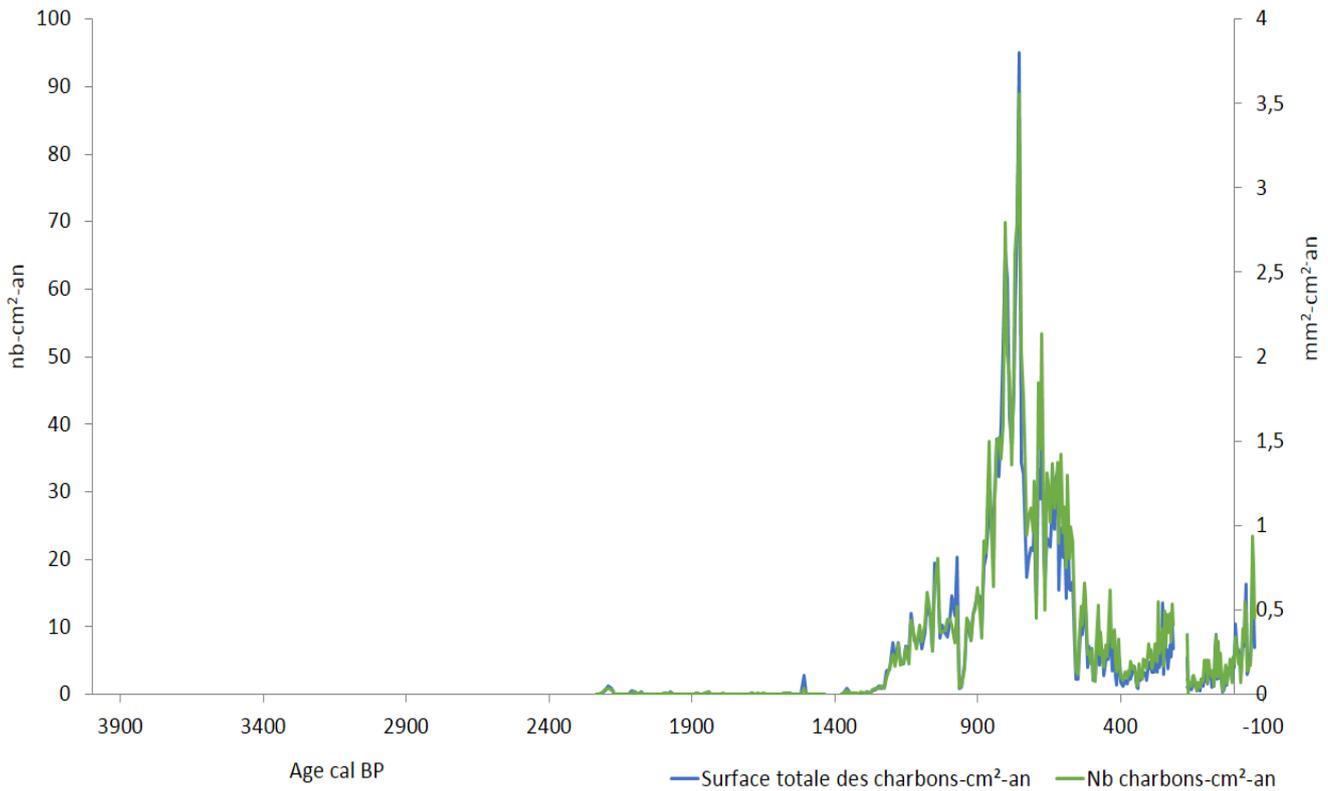


Figure 24. Influx des charbons pour le lac Mahasarika de 4000 à -100 ans BP. L'axe des ordonnées à droite représente la surface des charbons en mm^2 par cm^2 et par an. L'axe des ordonnées à gauche représente le nombre de charbons par cm^2 et par échantillon.

L'influx des particules de charbon contenues dans les sédiments du lac Mahasarika entre 4000 ans BP et l'époque actuelle se découpe en deux périodes qui s'articulent autour de 1250 ans BP (Fig.24). Des valeurs faibles et discontinues sont observées avant cette date tandis qu'à partir de 1250 ans BP on observe une forte augmentation de l'influx des charbons. Vers 900 ans BP, les valeurs les plus élevées (environ $95 \text{ particules-cm}^2\text{-an}$) sont enregistrées. Après cette période, l'influx diminue jusqu'à nos jours et connaît une légère augmentation à la période récente. Vers 300 ans BP, il y a une zone sans valeur qui est liée au fait que l'on a deux sections de carottes avec un gap de 5cm.

Ratio W/L des particules de charbon

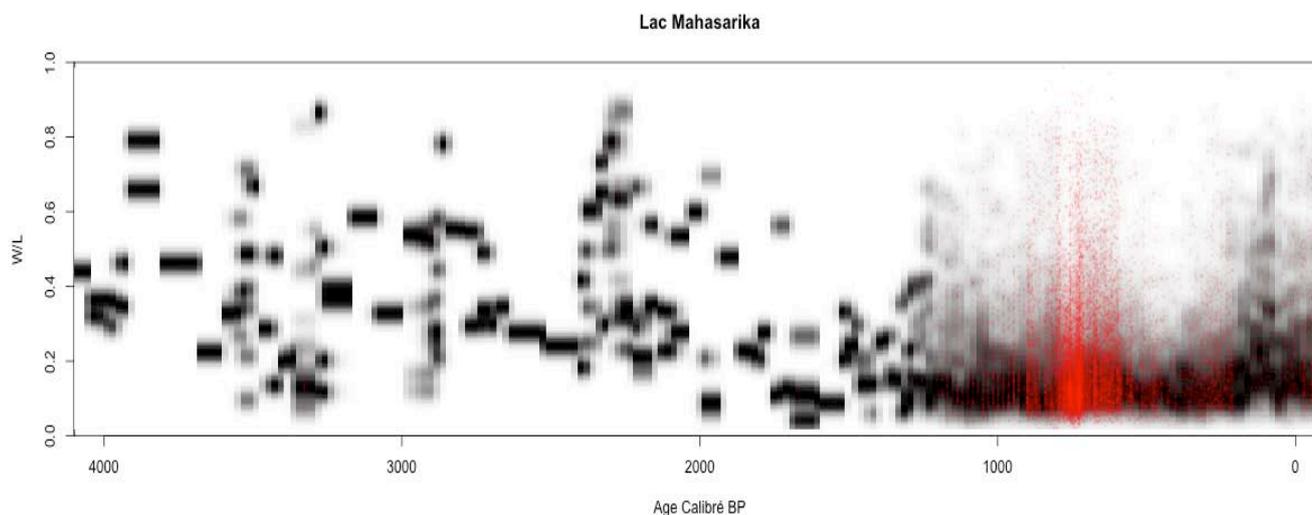


Figure 25. Distribution du W/L des charbons du lac Mahasarika de 4000 à 0 ans BP. Le dégradé de gris représente la densité des valeurs et les points rouges sont des valeurs brutes. Réalisé par L. Bremond.

La Figure 25 représente la distribution du ratio W/L des micro-charbons sédimentaires présents dans le lac Mahasarika de 4000 ans BP à la période contemporaine. De 4000 à 1500 ans BP, W/L se situe entre 0.2 et 0.4 avec des valeurs minima comprises entre 0 et 0.2 et des valeurs maxima situées entre 0.8 et 1. Après 1500 ans BP, W/L se situe toujours sous 0.2 bien que les différents types de morphologies de charbons soient également représentés.

3.2.2 Analyse pollinique

Une analyse de type cluster (CONISS-Constrained cluster analysis by sum-of-squares, Grimm, 1987) a permis de diviser les enregistrements polliniques en deux zones significatives, la première zone de 4000 à 1000 ans BP et la seconde de 1000 à 0 ans BP.

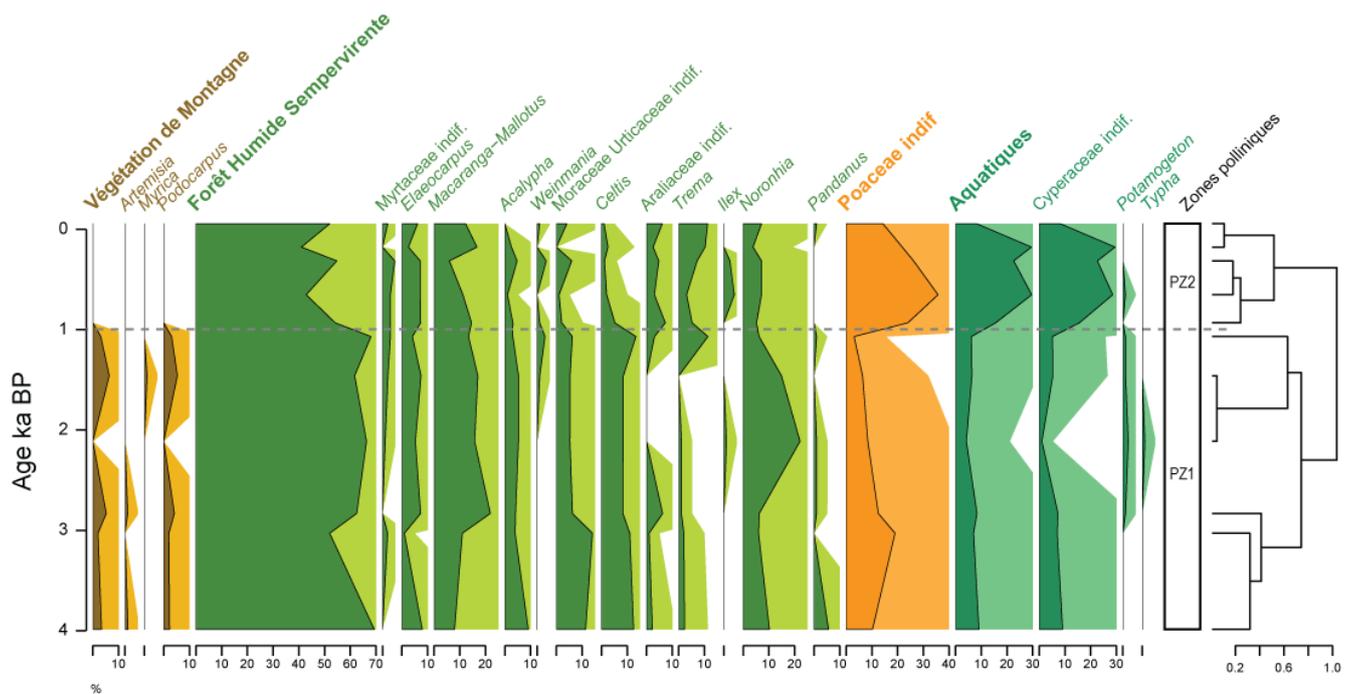


Figure 26. Diagramme pollinique du lac Mahasarika de 4000 à 0 ans BP. Les courbes montrent les pourcentages polliniques pour chaque taxon en fonction de l'âge exprimé en kilo-années calibrées avant le présent (cal BP). Les noms indiqués en gras représentent les différents groupes de végétation qui sont calculés à partir de la somme des taxons de la même couleur. Les couleurs claires représentent les valeurs de pourcentage multipliés par 10%. Le diagramme ainsi que les comptages ont été réalisés par V. Montade.

Zone pollinique 1 : 4000 à 1000 ans BP (Fig.26)

Cette zone est majoritairement dominée (50 à 70%) par les taxons de la forêt humide sempervirente de moyenne altitude. Les taxons les plus représentés sont *Macaranga-Mallotus* et *Noronhia* (10 à 20%), *Celtis* (10%) et *Moraceae-Urticaceae* (5 à 10%). Les Poaceae progressent de 10 à 20 % entre 4000 ans et 3100 ans BP au détriment de la forêt humide. Après 3100 ans BP, le pourcentage de Poaceae baisse de façon régulière pour atteindre 8 % à 1100 ans BP, une nouvelle augmentation est enregistrée en fin de zone. La végétation de montagne enregistre des valeurs faibles sur l'ensemble de la période (<10%). *Podocarpus* est le taxon majeur de la végétation de montagne (3 à 5%), *Artemisia* disparaît à 2200 ans BP et *Myrica* est présent de 2200 à 1200 ans BP (<2%). Les taxons aquatiques sont stables (8 à 10%) de 4000 à 1100 ans BP et enregistrent une légère hausse avant 1000 ans BP. Cyperaceae représente entre 5 à 10 % de la somme totale du pollen aquatique sauf vers 2200 ans BP où il chute à 3%. *Potamogeton* apparaît vers 2800 ans BP, il est présent avec des valeurs inférieures à 5%.

Zone pollinique 2 : 1000 à 0 ans BP

Les taxons qui composent la forêt humide de moyenne altitude diminuent mais restent majoritaires avec des valeurs qui fluctuent entre 60% à 40%. *Macaranga-Mallotus* (8 à 18%), *Trema*, *Elaeocarpus* ainsi que *Noronhia* (5 à 10%) sont les plus représentés tandis qu'*Ilex* disparaît vers 300 ans BP. Les Poaceae augmentent au détriment de la forêt humide de moyenne altitude pour atteindre 35% à 600 ans BP puis diminuent de façon régulière jusqu'à 15%. La végétation de montagne dont *Podocarpus* est le seul taxon encore présent (<1%) disparaît peu après 1000 ans BP. Les taxons polliniques aquatiques essentiellement représentés par Cyperaceae augmente de 15 à 30% entre 900 et 300 ans BP et baisse pour atteindre 10% à l'actuel. *Potamogeton* est présent à des valeurs faibles entre 1000 et 500 ans BP puis disparaît.

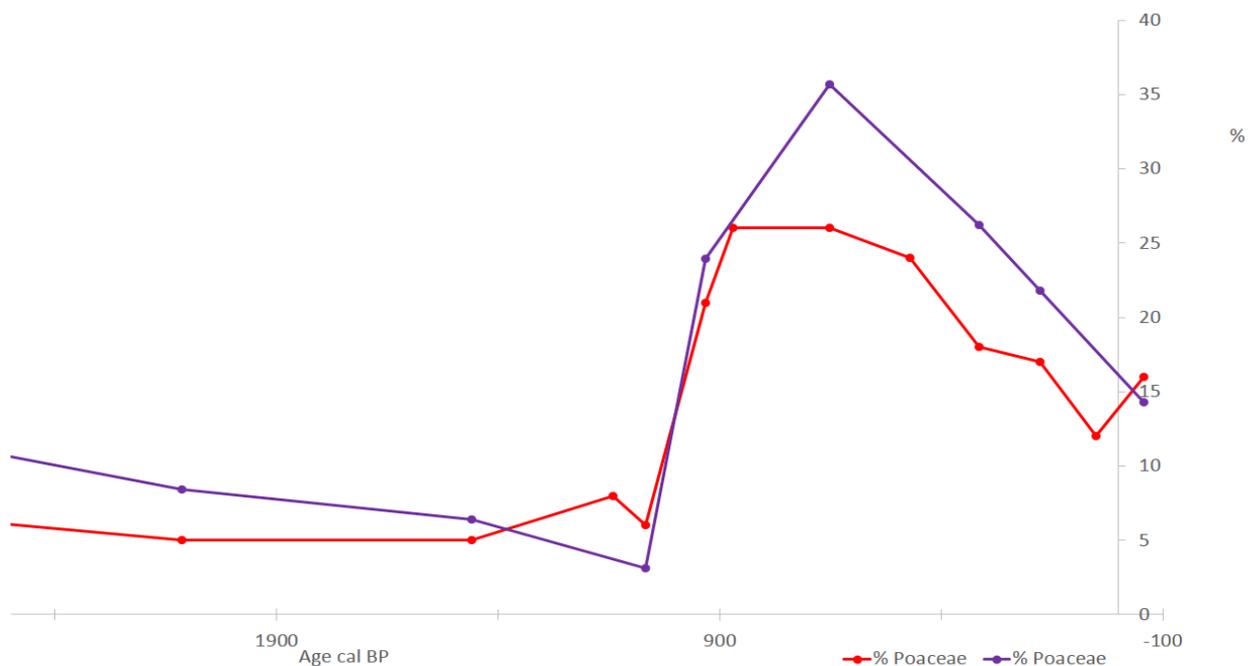


Figure 27. Courbes comparatives des Poaceae (%) du lac Mahasarika de 2500 à -100 ans BP. La courbe violette représente les comptages réalisés par V. Montade tandis que la courbe rouge représente mes comptages.

Comptage des grains de pollen de Poaceae

Les pourcentages des grains de pollen de Poaceae présents dans les sédiments du lac Mahasarika sont représentés sur la figure 27. Afin d'établir la courbe, j'ai compté 100 grains de pollen par échantillon. Les grains de pollen Poaceae ont été identifiés ainsi que 7 autres taxons polliniques qui sont *Celtis*, *Ilex*, *Olea*, *Podocarpus*, *Trema*, *Asteraceae*. Les autres taxons polliniques ont été considérés comme indéterminés. Ces comptages non exhaustifs et donc

plus rapide ont permis de calculer les pourcentages polliniques pour ces quelques taxons et de resserrer le pas d'échantillonnage. Cela a permis de reconstruire la dynamique des graminées avec une meilleure précision (courbe rouge) que les comptages polliniques réalisées par Vincent Montade avec un pas d'échantillonnage plus faible (courbe violette). On observe que les pourcentages de Poaceae comptés pour chaque échantillon (courbe rouge et violette) ne sont pas exactement identiques mais présente des tendances qui sont très proches, cette différence est probablement due au faible nombre de grains de pollen comptés (100 grains). Les pourcentages de Poaceae augmentent de la même manière pour les deux courbes à partir de 1000 ans BP. L'augmentation la plus importante se situe vers 650 ans BP puis la diminution progressive observée du pourcentage de Poaceae est également similaire pour les deux enregistrements.

3.3 Comparaison des bioindicateurs dans le lac Maudit et le lac Mahasarika

Nous allons comparer les résultats obtenus sur les charbons sédimentaires ainsi que l'analyse pollinique réalisés à partir des sédiments prélevés dans les deux lacs sur une période de 2500 ans à -100 ans BP.

3.3.1 Signal des charbons sédimentaires et des Poaceae

Lac Maudit

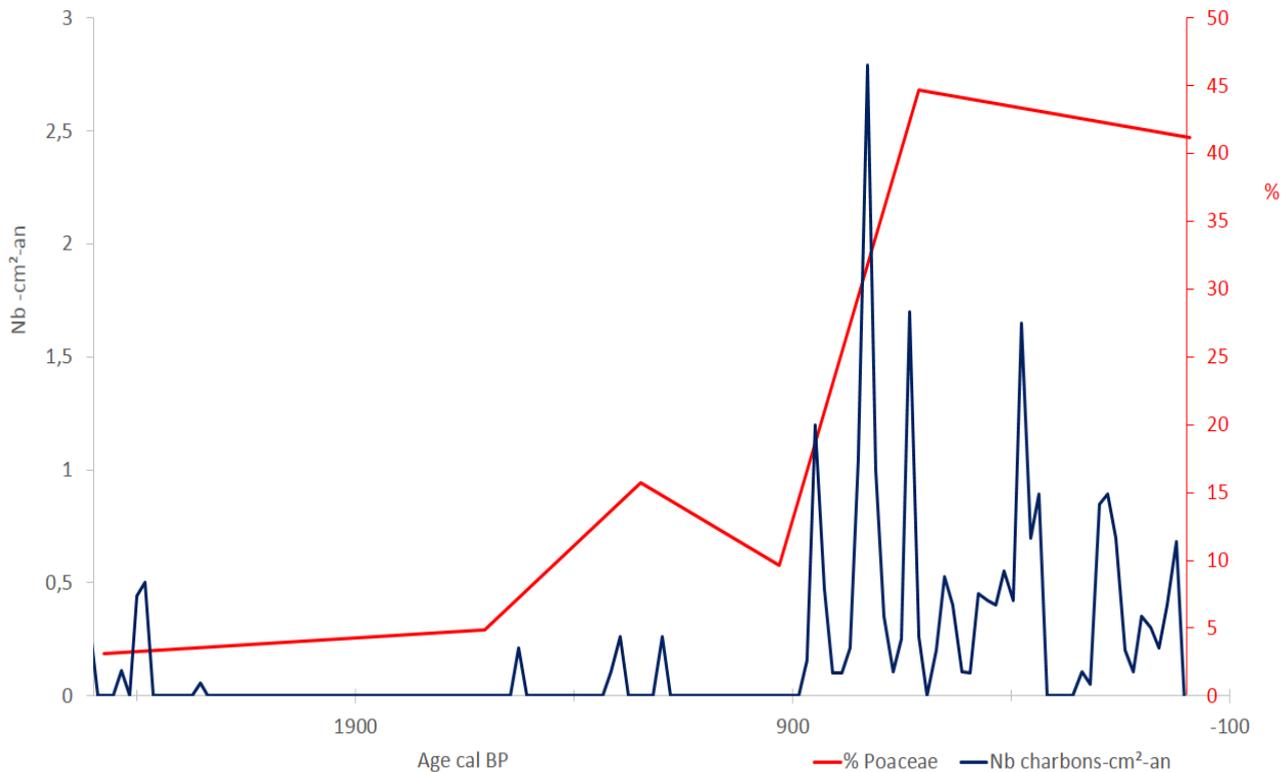


Figure 28. Evolution des charbons (nb-cm²-an) et des Poaceae (%) du lac Maudit de 2500 à -100 ans BP.

La Figure 28 représente l'évolution de l'influx de charbons ainsi que les pourcentages de Poaceae de 2500 à -100 ans BP. On peut découper ce graphique en deux périodes principales. La première s'étend de 2500 à 900 ans BP, les feux sont peu importants et le pourcentage de Poaceae inférieur à 10%. A partir de 900 ans BP, il y a une forte augmentation de ces deux indicateurs. Après 730 ans BP, le nombre de charbons par cm² et par an diminue tandis que le pourcentage de Poaceae reste stable jusqu'à l'actuel. La tendance est globalement similaire mais la différence d'une centaine d'années enregistrée entre l'influx de charbon (vers 730 ans BP) et le pourcentage le plus élevé de Poaceae (aux alentours de 600 ans BP) est certainement dû au pas d'échantillonnage qui est plus resserré pour l'enregistrement des charbons sédimentaires.

Lac Mahasarika

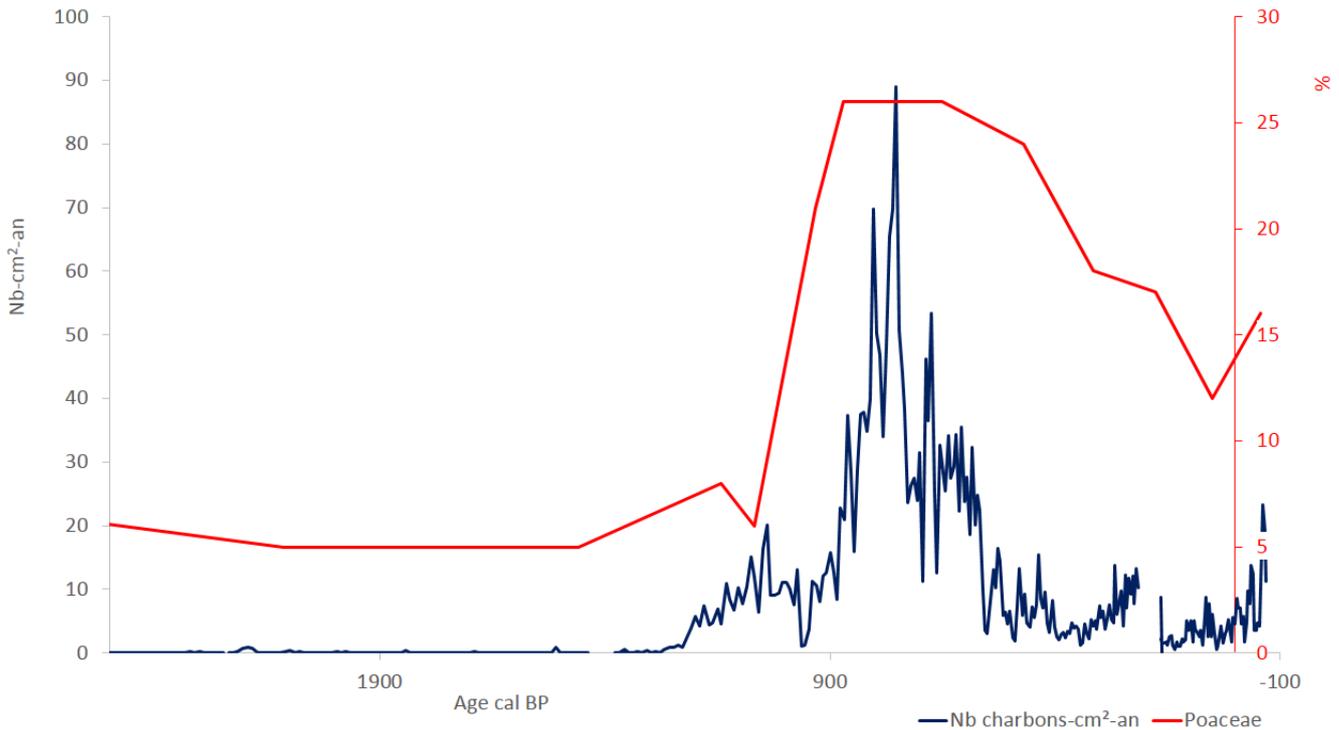


Figure 29. Evolution des charbons (nb-cm²-an) et des Poaceae (%) du lac Mahasarika de 2500 à -100 ans BP.

L'évolution des enregistrements de charbons par cm² et par an ainsi que celle du taxon Poaceae (%) sont enregistrées sur une période allant de 2500 ans BP à la période actuelle (Fig. 29). Les valeurs pour chaque indicateur sont stables et relativement faibles jusqu'à environ 1250 ans BP. A partir de 1250 ans BP, l'influx des particules de charbon devient continu, le pourcentage de grains de pollen de Poaceae augmente quant à lui vers 1150 ans BP. Le taxon Poaceae est relativement constant entre 900 et 500 ans BP (autour de 25%), c'est au cours de cette phase que l'influx maximum de charbon est enregistré (vers 750 ans BP). Le nombre de charbon par cm² et par an diminue après 750 ans BP et le pourcentage de Poaceae baisse après 500 ans BP. Une nouvelle augmentation des deux indicateurs est enregistrée vers -50 ans BP. Vers 300 ans BP, il y a une zone sans valeur qui est liée au fait que l'on a deux sections de carottes avec un gap de 5cm.

3.3.2 Analyse entre site pour chaque indicateur

Le signal des charbons sédimentaires : Lac maudit / Lac Mahasarika

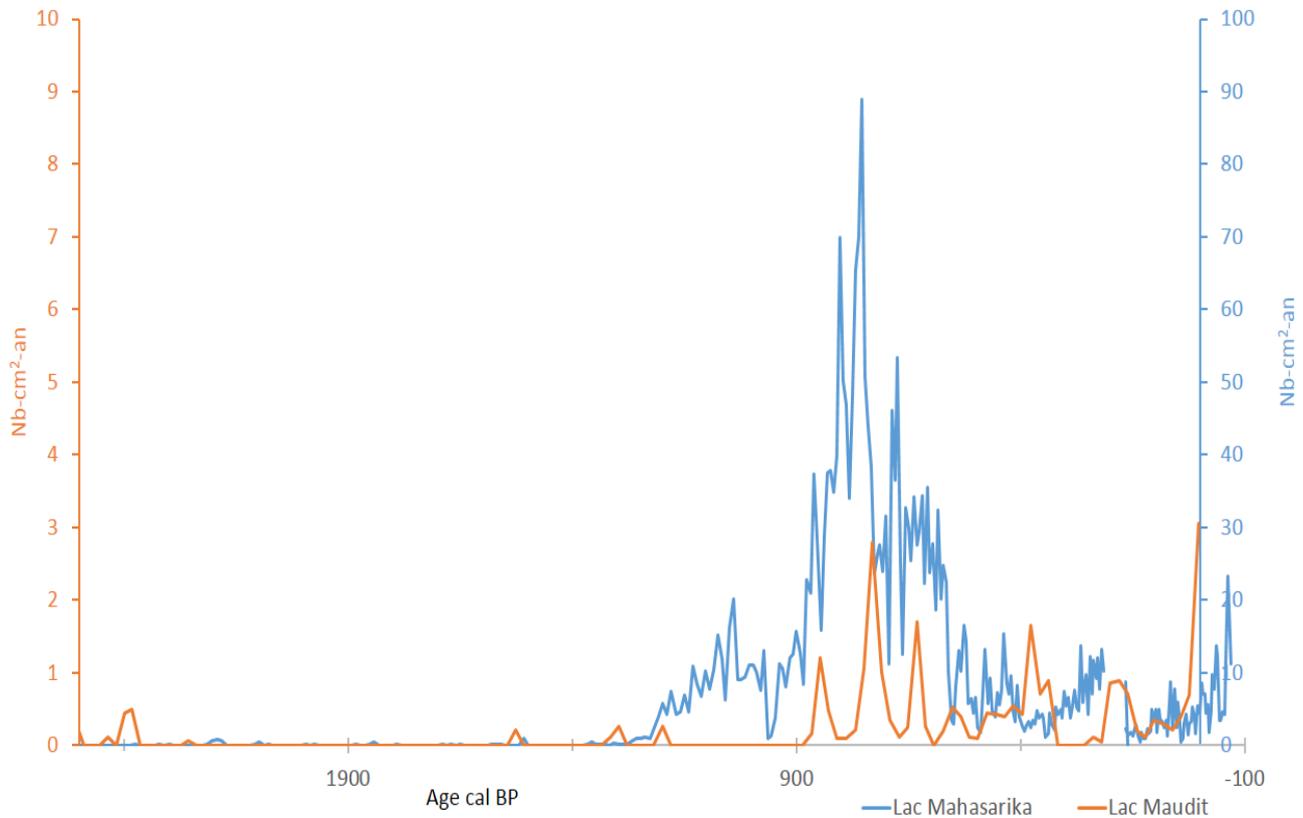


Figure 30. Influx des charbons pour le lac Maudit et le lac Mahasarika de 2500 à - 100 ans BP. L'axe des ordonnées de droite correspond au lac Maudit et celui de gauche au lac Mahasarika.

La Figure 30 compare les influx de charbons à l'échelle respective des deux lacs, en effet un facteur de 1 à 10 est appliqué entre les deux sites, les particules de charbons sont dix fois plus nombreuses dans le lac Mahasarika ce qui représente la différence majeure entre ces deux enregistrements. La tendance globale est similaire sur l'ensemble de la séquence. De 2500 à 1250 ou 900 ans BP (en fonction du lac), les feux sont très faibles. Les enregistrements de charbon deviennent continus à partir de 1250 ans BP dans le lac Mahasarika et 900 ans BP pour le lac Maudit. Une augmentation abrupte des particules de charbon est enregistrée entre 900 et 700 ans BP et se poursuit par une baisse du nombre de particules par cm² et par an dans les deux lacs.

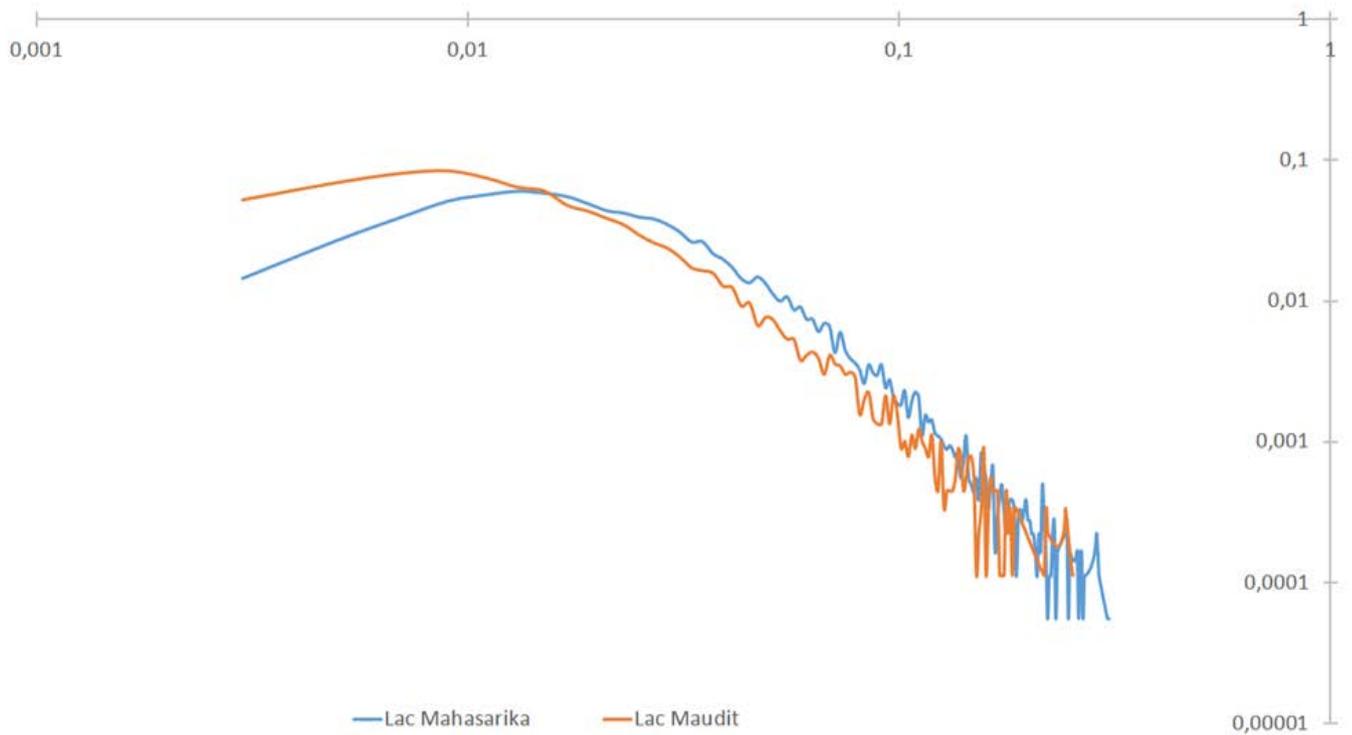


Figure 31. Distribution de la surface moyenne des micro-charbons pour chaque lac.

La Figure 31 représente la distribution de la surface de chaque particule de charbons pour les deux lacs et montre clairement que les particules qui se déposent dans le lac Maudit sont deux fois plus petites que dans le lac Mahasarika. En effet, le mode est proche de 0.01 pour le lac Maudit alors qu'il se situe autour de 0.02 pour le lac Mahasarika

Evolution du taxon Poaceae : Lac Maudit/ Lac Mahasarika

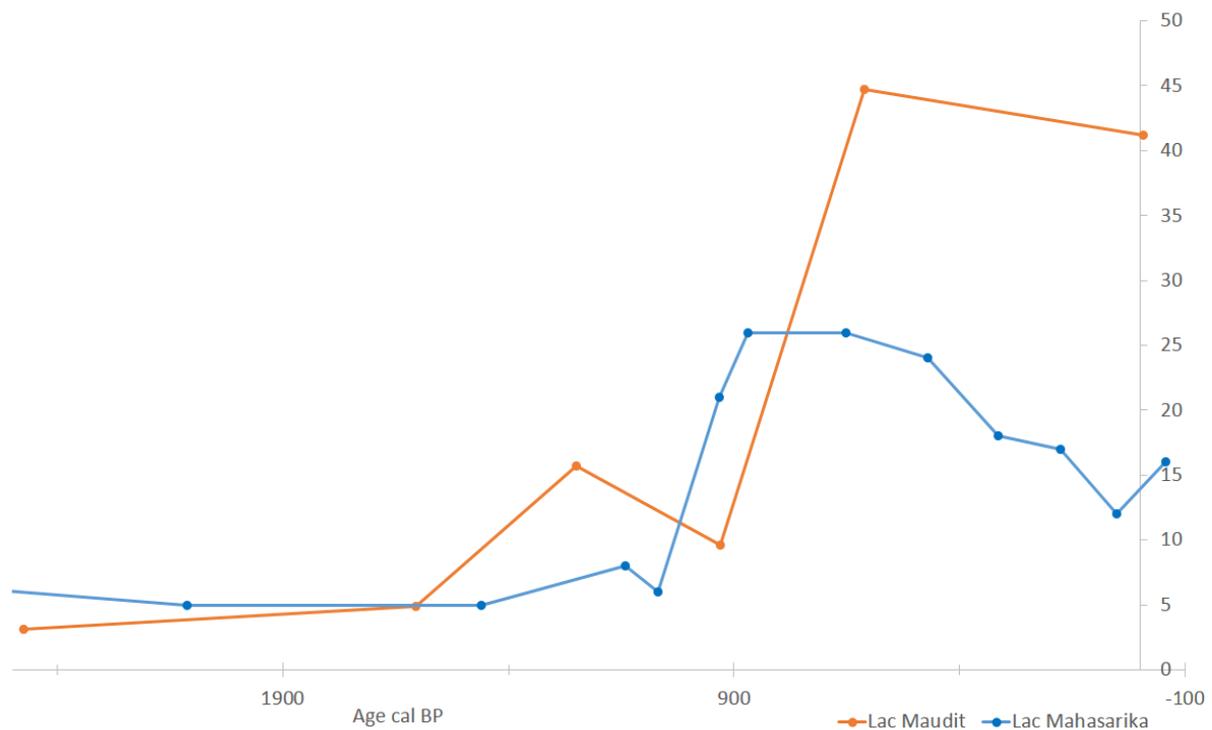


Figure 32. Courbes comparatives du % de Poaceae enregistrées dans chaque lac de 2500 à 0 ans BP

Les courbes qui représentent l'évolution du pourcentage de Poaceae sur chaque site (courbe orange pour le lac Maudit et bleue pour le lac Mahasarika) ont un profil général assez proche (Fig. 32). Des valeurs de pourcentages faibles du taxon sont observées de 2500 à 1150 ans BP pour le lac Mahasarika et 900 ans BP pour le lac Maudit. Ensuite, une forte augmentation est enregistrée dans les deux lacs. De 900 ans BP jusqu'à la période actuelle, le pourcentage de Poaceae reste relativement stable dans les sédiments du lac Maudit (entre 40 et 45%) tandis qu'il diminue après 500 ans BP dans le lac Mahasarika pour atteindre 15%. Une différence importante entre les deux enregistrements concerne le nombre d'échantillons traités qui est deux fois plus important pour le lac Mahasarika ce qui donne une meilleure précision dans le temps. La seconde différence est un décalage d'une centaine d'années lors de la forte augmentation de Poaceae, la progression est plus précoce dans le lac Mahasarika.

3.3.3 Synthèse de l'évolution comparée des charbons et Poaceae entre le lac Maudit et le lac Mahasarika

Les enregistrements évoluent globalement de la même façon sur les deux sites mais avec un léger décalage dans le temps. Dans le lac Mahasarika, les enregistrements continus de charbons débutent environ 400 ans plus tôt que dans le lac Maudit et se font de manière très progressive (environ 550 ans entre le début de l'enregistrement des charbons et l'influx maximum) tandis que dans le lac Maudit le nombre de particules augmente très rapidement, moins de deux cent ans entre le début de l'enregistrement et l'influx maximal. Néanmoins, les pics d'influx de charbons sont très proches, vers 750 ans BP pour le lac Mahasarika et autour de 730 ans BP pour le lac Maudit. Après ces valeurs maximales, la présence de charbons reste continue mais décroît dans les deux lacs. On observe une évolution commune des Poaceae qui se traduit par une première augmentation (avant 1000 ans BP) qui dure environ 300 ans sur les deux sites, suivie par une diminution dans les deux lacs. Ensuite, les pourcentages de Poaceae augmentent fortement sur chaque site mais également avec un décalage dans le temps. L'augmentation débute vers 1150 ans BP pour le lac Mahasarika et vers 900 ans BP pour le lac Maudit. Dans le lac Mahasarika, l'influx maximal des charbons (750 ans BP) a lieu pendant la période où le pourcentage de Poaceae est le plus élevé (870-650 ans BP). L'évolution des bioindicateurs est légèrement différente dans le lac Maudit car la période d'augmentation des Poaceae et la hausse des charbons débutent toutes les deux vers 900 ans BP. A partir de 500 ans BP, les Poaceae enregistrées dans le lac Mahasarika diminuent graduellement pour atteindre 12 % vers 50 ans BP. A contrario, le pourcentage de Poaceae reste élevé et stable dans le lac Maudit (42%) jusqu'à l'actuel. Finalement, la différence majeure observée entre les deux lacs concerne l'enregistrement des charbons sédimentaires ; ils sont dix fois plus nombreux dans le lac Mahasarika.

4. Discussion

L'étude des différents bioindicateurs notamment les micro-charbons ainsi que les grains de pollen provenant des deux séquences sédimentaires nous ont apporté des informations sur l'évolution des feux ainsi que la transformation de la végétation au cours des 25 000 dernières années dans le massif de la montagne d'Ambre située à l'extrême Nord de Madagascar. Les deux autres bioindicateurs que nous avons tenté d'étudier, les diatomées et les phytolithes, ont été retrouvés en quantités vraiment très faibles ne permettant pas d'obtenir de résultats exploitables.

4.1. Absence de bioindicateurs

Les échantillons traités provenant des sédiments du lac Maudit ne contenaient pas de phytolithes identifiables et seulement quelques restes de silice amorphe. L'état de conservation des phytolithes qui se déposent dans le fond des lacs semble être dépendant du degré de bioturbation et de la géochimie des sédiments lacustres, et surtout du pH (Piperno, 1988). Les phytolithes sont fortement altérés dans les sols alcalins et le taux de dissolution augmente avec un pH $\geq 8,5$, (Alexandre & al., 1997a). La raison la plus probable de l'absence de phytolithes dans les sédiments du lac Maudit est le pH car il est actuellement de 8 ce qui correspond à un pH alcalin propice à l'altération des phytolithes. Les sols riches en oxyde de fer et d'aluminium du bassin versant ne sont aussi peut-être pas très propices à leur conservation. D'après Caroline Stromberg (non publié), les sédiments très riches en matière organique sont souvent dépourvus de phytolithes ; les sédiments du lac Maudit, qui présentent cette particularité, confirme cette remarque, sans que l'on puisse toutefois bien savoir la raison précise de cette absence de phytolithes.

Le mauvais état de conservation des assemblages de diatomées semble également dépendre en partie du pH (≥ 8) du lac Maudit. Le pH est un paramètre structurant des communautés de diatomées. Il intervient à travers les processus biochimiques des cellules (Taraldsvik & Myklestad, 2000). L'exposition à une diminution du pH permettrait une croissance plus rapide des diatomées (Wu & al, 2014) et plus généralement une amélioration de la biomasse de la communauté phytoplanctonique (Feng & al., 2009 ; Tortell & al., 2008). Les lacs ayant un milieu acide comme Ambohimanala et Dorodosy (Gasse & Tékaiïa, 1983) et le lac Tritrivakely (pH = 5.5) enregistrent des assemblages de diatomées dans leurs sédiments. Au début de

l'Holocène, une tourbière se développe sur le lac Tritrivakely et c'est à partir de ce moment qu'il n'y a plus d'enregistrement de diatomées dans les sédiments du lac. La diminution du pH et du carbone dans le lac entre 9800 et 7000 ans BP aurait entraîné un changement des conditions ombrotrophiques et la disparition des diatomées. Il est tout à fait probable que des conditions similaires se soient produites dans le lac Maudit lors de la mise en place de la tourbière, ce qui pourrait en partie, expliquer l'absence de diatomées. Les diatomées d'eaux douces de Madagascar ont fait l'objet de diverses études notamment celles de Manguin (Annexe 3), (revue algologique, 1941), Manguin & Bourelly (1949), Lenoble & Manguin (1949). Les diatomées étant des indicateurs climatiques et écologiques, lorsqu'elles sont bien conservées dans les sédiments. Rakotondrazafy (1987, 1992), Rafamantanantsoa (1991, 1995), Burney (1997), Gasse (1983) ont réalisé des études sur les diatomées provenant de lacs et de marécages de Madagascar comme ceux du lac de cratère volcanique de Tritrivakely (Gasse et Van Campo., 2001), du lac Itasy, du marais d'Ampasambazimba et de nombreux autres sites des Hautes Terres. En dépit des faibles concentrations en silice de ces sites, de nombreuses diatomées ont pu être identifiées (Gasse, 1983). L'analyse et l'interprétation des assemblages de diatomées sont basées sur l'identification des formes comme pour les grains de pollen et permettent d'établir une classification en fonction du milieu. Les assemblages de diatomées auraient pu fournir des informations sur les périodes d'assèchement du lac ainsi que sur la mise en place de la tourbière qui s'est développée sur le lac Maudit. Il a par exemple été défini que les changements hydrologiques saisonniers et interannuels d'un lac peuvent être mis en évidence par l'identification des différents types de diatomées (Gasse & Van Campo, 2001). Les assemblages de diatomées du lac Tritrivakely qui se situe dans le Centre de Madagascar ressemblent à ceux que l'on trouve dans les régions volcaniques d'Afrique de l'Est (Gasse & Van Campo, 2001). Ils ont permis de démontrer que le bilan hydrique des lacs est contrôlé par le climat régional.

4.2. Evolution des bioindicateurs au cours de la période pré-anthropique

4.2.1. Enregistrement des feux

Entre 14 500 et 13 500 ans BP, des évènements de feux sont mis en évidence par l'enregistrement des micro-charbons. Les concentrations de particules de charbons bien qu'étant les plus importantes enregistrées pour la période pré-anthropique restent toutefois bien moins élevées que les concentrations post-anthropiques à partir de 1250 ans BP. L'origine naturelle de ces feux, pendant cette période de transition entre le dernier glaciaire et la période humide africaine, pourrait être expliquée par une augmentation des orages et de la foudre (Kozlowski & Ahlgren, 1974) associée à une végétation plus pyrophile (Koechlin & al., 1974). Toutefois, les concentrations de charbons restant très faibles pendant cet épisode, avec souvent moins de 3 particules par échantillon d'un centimètre cube, nous indiquent que les feux ne se produisaient pas à proximité immédiate du Lac Maudit.

4.2.2. Dynamique de la végétation

Avant 15 000 ans BP, les paysages de la montagne d'Ambre sont dominés par une végétation de montagne qui est liée à un climat froid et sec. Le taxon Ericaceae qui domine les assemblages palynologiques du lac Maudit mais aussi la végétation du lac Tritrivakely (Gasse & Van Campo, 1998) est spécifique à cette végétation de la fin du Pléistocène supérieur (Gasse, 2000). A partir de 15 000 ans BP, débute la période humide africaine qui dure jusqu'à environ 5 000 ans BP. Elle est caractérisée par une augmentation des précipitations ainsi que des températures (Wang & al, 2019.). Dans l'environnement du lac Maudit et du lac Tritrivakely (Gasse & Van Campo, 1998), on observe une diminution significative de la végétation de montagne notamment du taxon Ericaceae. Au cours de cette période, s'opère une modification importante de la végétation locale et régionale dans le lac Maudit. Les espèces représentatives de la végétation de montagne sont remplacées par les taxons de la forêt humide sempervirente dans les enregistrements polliniques du lac Maudit. La forêt humide de Madagascar possède une grande diversité de taxons arborés tels que *Macaranga*, *Elaeocarpus*, Moraceae et *Celtis* (Gasse, 1998 ; Burney, 1988). Ces espèces vont se développer dans l'environnement des lacs Maudit et Tritrivakely à partir de 15 000 ans BP. Bien que la forêt humide devienne dominante, des modifications plus ou moins progressives s'opèrent

dans les différents groupes de végétation. C'est le cas notamment des taxons *Podocarpus* et *Myrica* qui remplacent progressivement Ericaceae entre 15 000 et 10 000 ans BP. Cette phase est intéressante à noter parce qu'elle correspond à la courte période d'augmentation du signal incendie notée précédemment. Le taxon *Myrica*, présent entre 15 000 et 13 000 ans BP est associé à l'ouverture des environnements forestiers d'altitude (Assi-Kaudjhis & al., 2008).

Après 5500 ans BP, le taxon aquatique *Potamogeton* augmente dans le lac Maudit. *Potamogeton* qui est caractéristique de milieux aquatiques peu profonds, marque probablement une diminution du niveau du lac liée à la diminution des précipitations. Celle-ci correspond à la fin de la période humide africaine. Cependant, cette diminution des précipitations ne semble pas avoir affecté la forêt qui montre très peu de changement jusqu'à 1000 ans BP.

4.3 Evolution des bioindicateurs après 1250 ans BP

Cette période que nous faisons débiter à partir 1250 ans BP est marquée par une forte augmentation des feux et se poursuit par des transformations importantes de la végétation.

4.3.1 La dynamique des feux

Une augmentation très marquée de la concentration en charbons sédimentaires débute vers 1250 ans BP dans les deux lacs mais ne se déroule pas exactement de la même façon. Dans le lac Mahasarika, l'influx est continu dès 1250 ans BP puis il connaît une forte augmentation à partir de 950 ans BP. Les valeurs maximales se situent entre 750 et 730 ans BP puis elles diminuent progressivement. Il faut par contre, attendre 900 ans BP pour que l'enregistrement de charbons dans les sédiments du lac Maudit devienne continu. Avant cette date, les charbons sont présents de manière épisodique. La concentration la plus élevée se situe à la même période, vers 750 ans BP, que pour le lac Mahasarika, puis les charbons diminuent graduellement. Par le biais de différentes études (Burney & al., 2003 ; Crowley, 2010), il a été démontré que les humains sont présents dans le Nord de Madagascar à partir de 1300 ans BP ce qui coïncide avec le début de l'enregistrement épisodique dans le lac Maudit et en continu dans le lac Mahasarika des micro-charbons sédimentaires. La forte augmentation de la concentration en particules (depuis 900 ans et surtout entre 750 et 730 ans BP) correspond

très probablement au développement de la population et une intensification des activités de brûlis. Cependant, le climat a pu également jouer un rôle dans l'augmentation des feux. En effet, une sécheresse importante s'est produite vers 1000/900 ans BP dans le Sud-ouest de l'océan Indien (Li, 2020). Cet événement climatique coïncide avec l'augmentation du nombre de charbons dans le lac Mahasarika et l'enregistrement continu des particules dans le lac Maudit, la sécheresse a probablement contribué à l'expansion des feux provoqués par les humains. Il est ainsi probable que cette sécheresse ait fait basculer en plaine un écosystème herbacé/forestier résilient aux perturbations à un écosystème ouvert, essentiellement herbacé, soumis à des feux réguliers et maintenus ouverts jusqu'à aujourd'hui encore. En effet, la distribution des ratio W/L dans le lac Mahasarika, qui renseigne sur le type de biomasse brûlée (Aleman et al., 2013), passe de valeurs comprises entre 0,2 - 0,8 avant *i.e* 1000 ans BP à des valeurs systématiquement centrées autour de 0,2 caractéristiques d'une biomasse herbacée brûlée.

Si la temporalité des apports de micro-charbons est assez commune aux deux lacs, il y a une différence significative entre les deux séquences sédimentaires en termes de quantité de micro-charbons déposés. En effet, elle est dix fois plus importante dans les sédiments du lac Mahasarika. Nous interprétons cette différence d'enregistrement de par la position géographique des lacs vis-à-vis de la source de production, c'est-à-dire la localisation des feux. Actuellement, la forêt tropicale humide entoure les deux lacs, et les images satellites et aériennes indiquent qu'elle est assez intacte (Vieilledent & al., 1998). Ceci nous confirme que les micro-charbons, au moins des couches superficielles, mais aussi très probablement du dernier millier d'années, proviennent d'une source plus lointaine. Les zones d'origine de ces feux sont donc très certainement les plaines et les savanes qui se trouvent entre la côte et le piedmont du massif d'Ambre. Les particules ont été transportées par les vents ascendants liés au relief. Le Nord-est de Madagascar subit l'anticyclone des Mascareignes pendant l'été austral qui engendre les alizés du Sud-est. Les basses pressions équatoriales situées au Nord de l'île provoquent la mousson du Nord-ouest. Le contact de ces masses d'air forme la zone de convergence intertropicale pendant la période chaude et engendre des précipitations. Sous les vents de l'alizé, s'exercent les effets de foehn, ce phénomène est caractéristique des régions montagneuses, il résulte de la rencontre de la circulation atmosphérique et du relief et oblige une partie de la masse d'air à franchir les sommets (Delmas & al., 2007).

Les vents provenant du Nord et du Nord-est transportent diverses particules (micro-charbons, grains de pollen) qui vont se déposer sur les reliefs, dans les lacs et qui se retrouvent piéger dans les sédiments.

Un facteur important est la position de chaque lac par rapport à la ligne de crête qui traverse le massif d'Ambre. En effet, le lac Mahasarika se trouve sur le versant Est, ce qui le place sur le versant « au vent » tandis que le lac Maudit se situe sur le versant Ouest de la montagne d'Ambre sur le versant « sous le vent ». Comme les vents dominants proviennent de l'est, il semble donc plus logique que le lac Mahasarika reçoive plus de particules de charbon. Cela est également renforcé par son altitude plus basse que celle du lac Maudit mais aussi par sa proximité avec la lisière de la forêt avec la savane. Le lac Maudit quant à lui, se situe au cœur de la forêt qui a certainement agit comme un filtre physique lors du transport des particules de charbon par le vent (Clark, 1988). Ces différents facteurs peuvent expliquer en partie la différence importante de concentration de micro-charbons enregistrée entre les deux lacs. La source de production de charbons étant très éloignée du lac Maudit entraîne une présence très faible de particules avant 900 ans BP. Le lac Maudit enregistre les feux de manière continue seulement après 900 ans BP lorsqu'ils deviennent plus fréquents et intenses.

Les micro-charbons provenant des deux lacs ont été mesurés, la surface moyenne calculée pour chaque lac montre que les charbons sédimentaires du lac Maudit sont deux fois plus petits que ceux de Mahasarika. Cette information sur la taille des charbons confirme notre hypothèse sur la distance à la source et sont en accord avec les travaux de Patterson (1987) qui montrent que les feux produisent des particules de différentes tailles dont les plus petites se déposent loin de la source. Il a été estimé que les particules supérieures à 160µm reflètent des feux ayant eu lieu dans un périmètre inférieur à 1km dans un environnement forestier (e.g. Clark & al., 1998 ; Lynch & al., 2004) et probablement supérieur à 10km dans les milieux ouverts (Duffin et al., 2008). Cette information semble démontrer le fait que les charbons sédimentaires proviennent d'un signal régional et que la source c'est-à-dire les feux, sont plus éloignés du lac Maudit. Toutefois, l'interprétation des résultats concernant les influx de micro-charbons est complexe car une partie des particules s'est probablement retrouvée piégée dans la tourbière qui se développe sur la partie haute de la séquence du lac Maudit. Des analyses conjointes des parties tourbeuses et lacustres qui ont probablement enregistré les

mêmes périodes pourraient nous aider à mieux interpréter les processus taphonomiques des dépôts de charbons sédimentaires de ce lac.

Enfin, comme abordé précédemment, la morphologie des micro-charbons permet d'estimer le type d'essence qui a brûlée. Si l'on observe la distribution du W/L des charbons à partir de 1250 ans BP dans les deux lacs, les particules avec un ratio moyen W/L inférieur à 0.5 sont les plus présentes. Il semble donc que la majorité des micro-charbons présents dans les deux lacs proviennent d'une biomasse herbacée, ce qui semble être en accord avec les enregistrements de Poaceae réalisés sur chaque site.

4.3.2 Dynamique de végétation

La dynamique récente de la végétation est globalement similaire sur les deux sites mais il y a une modification notable de la végétation plus précoce pour le lac Mahasarika. Le développement d'une tourbière sur une partie du lac Maudit complique l'interprétation des résultats. En effet, outre la production par les végétaux constitutifs de la tourbière et le fait qu'une partie des grains de pollen régionaux ont pu rester piégés dans la tourbe, il devient difficile de distinguer le signal régional du signal local, et notamment celui des Poaceae.

Le remplacement d'un écosystème herbacé/forestier vers un milieu ouvert composé essentiellement d'herbacés est commun à tous les enregistrements polliniques de l'île mais la résolution temporelle peut être différente en fonction de la localisation des lacs. Cette transformation commence à partir de 1000 ans BP dans le lac Mahasarika ainsi que dans les lacs Kavitaha (Burney & al., 1985) et Tritrivakely (Gasse & Van Campo, 1998) et se poursuit jusqu'à environ 700 ans BP. Il faut attendre 900 ans BP pour observer cette modification de la végétation dans le lac Maudit. Si l'on regarde l'évolution d'espèces représentatives de la forêt humide qui sont communes à ces lacs, on constate que le taxon *Celtis* diminue fortement dans les quatre lacs. Le taxon *Trema*, très présent dans le lac Mahasarika et Kavitaha avant 1000 ans BP évolue différemment. Il enregistre une forte baisse dans le lac Kavitaha tandis qu'il augmente dans le lac Mahasarika. Dans le lac Maudit, *Trema* est plus représenté après 900 ans BP qu'avant la transformation de la végétation. Ce taxon est caractéristique des lisières de forêts ainsi que des forêts perturbées (Koechlin, 1974). Cette différence peut s'expliquer par le fait que dans les sédiments du lac Maudit et Mahasarika, on enregistre majoritairement la végétation régionale tandis que dans le lac Kavitaha c'est la végétation locale qui est

enregistrée. La végétation enregistrée représente majoritairement la végétation des plaines côtières, les grains de pollen sont transportés par le vent et se déposent dans les lacs. De nombreux taxons sont anémophiles (Moore, 2001), ce phénomène s'accroît en régions montagneuses où les vents ascendants transportent en amont les grains de pollen (Ortu & al, 2006).

Ce remplacement de l'écosystème herbacé/forestier par un environnement essentiellement composé d'herbacés va s'accroître aux alentours de 700 ans BP où le pourcentage de pollen arboré chute considérablement sur l'ensemble des sites. L'augmentation des taxons *Trema* et *Macaranga-Mallotus* dans les lacs Maudit et Mahasarika peut être liée au fait que ce sont des espèces pionnières qui ont une forte tolérance pour les sols pauvres (Brokaw, 1987), cette hausse peut être consécutive à des conditions plus sèches. Le recul important des espèces de la forêt humide de moyenne altitude ainsi que la disparition presque totale des taxons de la végétation de montagne sont caractéristiques de ce changement de l'écosystème. Après 1000 ans BP, une augmentation des taxons aquatiques notamment les Cyperaceae est commune dans les deux lacs. Cette hausse pourrait être liée à la sécheresse enregistrée vers 1000/900 ans BP. La diversité des taxons aquatiques est plus grande dans le lac Maudit et l'augmentation des Cyperaceae y est plus importante. *Potamogeton* s'est développé vers la fin de la période humide africaine dans le lac Maudit et reste stable jusqu'à la période actuelle. Ce taxon se développe de préférence dans les milieux peu profonds, c'est pourquoi on le trouve dans les sédiments du lac Maudit qui a une profondeur de seulement 3 mètres. La mise en place d'une tourbière sur le lac Maudit vers 1000 ans BP peut expliquer le pourcentage de Poaceae plus élevé que dans le lac Mahasarika. La présence de Cyperaceae est aussi plus élevée dans le lac Maudit car ce taxon peuple spécifiquement les tourbières, la même augmentation a pu être observée après le développement de la tourbière dans le lac Tritrivakely au début de l'Holocène. L'augmentation importante des Poaceae à partir de 1000 ans BP est certainement liée aux facteurs anthropiques et/ou climatiques sinon elles auraient également été présentes en quantité importante avant 1000 ans BP.

4.4 Quels sont les facteurs liés aux changements environnementaux du Nord de Madagascar ?

4.4.1 Le rôle du climat

Comme le montre nos données provenant du lac Maudit (pollen) ou celles issues des enregistrements sédimentaires du lac Tritrivakely (pollen et diatomées) situé dans le centre de l'île, la végétation est influencée par les changements climatiques (Gasse & Van Campo, 1998). Au cours de la période glaciaire, la température moyenne était plus basse qu'aujourd'hui, les taxons de la végétation de montagne étaient dominant notamment Ericaceae. Un réchauffement s'est opéré à partir de 17 000 ans BP et s'intensifie vers 15 000 ans BP ce qui correspond au début de la période humide africaine. Ces changements ont pu avoir une incidence sur l'écosystème notamment sur les épisodes de feux (Burney, 1987). Si l'on regarde les enregistrements de micro-charbons du lac Maudit, on observe des épisodes de feux compris entre 14 500 et 12 000 ans BP et un remplacement d'un écosystème de végétation de montagne par les espèces représentatives de la forêt humide de moyenne altitude. Ensuite, le climat de l'Holocène a pu être reconstruit en partie grâce aux enregistrements isotopiques réalisés à partir des spéléothèmes de la grotte d'Anjohibe. Du début au milieu de l'Holocène (9100 à 4900 ans BP), le climat était humide mais durant cette période une série de sécheresses importantes ont eues lieu notamment entre 4800 et 4600 ans BP ce qui coïncide avec la fin de la période humide africaine. Nos enregistrements polliniques du lac Maudit, ne montrent pas de modification de la végétation terrestre liée à cet événement mais une augmentation du taxon semi-aquatique Cyperaceae. Au cours de la seconde moitié de l'Holocène, le climat est plus sec et plus stable, cette phase durera jusqu'à environ 940 ans BP. La fin de l'Holocène enregistre une tendance majeure à l'aridité, quatre épisodes de méga-sécheresse se déroulent au cours de cette période dont celui à 900 ans BP (Wang & al., 2019) qui coïncide avec la hausse significative des micro-charbons dans les lacs Maudit et Mahasarika. Cette sécheresse abrupte qui se produit vers 1000/900 ans BP est également mise en évidence dans le Sud-ouest de l'océan indien par les enregistrements isotopiques de spéléothèmes provenant de l'île de Rodrigues (Li & al., 2020). Les analyses polliniques réalisées à partir des sédiments du lac Mitsinjo situé au Nord-ouest de Madagascar semblent confirmer cette sécheresse aux alentours de 1000/900 ans BP, ce qui correspond à

l'augmentation abrupte des Poaceae et de Cyperaceae dans nos enregistrements. Cette période d'aridité a pu modifier le niveau du lac Maudit ainsi que ses paramètres physiologiques et favoriser la mise en place de la tourbière qui recouvre actuellement une grande partie du lac.

4.4.2 Premiers impacts humains sur l'environnement à Madagascar

La période où les humains sont arrivés à Madagascar est toujours incertaine et sujet à débats. Des ossements d'oiseaux-éléphants portant des traces de découpe péri-mortem réalisées à l'aide d'outils et imputables à l'être humain ont été datés à 10 500 ans BP et 6300 ans BP (Hansford & al., 2018). Ces ossements ont été trouvés dans le Sud de l'île mais aucune preuve archéologique, comme les outils qui sont à l'origine de ces marques de découpe n'ont été découverts à proximité. Il est tout à fait envisageable qu'une occupation éphémère des humains avec une densité peu importante de population ait eu lieu à différentes périodes. Mais, il est pour le moment et en l'état actuel des recherches difficiles d'établir une éventuelle présence humaine permanente pour cette période. Les populations de type cueilleurs/chasseurs ont un mode de vie qui ne laisse peu ou quasiment pas d'impact visible sur l'environnement ce qui ne permet pas d'obtenir des preuves directes de leur présence (Douglass & al., 2020). Des outils microlithiques découverts dans le Nord de l'île ont été datés vers 4000 ans BP. Cependant il semblerait que ces outils se trouvaient dans des sédiments plus anciens que les outils eux-mêmes, ce qui serait lié au phénomène de bioturbation et fausserait les dates obtenues (Dewar & al., 2013). Approximativement à la même période (3810 ±35 ans BP), des traces de découpe ont été mises en évidence sur des fémurs d'hippopotames trouvés dans la grotte d'Anjohibe dans le Nord-ouest (Gommery & al., 2011). Par le biais d'analyses isotopiques réalisées sur des spéléothèmes issus de cette même grotte, Wang suggère une présence humaine dès 2500 ans BP (Wang & al., 2019). Mais des recherches complémentaires paraissent nécessaires pour confirmer ces données (Anderson & al, 2018 ; Wang & al, 2019). Les datations au ¹⁴C réalisées sur les différents ossements ainsi que sur des outils, les analyses isotopiques (spéléothèmes) laissent penser que les humains auraient pu être présents à Madagascar bien avant les 2000 dernières années (Douglass & al., 2020) mais l'absence de preuves directes fait que ces données restent hypothétiques. Il semblerait que 75% de la superficie de Madagascar reste à explorer sur le plan archéologique.

Les sites les plus anciens qui pourraient contenir des restes de campements éphémères utilisés par une population nomade sont les plus difficiles à localiser (Davis & al., 2020). De nouvelles preuves archéologiques c'est à dire des traces d'activité humaine passée confirmeraient l'origine anthropique de certaines découvertes et apporteraient des informations complémentaires aux études paléoécologiques. Nos résultats (charbons sédimentaires, grains de pollen) ne montrent pas de modification de l'environnement pour cet intervalle de temps qui se situe entre le début et le milieu de l'Holocène. Il en est de même pour la période comprise entre 2500 et 2000 ans BP qui correspond à la première phase de déclin de la diversité de la mégafaune où les grands spécimens auraient disparu (Crowley, 2010). A Madagascar, on observe des décalages temporels dans l'enregistrement des premiers impacts humains. Si l'on se base sur les études palynologiques ainsi que sur la stratigraphie des charbons sédimentaires, il semble que les changements aient débuté dans le Sud-ouest de l'île vers 1900 ans BP (Burney, 1987a, c, 1993). Ces modifications ont débuté plus tardivement dans la région des Hautes Terres à partir de 1300 ans BP. Elles se traduisent par des hausses importantes des influx de charbons dans les sédiments du lac Kavitaha vers 1300 ans BP (Burney et al, 1985 ; Burney, 1986 ; 1987a) ainsi que dans le lac Tritrivakely (1240±100 ans BP). La transformation de la végétation débute aux alentours de 1000 ans BP pour ces deux lacs et se poursuit jusqu'à 700 ans BP (Burney & al., 1985 ; Gasse & Van Campo, 1998), et se produit approximativement à la même période que le changement de végétation que nous avons observé dans nos lacs. Une découverte réalisée sur le site de Lakaton'i Anja qui est un vaste abri sous roche situé dans l'extrême Nord de Madagascar repousserait la présence humaine dans cette région. En effet, des fragments de charbon de bois ont été découverts et datés à 1680 ± 65 ans BP et à 1300 ± 80 ans BP. Cet abri semble avoir été utilisé sur des courtes périodes par des individus qui exploitaient les ressources naturelles locales (Dewar, 1984) et certainement de manière épisodique. La découverte du second fragment de charbon correspond approximativement à la période où la présence humaine a été datée dans le Nord de l'île et, avec l'enregistrement continu des charbons dans le lac Mahasarika vers 1250 ans BP. Il semble que cette période marque la fin d'un mode de vie basé sur la disponibilité des ressources naturelles (cueillette, chasse, pêche) au profit d'un développement des activités agro-pastorales. Il est fort probable qu'une hausse importante de la population ait débutée à cette période. Ce changement du mode de vie se traduit par une modification de la végétation vers des milieux ouverts ce qui indique des perturbations

importantes qui induisent des modifications de l'écosystème naturel. L'élément principal de ces perturbations est probablement l'utilisation du feu pour la mise en place des cultures ainsi que des pâturages pour le bétail (Ickowitz, 2006). Des restes de riz datés vers 1350 ans BP ainsi que des cultures anciennes (1000 ans BP) confirment une présence humaine dans le Nord-ouest de l'île (Crowther & al., 2016). L'apparition de *Sporomiella* (spore présente dans le fumier) a été datée vers 1130 ans BP dans les sédiments du lac Amparihibe (Nosy Be), elle pourrait correspondre à l'introduction de bétail (Burney & al., 2003). De plus, elle coïncide avec l'augmentation des charbons présents dans les sédiments de cet enregistrement mais également avec les hausses progressives de charbon enregistrées dans les sédiments du lac Mahasarika. Sur l'île de Nosy Be, des preuves archéologiques (céramiques, os de tortue...) ont été datées entre 1000 et 650 ans BP, ce qui suggère que la plupart des côtes et l'intérieur de l'île étaient habités (Dewar & Wright, 1993). Le marais de Bénavony qui se situe dans la forêt humide du Nord-ouest enregistre plus tardivement la présence de *Sporomiella* et l'augmentation des micro-charbons qui sont continus à partir de 800 ans BP, ce qui se rapproche des enregistrements de micro-charbons du lac Maudit qui deviennent continus à partir de 900 ans BP. La seconde phase d'extinction de la mégafaune a été datée entre 1000 et 500 ans BP, les humains seraient en grande partie responsables de la disparition de ces animaux (Crowley, 2010). En effet, l'intensification de la chasse, la modification de l'environnement liée au développement des activités agro-pastorales, l'introduction de nouvelles espèces ainsi que l'augmentation de la population auraient pu entraîner ou tout du moins participer à la disparition de ces mammifères. La sécheresse qui s'est produite entre 1000 et 900 ans BP joue probablement un rôle dans l'histoire des feux mais elle n'est pas le facteur qui a initié ces transformations car les feux ont débuté quelques siècles auparavant. La période d'aridité coïncide avec l'augmentation de la concentration de micro-charbons, la sécheresse a pu jouer le rôle de catalyseur dans l'expansion des feux provoqués par les humains. La modification de l'environnement commence par une augmentation des feux qui se traduit par une augmentation des influx de charbons et se poursuit par un remplacement d'un écosystème herbacé/forestier en environnement ouvert composé majoritairement d'herbacés. Ce changement de l'environnement semble être la conséquence à la fois de l'impact anthropique et du climat. Les humains ont certainement initié ces modifications et le climat a accentué ses effets notamment vers 1000/900 ans BP avec une période de forte sécheresse. Toutefois, les bioindicateurs que nous avons utilisés ne nous permettent pas de

différencier de manière exacte la proportion de l'impact de l'Homme et du climat bien que ces deux facteurs semblent avoir joué un rôle important au cours des deux derniers millénaires.

5. Conclusion et perspectives

Notre étude a concerné l'analyse de sédiments lacustres prélevés dans le lac Maudit et le lac Mahasarika qui sont situés dans le massif de la montagne d'Ambre à l'extrême Nord de l'île. Les bioindicateurs qui ont fourni des données exploitables sont les micro-charbons ainsi que les grains de pollen.

Les enregistrements de dépôts des particules de charbons se déroulent approximativement de la même façon dans les deux lacs. On observe un début de signal à partir de 1250 ans BP qui s'intensifie vers 900 ans BP pour atteindre son maximum entre 750 et 700 ans BP. Les épisodes de feux qui sont enregistrés dans les deux carottes sédimentaires proviennent d'un signal régional. Ces données qui concernent le massif d'Ambre sont cohérentes en termes de date et d'influx avec les autres enregistrements sédimentaires réalisés dans le Nord de l'île. La différence majeure que nous avons pu observer entre les deux lacs concerne la quantité de micro-charbon enregistrée. En effet, les particules sont dix fois plus nombreuses dans le lac Mahasarika. Cette différence d'enregistrement semble liée à la position des lacs. Dans le cas du massif d'Ambre, cette étude a permis de mettre en évidence l'importance de la position d'un lac au sein du massif notamment le versant sur lequel il se situe par rapport à l'origine géographique des feux.

Le changement d'un écosystème herbacé/forestier vers des environnements ouverts composés majoritairement d'herbacés a été reconstruit par le biais des enregistrements polliniques, il s'est déroulé globalement de la même façon pour les deux sites. Grâce à la séquence sédimentaire du lac Maudit qui couvre une période de temps beaucoup plus longue, on observe une modification de la végétation vers 15 000 ans BP qui se traduit par une diminution de la végétation de montagne remplacée par de la forêt humide de moyenne altitude. A la fin de l'Holocène, nous avons utilisé les pourcentages de Poaceae pour déterminer le moment où la végétation bascule, ce qui a permis de mettre en évidence que ce changement est enregistré de manière plus précoce dans les sédiments du lac Mahasarika. Le changement d'un écosystème herbacé/forestier vers un écosystème composé essentiellement d'herbacés que nous avons enregistré à partir de 1000 ans BP pour le lac Mahasarika et cent ans plus tard pour le lac Maudit, s'est produit dans les savanes et les plaines qui se situent en contrebas du massif. Les grains de pollen présents dans les sédiments

ont une origine pour la majorité régionale mais aussi locale. Il n'est pas possible de distinguer l'origine géographique des grains de pollen donc d'établir ce qui provient de la végétation locale de la végétation régionale.

La présence de la tourbière qui s'est développée sur le lac Maudit et qui le couvre partiellement rend complexe l'interprétation des résultats pour ce site. La partie haute de la carotte sédimentaire qui comprend l'enregistrement de la tourbière et une partie de l'enregistrement du lac a certainement enregistré les mêmes périodes. Des analyses communes de ces parties pourraient nous aider à comprendre les processus taphonomiques des micro-charbons et des grains de pollen.

Nos résultats indiquent que l'on enregistre des épisodes de feux à partir de 1250 ans BP ce qui est cohérent avec les autres études réalisées dans le Nord de Madagascar et la présence humaine qui est datée vers 1300 ans BP. La période à laquelle sont enregistrées l'augmentation massive des Poaceae, c'est-à-dire la transformation de la végétation vers des environnements plus ouverts est aussi en adéquation avec les résultats publiés antérieurement. Le remplacement d'un biotope herbacé/forestier par un biotope majoritairement composé d'herbacés est consécutif à l'augmentation abrupte des feux. Cette transformation de l'environnement a très certainement été initiée par les humains avec l'utilisation massive du feu à partir de 1250 ans BP. Cette déforestation probablement importante est sans doute liée à l'augmentation de la population. Elle a permis de créer et de développer des zones spécifiques dédiées aux cultures et à l'élevage. Vers 1000/ 900 ans BP, la période de sécheresse qui a été mise en évidence dans le Nord de Madagascar a pu favoriser l'expansion des feux mais elle n'est pas à l'origine de ces feux. Les activités anthropiques semblent être à l'origine de la modification de l'environnement et se sont intensifiées de façon très importante au fil des siècles. De par son accessibilité limitée, le massif d'Ambre a été préservé, il abrite aujourd'hui encore une faune et une flore diversifiées dont l'équilibre fragile est maintenu grâce à des zones protégées.

➤ Pour obtenir une image synchrone de l'évolution des feux et de la transformation de la végétation, il serait intéressant de pouvoir comparer plus finement l'évolution du taxon Poaceae avec l'influx des charbons lorsque ces derniers deviennent continus. C'est pourquoi, il serait intéressant de réaliser des comptages polliniques avec le même pas d'échantillonnage que les micro-charbons notamment pour le lac Mahasarika où le signal n'est pas faussé par la

présence de la tourbière. Les comptages des grains de pollen de Poaceae que j'ai réalisé sont proches de ceux de Vincent Montade, la marge d'erreur est inférieure à 5% (figure 27). Je souhaite poursuivre cet apprentissage afin de devenir autonome sur l'identification d'un plus grand nombre de taxons et ainsi pouvoir participer aux études palynologiques basées sur du matériel tropical.

Les identifications polliniques ont été faites en partie à partir de la collection de lames de référence basée à l'ISEM. Cette collection initiée par M. Van Campo en 1945 regroupe aujourd'hui 30 000 taxons et environ 50 000 lames originaires pour la plupart d'Afrique et d'Asie. Cette collection en partie consultable en ligne est un outil précieux pour les palynologues. De nombreux spécimens provenant de Madagascar figurent actuellement dans cette collection, elle comporte notamment des lames de référence réalisées à partir des échantillons de Straka, ces lames sont pour un grand nombre endommagées car elles sont anciennes. La collection de l'ISEM regroupe 1170 taxons et compte 2270 lames réalisées à partir de grains de pollen et de spores de Madagascar. Pour l'instant, j'ai photographié environ 500 taxons, à raison de 6 photos minimum par lames. Une étude floristique (2010) des altitudes supérieures du massif d'Ambre a été réalisée à partir d'échantillons prélevés au cours de plusieurs campagnes de prospection. Il a été identifié 912 espèces réparties en 564 genres et 151 familles différentes dont 46 taxons endémiques. Seul un faible nombre de ces taxons figure dans la base de données. Il me paraît concevable de développer une collaboration avec des botanistes malgaches qui collecteraient des échantillons de végétation. Je pourrais réaliser de nouvelles lames de référence afin d'enrichir la collection et remplacer les lames abîmées. La réalisation de ce travail m'a fait découvrir la palynologie qui était jusqu'alors un domaine qui m'était totalement inconnu et pour lequel j'ai développé une réelle curiosité et auquel je porte un vif intérêt. J'ai commencé à acquérir des connaissances dans l'identification du pollen tropical que je souhaite élargir et consolider.

Les assemblages de phytolithes permettent d'obtenir une vision de l'environnement direct d'un lac en matière de végétation. Cependant le pH alcalin du lac Maudit en a empêché la conservation. C'est pourquoi, afin d'avoir une image de la végétation locale par le biais des assemblages phytolithiques, il serait envisageable de réaliser des prélèvements de sols proches des berges des différents lacs et non pas dans le lac lui-même lors d'une prochaine mission à Madagascar afin d'extraire les phytolithes.

Avoir des données sur l'évolution des caractères écologiques d'un ou plusieurs lacs du massif d'Ambre permettrait d'apporter des informations sur les paléoclimats à l'échelle locale et régionale, c'est pourquoi, il serait intéressant d'obtenir des assemblages de diatomées. Le pH est alcalin dans tous les lacs de la montagne d'Ambre mais les autres paramètres hydrologiques ne sont pas forcément les mêmes. Afin de déterminer l'importance du pH dans le développement ou la préservation des diatomées, des extractions de diatomées à partir des sédiments des autres lacs de la montagne d'Ambre pourraient être réalisées.

Ces différentes perspectives permettraient d'obtenir de nouvelles données afin d'approfondir les connaissances sur l'évolution de l'environnement du massif d'Ambre.

6. Bibliographie

Aleman, J., Blarquez, O., Bentaleb, I., Bonté, P., Brossier, B., Carcaillet, C., Gond, V., Gourlet-Fleury, S., Kpolita, A., Lefèvre, I., Oslisly, R., Power, M.J., Yongo, O., Bremond, L., Favier, C., 2013. Tracking land-cover changes with sedimentary charcoal in the Afrotropics. *The Holocene* 23, 1853–1862.

Aleman, J., Saint-Jean, A., Leys, B., Carcaillet, C., Favier, C., Bremond, L., 2013. Estimating phytolith influx in lake sediments.

Aleman, J.C., Canal-Subitani, S., Favier, C., Bremond, L., 2014. Influence of the local environment on lacustrine sedimentary phytolith records.

Alexandre, A., Meunier, J.D., Lezine, A.M., Vincens, A., Schwartz, D., 1997. Phytoliths: indicators of grassland dynamics during the late Holocene in intertropical Africa.

Ali, J.R., Huber, M., 2010. Mammalian biodiversity on Madagascar controlled by ocean currents.

Anderson, A., Clark, G., Haberle, S., Higham, T., Nowak-Kemp, M., Prendergast, A., Radimilahy, C., Rakotozafy, L.M., Ramilisonina, Schwenninger, J.L., Virah-Sawmy, M., Camens, A., 2018. New evidence of megafaunal bone damage indicates late colonization of Madagascar.

Assi-Kaudhjis, C., Lezine, A.M., Roche, E., 2008. Dynamique e la végétation d'altitude en Afrique centrale atlantique depuis 17 000 ans BP. Analyses préliminaires de la carotte de Bambili (Nord-Ouest du Cameroun).

Barboni, D., Bremond, L., 2009. Phytoliths of East African grasses: an assessment of their environmental and taxonomic significance based on floristic data. *Review of Palaeobotany and Palynology*.

Barnosky, A.D., Hadly, E.A., Gonzalez, P., Head, J., Polly, P.D., Lawing, A.M., Eronen, J.T., Ackerly, D.D., Alex, K., Biber, E., Blois, J., Brashares, J., Ceballos, G., Davis, E., Dietl, G.P., Dirzo, R., Doremus, H., Fortelius, M., Greene, H.W., Hellmann, J., Hickler, T., Jackson, S.T., Kemp, M., Koch, P.L., Kremen, C., Lindsey, E.L., Looy, C., Marshall, C.R., Mendenhall, C., Mulch, A., Mychajliw, A.M., Nowak, C., Ramakrishnan, U., Schnitzler, J., Shrestha, K.D., Solari, K., Stegner, L., Stegner, M.A., Stenseth, N.C., Wake, M.H., Zhang, Z., 2017. Merging paleobiology with conservation biology to guide the future of terrestrial ecosystems. *Science* 355.

Barat, C., 1958. La montagne d'Ambre (nord de Madagascar). *Revue de géographie alpine*, 1958, 46-4, pp. 629-681.

Battistini, R., 1965. La géomorphologie de l'extrême Sud de Madagascar. *Annales de géographie*, 1965, 404, pp.491-495.

Bond, W.J., Silander Jr, Ranaivonasy, J., Ratsirarson, J., 2008. The antiquity of Madagascar's grasslands and the rise of C4 grassy biomes. *J. Biogeogr.* 35, 1743–1758.

Bond, W.J., Woodward, F.I., Midgley, G.F., 2005. The global distribution of ecosystems in a world without fire. *New Phytol* 165: 525-538.

- Bonnefille, R., Roeland, J.C., Giot, J., 1990.** Temperature and rainfall estimate for the past 40 000 years in equatorial Africa.
- Bremond, L., Alexandre, A., Peyron, O., Guiot, J., 2005b.** Grass water stress estimated from phytoliths in West Africa. *Journal of Biogeography* 32 (2), 311–327.
- Brokaw, N.V.L., 1987.** Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *J. Ecol.* 75: 9–19.
- Burney, D. A., 1986.** Late Quaternary Environmental Dynamics of Madagascar. Ph.D. dissertation, Duke University. Publication No. 87-06, 828. University Microfilms International, Ann Arbor, MI.
- Burney, D. A., 1987a.** Pre-settlement vegetation changes at Lake Tritrivakely, Madagascar. *Palaeoecology of Africa* 18, in press.
- Burney, D.A., 1987b.** Late Holocene vegetational change in central Madagascar. *Quat. Res.* 28, 130–143.
- Burney, D.A., 1987c.** Late quaternary stratigraphic charcoal records from Madagascar. *Quat. Res.* 28,274-280.
- Burney, D. A., 1988.** Modern pollen spectra from Madagascar. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 18 357–381.
- Burney, D. A., Mac Phee, R. D. E., Dewar, R. E., and Wells, N. A., 1985.** Cause, effect and megafaunal extinction in Holocene Madagascar: Pollen and charcoal influx at Lake Kavitaha. *American Journal of Physical Anthropology* 69, 182-183.
- Burney, D.A., 1993.** Late Holocene environmental changes in arid southwestern Madagascar. *Quat. Res.* 40, 98-106.
- Burney, D.A., 1997.** Theories and facts regarding Holocene Environmental Change before and after Human Colonization, in *Natural Change and human impact in Madagascar*. Washington 1997, pp. 75-92.
- Burney, D.A., Burney, L.P., Godfrey, L.R., Jungers, W.L., Goodman, S.M., Wright, H.T., Jull, A.J.T., 2004.** A chronology for late prehistoric Madagascar. *J. Hum. Evol.* 47, 25–63.
- Burney, D.A., Pigott Burney, L., Godfrey, L.R., Jungers, W.L., Goodman, S.M., Wright, H.T., Jull, H.T., 2004.** A chronology for Late Prehistoric Madagascar. *J. Hum. Evol.*, 47 pp. 25-63.
- Burney, D.A., Robinson, G.S., Pigott Burney, L., 2003.** *Sporormiella* and the late Holocene extinctions in Madagascar. *PNAS* September 16, 2003 100 (19) 10800-10805.
- Burns, S.J., Godfrey, L.R., Faina, P., McGee, D., Hardt, B., Ranivoharimanana, L., Randrianasy, J., 2016.** Rapid human-induced landscape transformation in Madagascar at the end of the first millennium of the Common Era.
- Carcaillet, C., Bouvier, M., Fréchet, B., Larouche, A.C., Richard, P.J.H., 2001.** Comparison of pollen-slide and sieving methods in lacustrine charcoal analyses for local and regional fire history. *The Holocene* 11 (4), 467-476.
- Castilla-Beltrán, A., Duarte, I., De Nascimento, L., Fernández-Palacios, J.M., Romeiras, M., Whittaker, R. J., Jambrina-Enríquez, M., Mallol, C., Cundy, A.B., Edwards, M., Nogué, S., 2020.** Using multiple palaeoecological indicators to guide biodiversity conservation in tropical dry islands: The case of São Nicolau, Cabo Verde.

- Cheney, P., 1981.** Fire Behaviour in AM Gill, RH Groves & IR Noble (eds), Fire and the Australian Biota, Australian Academy of Science, Chapter 7, pp. 151–75.
- Clark, R. L., 1983.** Pollen and charcoal evidence for the effects of Aboriginal burning on the vegetation of Australia. *Archaeology Oceania* 18, 32-37. Dahl, O. (1951). "Malgache et Maanyan."
- Clark, J.S., 1988a.** Particle motion and the theory of charcoal analysis: source area, transport, deposition, and sampling. *Quaternary Research*, 30, p. 67-80.
- Cochrane, M.A., Alencar, A., Schulze, M.D., Souza C.M. Jr., Nepstad, D.C., Lefebvre P. and Davidson E.A., 1999.** Positive Feedbacks in the Fire Dynamic of Closed Canopy Tropical Forests.
- Cole, L.E.S., Bhagwat, S.A., Willis, K.J., 2014.** Recovery and resilience of tropical forests after disturbance. *Nat. Commun.* 5, 3906.
- Cole, R.J., Litton, C.M., Koontz, M.J., Loh, R.K., 2012.** Vegetation Recovery 16 Years after Feral Pig Removal from a Wet Hawaiian Forest. *Biotropica* 44, 463–471.
- Cornet, A., 1974.** Essai de cartographie bioclimatique à Madagascar. Paris : ORSTOM, (55), 28 p. (Notice Explicative ; 55).
- Crowley, B. E., 2010.** A refined chronology of prehistoric Madagascar and the demise of the megafauna. *Quaternary Science Reviews* 29: 2591–2603.
- Crowther, A., Lucas, L., Helm, R., Horton, M., Shipton, C., Wright, H.T., Walshaw, S., Pawlowicz, M., Radimilahy, C., Douka, K., Picornell-Gelabert, L., Fuller D.Q., Boivin, N.L., 2016.** Ancient crops provide first archaeological signature of the westward Austronesian expansion. *PNAS* June 14, 2016 113 (24) 6635-6640.
- Daniau, A.L., Desprat, S., Aleman, J., Bremond, L., Davis, D., Fletcher, W., Marlon, J., Marquer, L., Montade, V., Morales-Molino, C., Naughton, F., Rius, D., Urrego, D., 2019.** Terrestrial plant microfossils in palaeoenvironmental studies, pollen, microcharcoal and phytolith. Towards a comprehensive understanding of vegetation, fire and climate changes over the past one million years.
- Delmas, R., Chauzy, S., Verstraete, J-M., Ferré, H., 2007.** Atmosphère, océan et climat. Pour la science (ed Belin).
- Dewar, R.E., 1984.** Extinction in Madagascar. The loss of the subfossil fauna. In *Quaternary extinctions a prehistoric revolution* (Martin PS, Klein RG, editors). Tucson: The University of Arizona Press. pp. 574-593.
- Dewar, R.E., Wright, H.T., 1993.** The culture history of Madagascar. *Journal of World Prehistory*, 7 (4) pp. 417-466.
- Dewar, R.E., Radimilahy, C., Wright, T.H., Jacobs, Z., Kelly, O.G., Berna, F. 2013.** Stone tools and foraging in northern Madagascar challenge Holocene extinction models.
- Duffin, K.I., Gillson, L., Willis, K.J., 2008.** Testing the sensitivity of charcoal as an indicator of fire events in savanna environments: Quantitative predictions of fire proximity, area and intensity. *The Holocene* 18(2):279-291.
- Dupuy, D.J. & Moat, J.F., 1996.** A refined classification of the primary vegetation of Madagascar based on the underlying geology. In *Proceedings of the International Symposium on the Biogeography of Madagascar*, Lourenço W.R. (ed.), Paris, ORSTOM, p.205-218.

- Faegri, K., & Iversen, J., 1989.** Textbook of Pollen Analysis. Chichester: John Wiley.
- Feng, Y., Hare, C.E., Leblanc, K., Rose, J.M., Zhang, Y., DiTullio, G.R., Lee, P.A., Wilhelm, S.W., Rowe, J.M., Sun, J., Nemcek, N., Gueguen, C., Passow, U., Benner, I., Brown, C., Hutchins, D.A., 2009.** Effects of increased pCO₂ and temperature on the North Atlantic spring bloom. I. The phytoplankton community and biogeochemical response. *Marine Ecology Progress Series* 388, 13–25.
- Gasse, F., 2000.** Hydrological changes in the African tropics since the Last Glacial Maximum. *Quat. Sci. Rev.* 19, 189–211.
- Gasse, F., Tékaïa, F., 1983.** Transfer functions for estimating paleoecological conditions (pH) from East Africa diatoms. *Hydrobiologia*, 103, 85-90.
- Gasse, F., Van Campo, E., 1998.** A 40,000-yr Pollen and Diatom Record from Lake Tritrivakely, Madagascar, in the Southern Tropics. *Quat. Res.* 49, 299–311.
- Gasse, F., Van Campo, E., 2001.** Late Quaternary environmental changes from a pollen and diatom record in the southern tropics (Lake Tritrivakely, Madagascar). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 167, 287–308.
- Gill, A. M., 1975.** Fire and the Australian flora: a review. *Aust. For.* 38, 4-25.
- Gommery, D., Ramanivosoa, B., Faure, M., Guérin, C., Kerloc’h, P., Sénégas, F., Randrianantenaina, H., 2011.** Oldest evidence of human activities in Madagascar on subfossil hippopotamus bones from Anjohibe (Mahajanga Province).
- Gosling, W.D., Miller, C.S., Livingstone, D. A., 2013.** Atlas of the tropical West African pollen flora.
- Green, G.M., Sussman, R., 1990.** Deforestation History of the Eastern Rain Forests of Madagascar from Satellite Images.
- Grimm, E.C., 1987.** CONISS: A FORTRAN 77 program for stratigraphically constrained cluster analysis by the method of incremental sum of squares.
- Hansford J., Wright P.C., Rasoamiaramanana A., Pérez V. R., Godfrey L. R., Errickson D., Thompson T., Turvey S. T., 2018.** Early Holocene human presence in Madagascar evidenced by exploitation of avian megafauna. *Science Advances*, 12 Sep 2018: Vol. 4, no. 9, eaat6925.
- Hoffmann, W.A., Geiger, E.L., Gotsch, S.G., Rossatto, D.R., Silva, L.C.R., Lau, O.L., Haridasan, M. & Franco, A.C., 2012.** Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. *Ecology Letters*, 15, 759–768.
- Hooper, D.U., Adair, E.C., Cardinale, B.J., Byrnes, J.E.K., Hungate, B.A., Matulich, K.L., Gonzalez, A., Duffy, J.E., Lars Gamfeldt, L., O’Connor, M.I., 2012.** A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change.
- Humbert H., 1927.** La destruction de la flore insulaire par le feu. Principaux aspects de la végétation à Madagascar. *Mém. Acad. malg.*, 5 : 1-79.
- Humbert, H., 1954.** Les Territoires Phytogéographiques de Madagascar, leur cartographie. *Les Divisions écologiques du monde.* C.N.R.S., 195–204, Paris.
- Ickowitz, A., 2006.** Shifting cultivation and deforestation in tropical Africa: critical reflexions.

- Joly, F., 1941.** Les climats de Madagascar. *L'information géographique*, 1941, 5-4, pp. 76-80.
- Karthick, B., Taylor, J.C., Mahesh, M.K., Ramachandra, T.V., 2010.** Protocols for Collection, Preservation and Enumeration of Diatoms from Aquatic Habitats for Water Quality Monitoring in India.
- Kelly, E. F., 1990.** Methods for extracting opal phytoliths from soil and plant material, Internal Report, Department of agronomy, Colorado state university, Fort Collins, USA.
- Klein, J., 2002.** Deforestation in the Madagascar Highlands – established "truth" and scientific uncertainty. *GeoJournal*, vol. 56, p. 191-199.
- Koechlin, J., Guillaumet, J.L., Morat, P., 1974.** *Flore et végétation de Madagascar*. "Flora et vegetation mundi".
- Kozlowski, T.T. and Ahlgren, C.E., 1974.** Fire and ecosystems, Physiological ecology. New York, Academic Press, 1974.
- Kull, C. A., 2000.** Deforestation, Erosion, and Fire: Degradation Myths in the Environmental History of Madagascar, in *Environment and History*, 6: 423-450.
- Lenfer, C.J., Boyd, W.E., 1998.** A Comparison of Three Methods for the Extraction of Phytoliths from Sediments. *Journal of Archaeological Science* 25, 1159–1183.
- Lenoble, A. & Manguin, E., 1949.** Les Diatomées Fossiles des Sources Thermales de Ranomafana (Antsirabe, Madagascar). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, 2nd Série*. 21(1): 169-173.
- Li, H., Sinha, A., André, A.A., Spötl, C., Vonhof, H.B., Meunier, A., Kathayat, G., Duan, P., Voarintsoa, G., Ning, Y., Biswas, J., Hu, P., Li, X., Sha, L., Zhao, J., Edwards, R.L., Cheng, H., 2020.** A multimillennial climatic context for the megafaunal extinctions in Madagascar and Mascarene Islands.
- Lovett, J.C & Wasser S.K.). 1993.** Biogeography and ecology of the rain forest of eastern Africa. Cambridge University Press, (eds) Cambridge. 341 pp. ISBN 0-521-43083-6.
- Lowry, P.P., Schatz, G., Phillipson, P.B., 1997.** The classification of natural and anthropogenic vegetation in Madagascar.
- Lynch, J.A., Clark, J.S., Stocks, B., 2004.** Charcoal production, dispersal, and deposition from the Fort Providence experimental fire: interpreting fire regimes from charcoal records in boreal forests.
- Mac Phee, R.D.E and Burney, D.A., 1991.** Dating of modified femora of extinct dwarf *Hippopotamus* from Southern Madagascar: Implications for constraining human colonization and vertebrate extinction events.
- Mac Phee, R.D.E., Burney, D.A., Wells, N.A., 1985.** Early Holocene chronology and environment of Ampasambazimba, a Malagasy subfossil lemur site, *Int J Primatol* 6 (5), 463–489.
- Maley, J., 1996.** The African rainforest: main characterization of changes in vegetation and climate from the upper Cretaceous to the Quaternary.
- Bourelly, P. & Manguin, E., 1949.** Contribution à l'étude de la flore algale d'eau douce de Madagascar: le Lac de Tsimbazaza. Mémoires de L'Institut Scientifique de Madagascar, séries B, 2(2): 161-190 page(s): p. 168; pl. 6, fig. 69.

- Matsumoto, K., Burney, D.A., 1994.** Late Holocene environments at Lake Mitsinjo, northwestern Madagascar. *The Holocene* 4, 16–24.
- Mayaux, P., Gond, V., Bartholomé, E., 1999.** Mapping the forest-cover of Madagascar with SPOT 4-vegetation data.
- McConnell, W. J., Kull, C., 2014.** Deforestation in Madagascar: Debates over the island's forest cover and challenges of measuring forest change. In book: *Conservation and Environmental Management in Madagascar* (pp.67-104).
- Mooney, S. and Tinner, W., 2011.** The analysis of charcoal in peat and organic sediments. *Mires & Peat* 7 : Article 9 (pp. 1–18).
- Morat P., 1973.** *Les savanes du sud-ouest de Madagascar*. Paris, Orstom Éd., Mémoires Orstom 68, 235 p.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B. da, Kent, J., 2000.** Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858. New Series, Vol. 284, No. 5421, pp. 1832-1835. Published By: American Association for the Advancement of Science.
- Nassor, A., and Jury M.R., 1997.** Intra-Seasonal Climate Variability of Madagascar. Part 2: Evolution of flood events. *Meteorology and Atmospheric Physics* 64: 243-254.
- Nassor, A., and Jury M.R., 1998.** Intra-Seasonal Climate Variability of Madagascar. Part 1: Mean Summer Conditions. *Meteorology and Atmospheric Physics* 65: 31-41.
- Novello, A., Barboni, D., Berti-Equille, L., Mazur, J.C., 2012.** Phytolith signal of aquatic plants and soils in Chad, Central Africa. *Review of Palaeobotany and Palynology* 178:43-58
- Ortu, E., Brewer, S. and Peyron, O., 2006.** Pollen-inferred paleoclimate reconstructions in mountain areas: problems and perspectives. *Journal of Quaternary Science* 21, 615–27.
- Pascal, J.-P., 2003.** Notions sur les structures et dynamique des forêts tropicales humides. *Rev. For. Fr.* 118–130.
- Patterson, W.A., Edwards, K.J., Maguire, D.J., 1987.** Microscopic charcoal as a fossil indicator of fire. *Quaternary Science Reviews*, Vol. 6, pp. 3-23.
- Peña-Claros, M., 2003.** Changes in Forest Structure and Species Composition during Secondary Forest Succession in the Bolivian Amazon1. *Biotropica* 35, 450–461.
- Perez, V.R., Burney, D.A., Godfrey, L.R., M. Nowak-Kemp, M., 2003.** Butchered sloth lemurs. *Evolutionary Anthropology*, 12, p. 260.
- Perez, V.R., Godfrey, L.R., Nowak-Kemp, M., Burney, D.A., Ratsimbazafy, J., Vasey, N., 2005.** Evidence of early butchery of giant lemurs in Madagascar. *J. Hum. Evol.*, 49 pp. 722-742.
- Perrier de la Bâthie H., 1921.** La végétation malgache. *Ann. Mus. Colon. Marseille, 3^e série*, 9 : 268 p.
- Perrier de La Bâthie, H., 1936.** *Biogéographie des plantes de Madagascar*. Paris, impr. Jouve ; Société d'éditions géographiques, maritimes et coloniales, 17, rue Jacob, 1936. (18 mai.) In-16, 156 p., pl. 20 fr. [5110].
- Piperno, D.R. 1988.** *Phytolith analysis, an archaeological and geological perspective*. San Diego: Academic Press.

Quéméré E., Amelot X., Pierson J., Crouau-Roy B., Chikhi L., 2012. Genetic data suggest a natural prehuman origin of open habitats in northern Madagascar and question the deforestation narrative in this region. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109,13028e13033.

RAFAMANTANANTSOA J. G., 1991. Contribution à l'étude micro- paléontologique (Spores pollens et diatomées) de quatre tourbières des Hautes Terres de Madagascar, Valorisation énergétique, paléoécologie : Dynamique des environnements.- Thèse 3 ème cycle, Univ. Antananarivo. Fac. Sc.- Paléontologie appliquée.- Option Micro paléontologie, 223 p.

RAFAMANTANANTSOA J. G., RAKOTOARIVELO H. J., 1995. Contribution à l'étude paléoécologique des Hautes- Terres du centre de Madagascar d'après les données limnopolynologiques et géochronologiques.- II ème Symposium de la Palynologie Africaine, Musée Royale d'Afrique Centrale, Bruxelles, communication en séance plénière, p.27.

RAKOTONDRAZAFY T., 1987. Contribution à l'étude micropaléontologique du bassin sédimentaire volcano-lacustre d'Ampasambazimba, Analavory : Essai d'interprétation des données micropaléontologiques et chimiques. Mém. D.E.A, Univ. Antananarivo.- 78p.

RAKOTONDRAZAFY T., 1992. Dynamique des environnements quaternaires de Madagascar par l'étude sédimentologique, l'analyse palynologique et la diatomologie de quelques bassins lacustres.- Thèse de Doctorat de 3ème cycle, Univ. d'Antananarivo.- 172p.

Richards, P.W., 1952. The tropical rain forest: an ecological study. Cambridge University Press.

Saldarriaga, J.G., West, D.C., Tharp, M.L., Uhl, C., 1988. Long-Term Chronosequence of Forest Succession in the Upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. *J. Ecol.* 76, 938–958.

Singh, G., Kershaw, A. P., & Clark, R., 1981. Quaternary vegetation and fire history in Australia. In *Fire and the Australian biota* (pp. 23-54).

Solbrig, O.T., Medina, E., Silva, J.F., 1996. Biodiversity and tropical savanna properties: A global view.

Stévant, T., Dauby, G., Lowry, P.P., Blach-Overgaard, A., Droissart, V., Harris, D.J., Mackinder, B.A., Schatz, G.E., Sonké, B., Sosef, M.S.M., Svenning, J.C., Wieringa, J.J., Couvreur, T.L.P., 2019. A third of the tropical African flora is potentially threatened with extinction.

Stockmarr, J., 1971. Tablets with Spores used in Absolute Pollen Analysis.

Storey, M., Mahoney, J.J., Saunders, A.D., Duncan, R.A., Kelley, S.P., Coffin, M.F., 1995. Timing of Hot Spot—Related Volcanism and the Breakup of Madagascar and India. *Science* 267, 852–855.

Straka, H., 1996. Histoire de la végétation de Madagascar oriental dans les derniers 100 millénaires, in : Lourenço, W.R. (Ed.), *Biogéographie de Madagascar. Colloques et Séminaires.* ORSTOM, Paris, pp. 37–47.

Taraldsvik & Myklestad, 2000. The effect of pH on growth rate, biochemical composition and extracellular carbohydrate production of the marine diatom *Skeletonema costatum*. *European Journal of Phycology.* 35 (2): 189-194.

Ter Steege, H., Pitman, N.C.A., Phillips, O.L., Chave, J., Sabatier, D., Duque, A., Molino, J.-F., Prévost, M.-F., Spichiger, R., Castellanos, H., Von Hildebrand, P., Vásquez, R., 2006.

Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature* 443, 444–447.

Ter Steege, H., Sabatier, D., Castellanos, H., Van Andel, T., Duivenvoorden, J., De Oliveira, A.A., Ek, R., Lilwah, R., Maas, P., Mori, S., 2000. An analysis of the floristic composition and diversity of Amazonian forests including those of the Guiana Shield. *J. Trop. Ecol.* 16, 801–828.

Tortell, P.D., Payne, C.D., Li, Y., Trimborn, S., Rost, B., Smith, W.O., Riesselman, C., Dunbar, R.B., Sedwick, P., DiTullio, G.R., 2008. CO₂ sensitivity of Southern Ocean phytoplankton.

Umbanhowar, C.E., Mcgrath, M.J., 1998. Experimental production and analysis of microscopic charcoal from wood, leaves and grasses. *The Holocene* 8: 341–346.

Vieilledent, G., Grinand, C., Rakotomala, F.A., Ranaivosoa, R., Rakotoarijaona, J.R., Allnut, T.F., Achard, F., 2018. Combining global tree cover loss data with historical national forest cover maps to look six decades of deforestation and forest fragmentation in Madagascar.

Virah-Sawmy, M., Willis, K.J., Gillson, L., 2010. Evidence for drought and forest declines during the recent megafaunal extinctions in Madagascar. *J. Biogeogr.* 37, 506–519.

Wang, I., Brook, G.A., Burney, D.A., G. Voarintsoa, G., Liang, F., Hai Cheng, H., Edwards, R.L., 2019. The African Humid Period, rapid climate change events, the timing of human colonization, and megafaunal extinctions in Madagascar during the Holocene: Evidence from a 2m Anjohibe Cave stalagmite.

Warren, B.H., Strasberg, D., Bruggemann, H., Prys-Jones, R.P., Thébaud, C., 2010. Why does the biota of Madagascar region have such a strong Asiatic flavor?

Willis, K.J., Gillson, L., Virah-Sawmy, M., 2008. Nature or nurture: the ambiguity of C4 grasslands in Madagascar. *J. Biogeogr.* 35, 1741–1742.

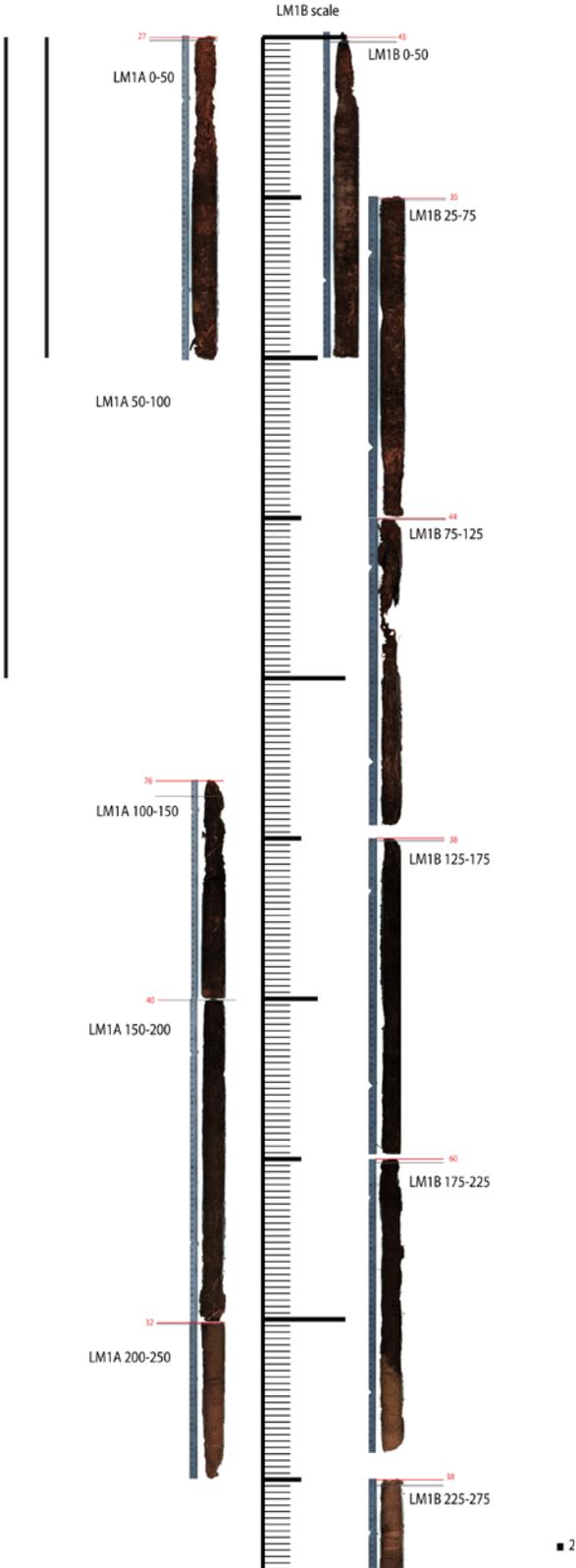
White, F., 1983. The Vegetation of Africa, a Descriptive Memoir to Accompany the UNESCO/AETFAT/UNSO. Vegetation Map of Africa (3 Plates, Northwestern Africa, Northeastern Africa, and Southern Africa, 1:5,000,000). UNESCO, Paris.

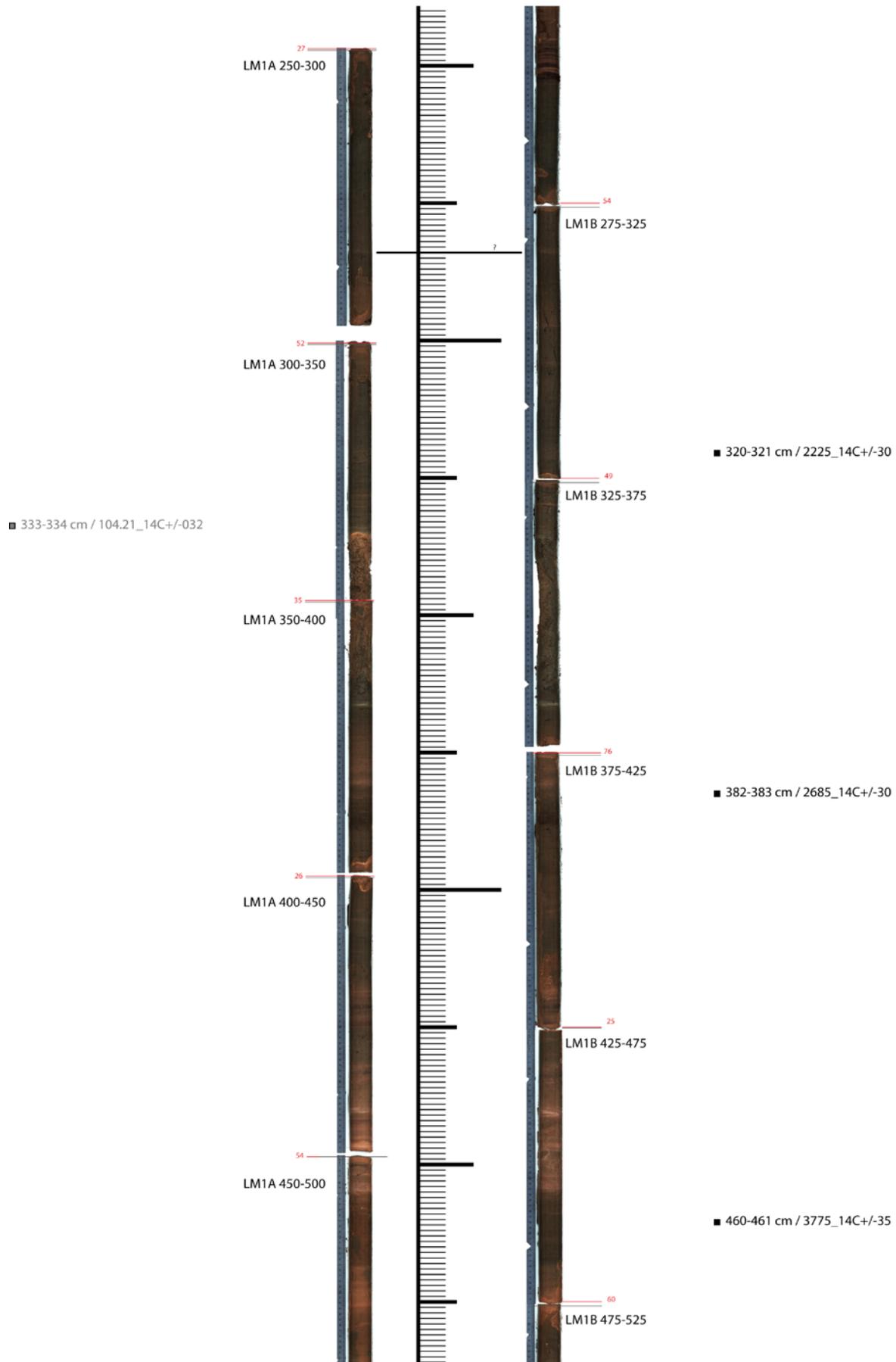
Wright, H. A., & Bailey, A.W., 1982. Fire Ecology: United States and Southern Canada. New York: John Wiley and Sons, Inc.

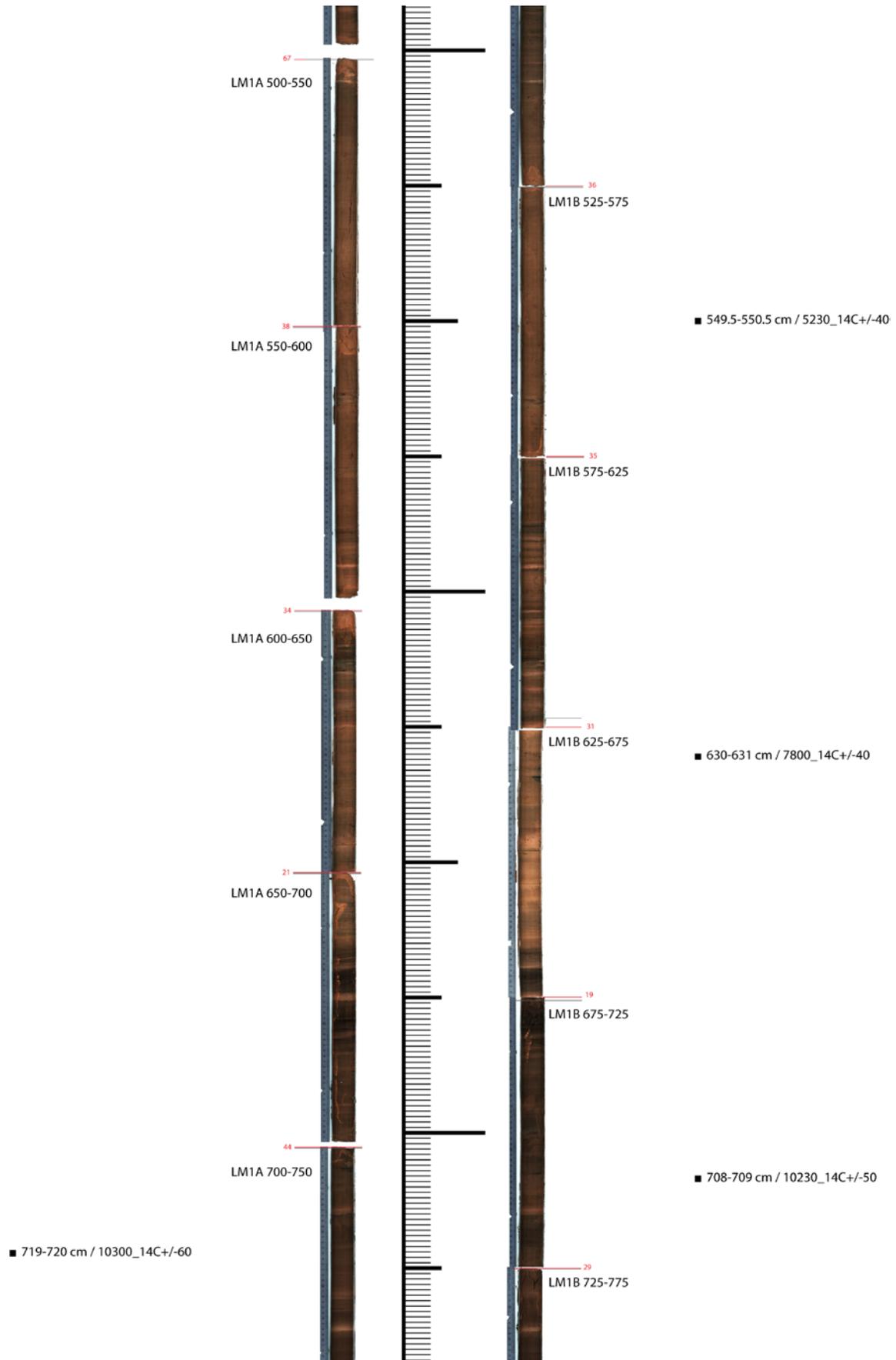
Wu Y, Campbell D.A, Irwin A.J, Suggett D.J, Finkel ZV., 2014. Ocean acidification enhances the growth rate of larger diatoms. *Limnol Oceanogr* 59: 1027-1034.

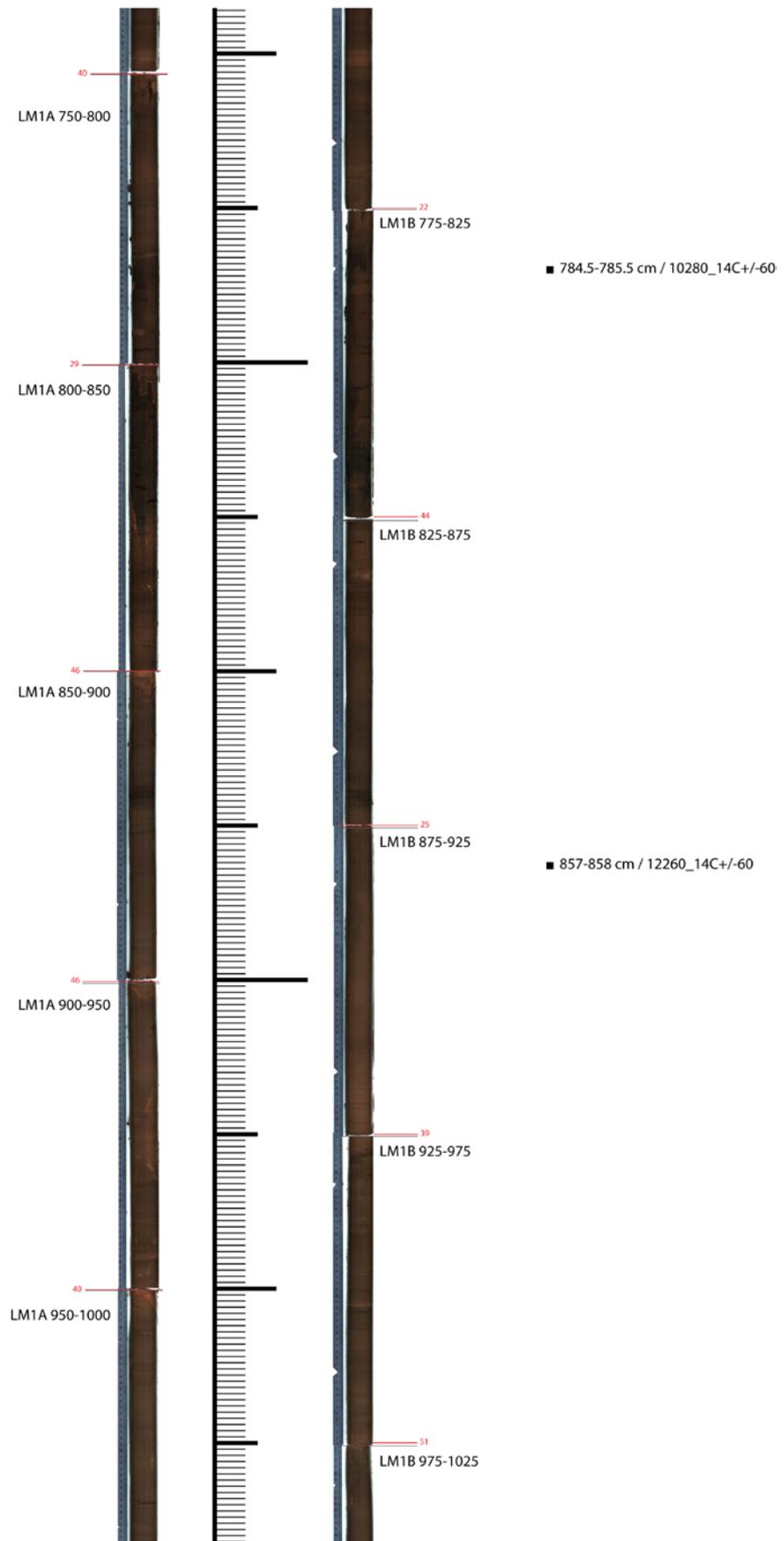
7. Annexes

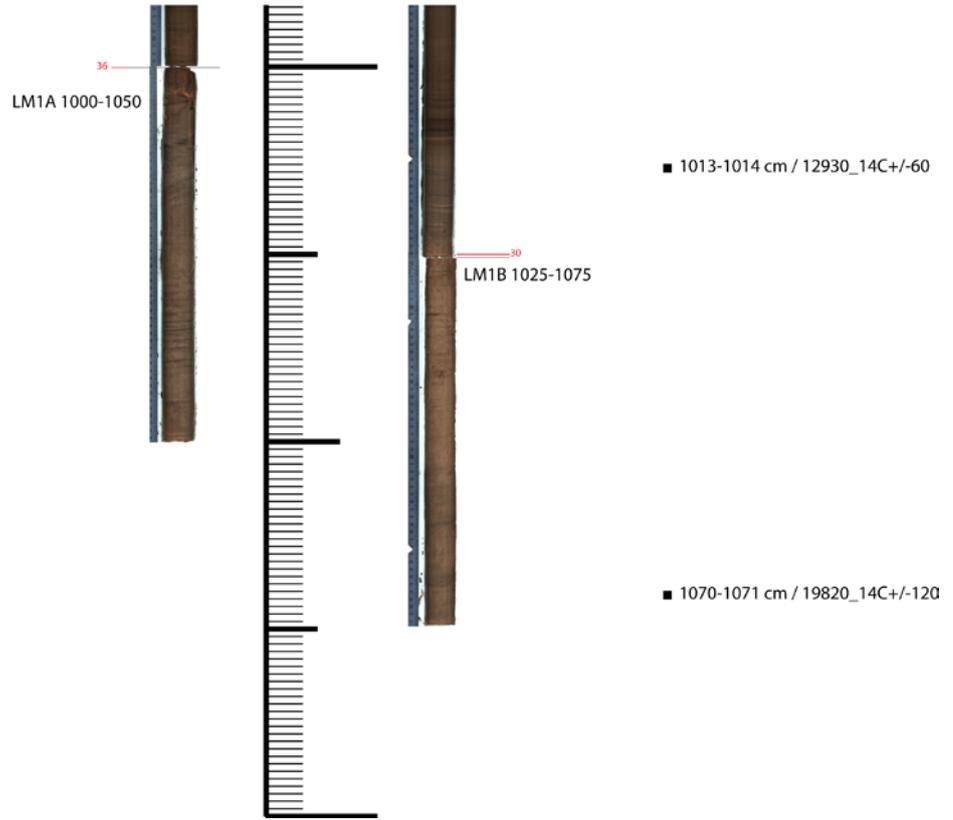
Annexe 1
Séquence sédimentaire du lac Maudit











Annexe 2
Echantillonnage pour les bioindicateurs

Pollen

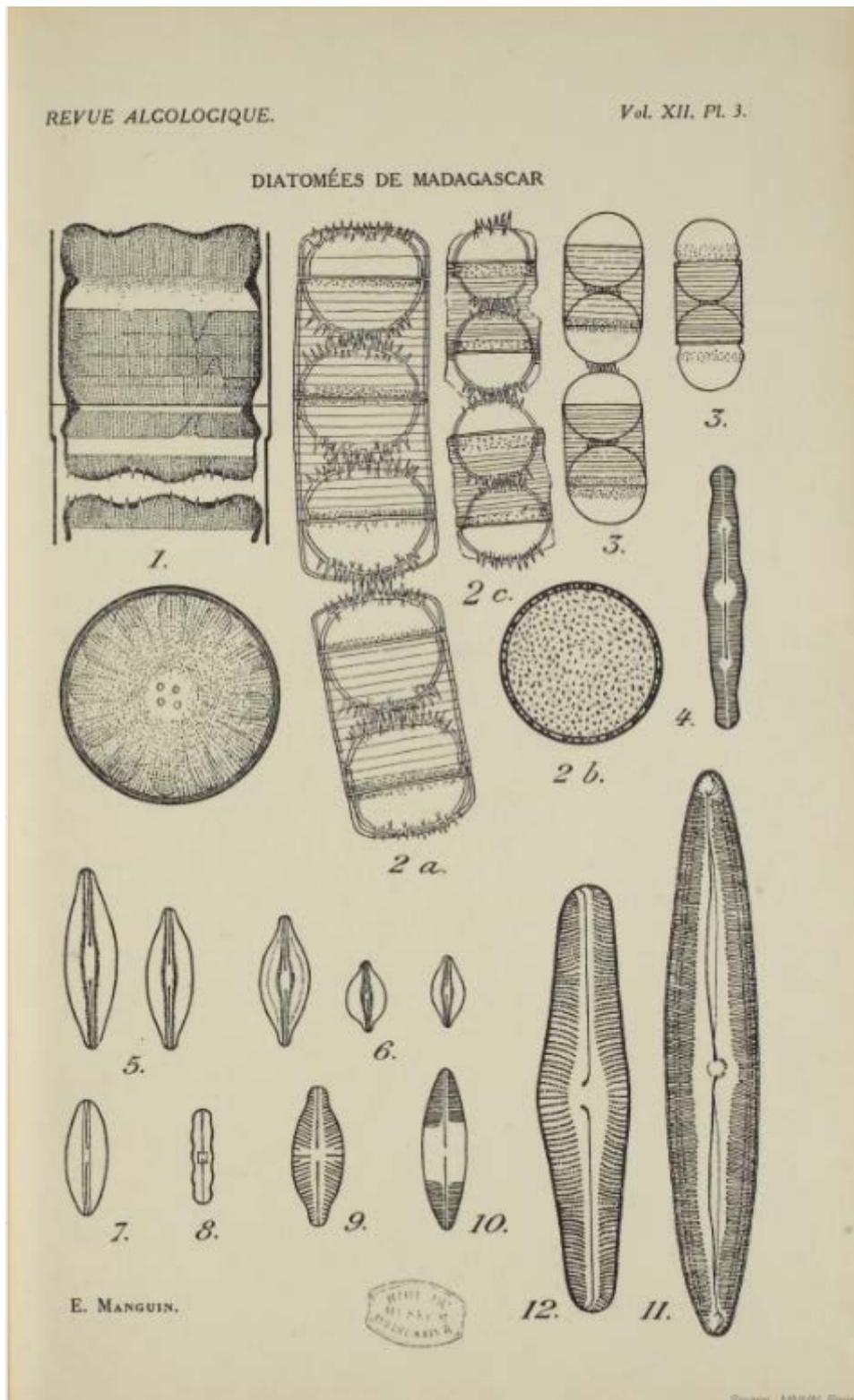
Code échantillon	Profondeur	Volume cc	Code échantillon	Profondeur	Volume cc
17	3	0,5	27	256	0,5
18	32	0,5	28	288	0,5
19	34	0,5	29	320	0,5
20	96	0,5	30	352	0,5
21	128	0,5	31	384	0,5
22	160	0,5	32	400	0,5
23	192	0,5	33	416	0,5
24	200	0,5	34	432	0,5
25	216	0,5	35	448	0,5
26	224	0,5	36	472	0,5

Phytolithes

Code échantillon	Profondeur	Poids sec (g)	Code échantillon	Profondeur	Poids sec (g)
1	2-3	1,06	11	445-446	1,6
2	11-12	1,14	12	501-502	1,53
3	19-20	1,71	13	562-563	1,45
4	61-62	1	14	620-621	1,81
5	100-101	1,05	15	750-751	1,43
6	141-142	1,19	16	782-783	1,24
7	181-182	1,23	17	869-870	1,22
8	226-227	1,93	18	918-919	1,31
9	287-288	1,2	19	998-999	1,24
10	394-395	1,33	20	1062-1063	1,53

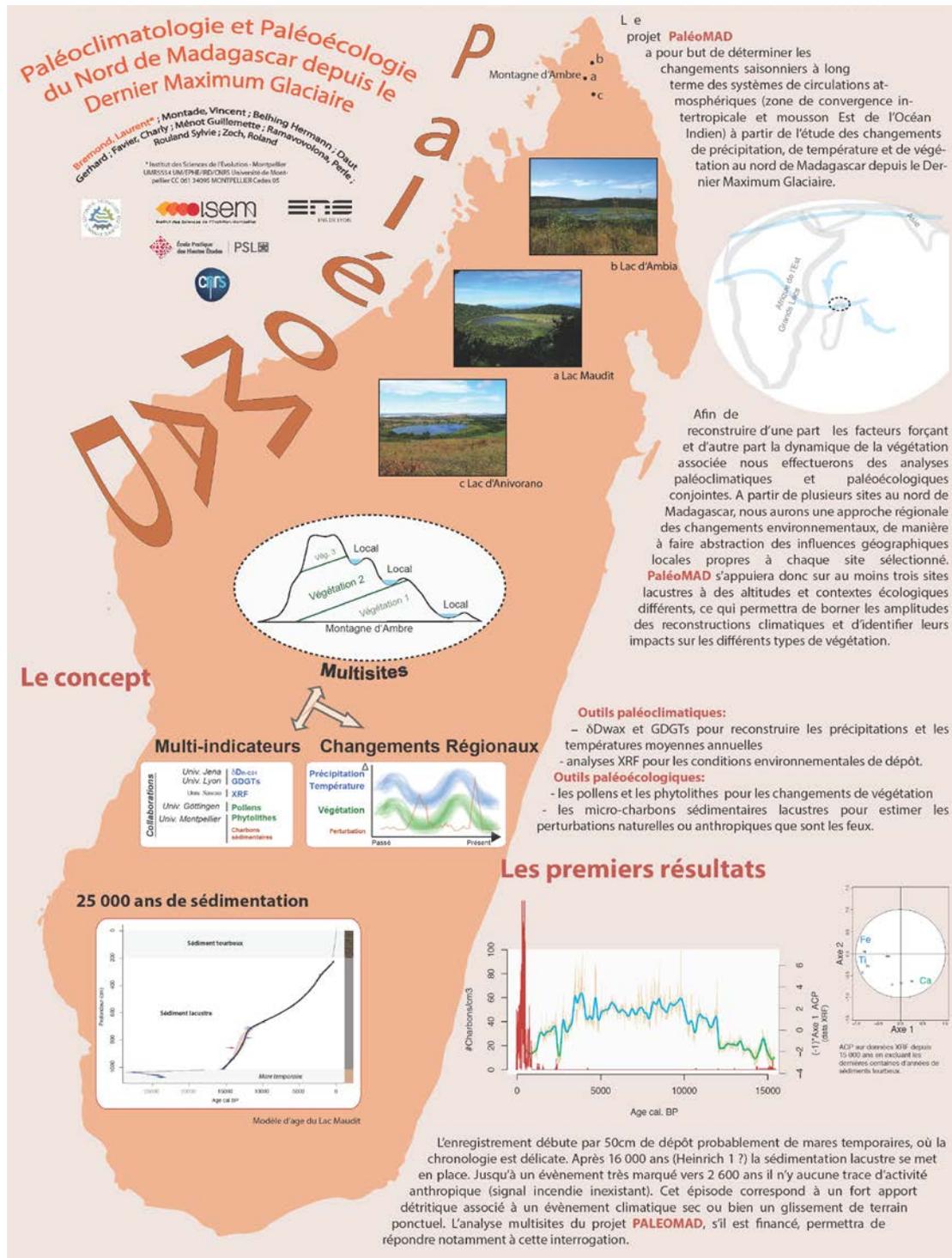
Diatomées

Code échantillon	Profondeur	Poids humide (g)	Poids sec (g)
1	336-337	1,259	0,426
2	352-353	1,15	0,753
3	368-369	1,186	0,819
4	1008-1009	1,014	0,787
5	1040-1041	1,498	0,991
6	1072-1073	1,255	0,891



Annexe 4 : Poster présenté aux journées « Climat et Impacts », Orsay, 29-30 novembre 2018

Brémond, L ; Montade, V ; Behling, H ; Daut, G ; Favier, C ; Ménot, G ; Ramavovolona, P ; **Rouland, S** ; Zech, R.



H, Teixeira, V, Montade, J, Salmona, J, Metzger, L, Bremond, T, Kasper, G, Daut, S, **Rouland, S**, Ranarilalaitiana, R, Rakotondravony, L, Chikhi, H, Behling.

Past environmental changes affected lemur population dynamics prior to human impact in Madagascar.

Abstract: Quaternary climatic changes have been invoked as important drivers of species diversification worldwide. However, the impact of such changes on vegetation and animal population dynamics in tropical regions remains debated. To overcome this uncertainty, we applied a novel paleoecological-genomic approach and integrated on-site high-resolution paleoenvironmental reconstructions derived from a 25,000 years sedimentary record in northern Madagascar with demographic inferences of an endemic forest-dwelling primate species (*Microcebus arnholdi*). Our interdisciplinary comparisons suggest that climate changes through the African Humid Period strongly affected the demographic dynamics of *M. arnholdi*, while the late-Holocene population decline was likely shaped by both climatic and anthropogenic impacts. Our findings demonstrate that population fluctuations in Malagasy wildlife were substantial before significant human impact started, and that a critical knowledge of natural, climatically driven, environmental and ecological changes during the mid to late Holocene transition are essential to better understand the dynamics and resilience of current biodiversity.

ÉCOLE PRATIQUE DES HAUTES ÉTUDES - PSL
SCIENCES DE LA VIE ET DE LA TERRE

« Analyse multi-proxy de deux carottes sédimentaires de la montagne d’Ambre (nord de Madagascar) »

Rouland Sylvie

5 Juillet 2021

RÉSUMÉ : Situé dans l’Océan Indien à 400 km de l’Afrique, Madagascar est une île qui abrite une faune et une flore unique avec des taux d’endémisme extraordinaire, mais qui fait également partie des endroits où la biodiversité est la plus menacée au monde. Au cours des dernières décennies, les activités humaines ont fortement impacté les écosystèmes naturels comme dans de nombreuses régions sur la planète. Les études sur les changements environnementaux passés à Madagascar liées aux variations climatiques mais aussi aux impacts humains sont peu nombreuses, en particulier dans l’extrême nord de l’île. L’arrivée des premiers humains est un sujet controversé ainsi que leurs impacts sur l’environnement. Ce travail vise à identifier et qualifier l’impact des feux par les premiers humains sur les écosystèmes naturels malgaches. Dans ce contexte, nous nous sommes concentrés sur la fin de l’Holocène où des preuves archéologiques ont permis de situer le début d’activités humaines pérennes vers 1300 ans BP dans le nord de Madagascar. Cette étude a été réalisée à partir de deux séquences sédimentaires lacustres prélevées dans le massif de la montagne d’Ambre dans l’extrême nord de l’île. La séquence sédimentaire du lac Maudit couvre les 25 derniers milliers d’années alors que le lac Mahasarika uniquement les 4000 dernières années. Tous deux sont encore entourés de la forêt humide du massif d’Ambre. Ce travail a été d’analyser plusieurs proxies paléoécologiques piégés dans les sédiments tels que les phytolithes, les diatomées, les micro-charbons et les grains de pollen. Ce sont les deux derniers proxies permettant de reconstruire l’activité des feux et de la dynamique de la végétation, qui ont donné les meilleurs résultats. Les données obtenues ont permis de mettre en évidence un changement important de la végétation des zones de plaines proche de la côte à partir de 1250 ans BP associé à une augmentation significative des feux. Nous discutons ces changements vis-à-vis de l’impact anthropique et d’une forte sécheresse enregistrée régionalement à la même époque. Par ailleurs, les deux lacs n’enregistrent pas exactement de la même façon les dépôts des charbons sédimentaires. Nos analyses suggèrent que ceci est essentiellement dû à localisation des lacs au sein du massif d’Ambre vis-à-vis de la source d’émission de particules. Ainsi, il semble que les humains soient la principale cause de la modification de la végétation il y a 1250 ans mais que le climat pourrait avoir amplifié l’impact des feux en la faisant basculer vers un écosystème principalement herbacé, comme il l’est actuellement. Pour vérifier cette hypothèse il nous faudrait étudier un lac actuellement en milieu ouvert pour mieux qualifier les changements de végétations à cette période.

Mots-clés : paléoécologie, sédiment, micro-charbons, pollen, végétation, impact anthropique, climat, Madagascar.