

THESE

Pour l'obtention du grade de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE POITIERS
UFR des sciences fondamentales et appliquées
Institut de paléoprimatologie, paléontologie humaine : évolution et paléoenvironnements - IPHEP
(Diplôme National - Arrêté du 7 août 2006)

École doctorale : Sciences pour l'environnement - Gay Lussac
Secteur de recherche : Paléoécologie

Présentée par :
Alice Novello

Les phytolithes, marqueurs des environnements mio-pliocènes du Tchad. Reconstitution à partir du signal environnemental des phytolithes dans l'Afrique subsaharienne actuelle

Directeur(s) de Thèse :
Patrick Vignaud, Doris Barboni

Soutenue le 06 décembre 2012 devant le jury

Jury :

Président	Michel Brunet	Professeur des Universités - Collège de France
Rapporteur	Katharina Neumann	Professor - Johann Wolfgang Goethe-Universität, Frankfurt
Rapporteur	Caroline A.E. Strömberg	Assistant Professor - University of Washington
Membre	Patrick Vignaud	Professeur des Universités - Université de Poitiers
Membre	Doris Barboni	Chargée de recherche CNRS - Université d'Aix-Marseille
Membre	Anne-Marie Lézine	Directeur de recherche LOCEAN - Paris 6
Membre	Marie Balasse	Chargée de recherche - Muséum national d'histoire naturelle de Paris

Pour citer cette thèse :

Alice Novello. *Les phytolithes, marqueurs des environnements mio-pliocènes du Tchad. Reconstitution à partir du signal environnemental des phytolithes dans l'Afrique subsaharienne actuelle* [En ligne]. Thèse Paléoécologie. Poitiers : Université de Poitiers, 2012. Disponible sur l'Intranet de l'Université de Poitiers
<<http://theses.univ-poitiers.fr>>



THESE



Pour l'obtention du Grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE POITIERS

(Faculté des Sciences Fondamentales et Appliquées)
(Diplôme National – Arrêté du 7 août 2006)

Ecole Doctorale : Sciences pour l'Environnement Gay Lussac
Secteur de Recherche : Terre Solide et Enveloppes Superficielles

Discipline : Paléoécologie

Présentée par

Alice NOVELLO

.....

Les phytolithes, marqueurs des environnements mio-pliocènes du Tchad

**Reconstitution à partir du signal environnemental des
phytolithes dans l'Afrique subsaharienne actuelle**

.....

Sous la direction de

Doris BARBONI, Chargée de Recherches
Patrick VIGNAUD, Professeur

.....

Thèse soutenue publiquement le 6 décembre 2012
Devant la Commission d'Examen

.....

Membres du Jury

K. NEUMANN	Professor, Johann Wolfgang Goethe-Universität, Frankfurt	Rapporteur
C.A.E. STROMBERG	PhD, Assistant Professor, University of Washington	Rapporteur
M. BALASSE	Chargée de Recherches, MNHN, Paris	Examinateur
M. BRUNET	Professeur, Université de Poitiers et Collège de France	Examinateur
A.-M. LEZINE	Directeur de Recherches, LOCEAN, Paris	Examinateur
D. BARBONI	Chargée de Recherches, CEREGE, Université Aix-Marseille	Co-Directeur de thèse
P. VIGNAUD	Professeur, Université de Poitiers	Directeur de thèse

Remerciements

Ce mémoire de thèse dresse une synthèse des principaux résultats de recherche obtenus à la suite de trois années de doctorat passées au laboratoire du CEREGE d'Aix en Provence, sous la tutelle du laboratoire de l'IPHEP de Poitiers, et grâce à une bourse de doctorat octroyée par le CNRS et la Région Poitou-Charentes.

En tout premier lieu, je souhaite dédier ce mémoire de thèse à Pierre Poilecot, écologue du CIRAD de Montpellier, qui nous a malheureusement quittés le 21 juin 2012. Pierre m'avait accompagnée lors de la mission d'échantillonnage menée au Tchad à l'automne 2010. Sa collecte d'information sur les milieux explorés et les flores rencontrées au cours de cette mission a conduit à la réalisation d'un recueil de données exceptionnel, sans lequel je n'aurais pu produire le travail présenté dans ce mémoire. En m'autorisant à accéder à l'herbier des plantes tropicales du CIRAD, Pierre m'a aussi permis de réaliser le travail d'analyse des graminées et cypéracées exposé ci-après. Sans son aide, sa disponibilité et ses connaissances, je n'aurais pu arriver à ce résultat. Aussi, je tiens à saluer l'Homme passionné, rigoureux et humble qu'il était dans son travail, et à souligner la profonde gentillesse et l'étonnante curiosité qui l'habitaient au quotidien. Merci à toi, pour tout ce que tu m'as apporté.

J'adresse un GRAND merci à mes Directeurs de thèse, Doris Barboni (Chargée de recherche, CEREGE) et Patrick Vignaud (Professeur, IPHEP), qui, chacun de leur côté et à leur façon, m'ont permis de mener à bien ce travail. Je les remercie pour la confiance et l'appui constants qu'ils m'ont livrés au cours de ces trois années, et même au-delà, si je compte mon année de Master 2, voire mes années de faculté à Poitiers. A Doris, merci de m'avoir communiqué ton savoir, d'être toujours restée enthousiaste malgré les difficultés, et de m'avoir poussée à aller toujours plus loin dans mon travail, mes idées et ma façon de penser. Je tiens spécialement à te remercier pour ta grande humanité, ton soutien moral et ta compréhension, grandes qualités qui m'ont aidée à avancer durant ces trois années, et à ne pas lâcher à la fin.

Je souhaite remercier Katharina Neumann et Caroline A. E. Strömberg pour avoir accepté d'être rapporteurs de ce travail et d'être présentes le jour de ma soutenance malgré leurs emplois du temps surchargés et le déplacement engendré. Je remercie également le Professeur Michel Brunet, Marie Balasse, et Anne-Marie Lézine pour avoir accepté de participer à l'évaluation de ce travail.

Dans le cadre de la mission réalisée au Tchad à l'automne 2010, je voudrais remercier les autorités françaises (Ministère des Affaires Etrangères à la Commission des fouilles, Ambassade de France à N'Djaména) et tchadiennes (Université de N'Djaména, CNAR), ainsi que M. Brunet (Directeur de la Mission Paléanthropologique Franco-tchadienne) pour les facilités concédées au bon déroulement de la mission. Cette mission a été possible grâce au support financier du Project ANR-09-BLAN-0238.

J'adresse mes remerciements à tous les membres du CEREGE, que j'ai côtoyés quotidiennement ou plus ponctuellement dans le cadre de mon travail. Merci à l'équipe palynologie-phytolithes et une spéciale dédicace à Guillaume Buchet pour sa bonne humeur, sa gentillesse, et sa disponibilité, pour m'avoir nourrie (abricots, gaufrettes) et abreuvée (café, jus de pomme) durant ces trois années, et pour avoir provoqué à maintes reprises des moments de rigolades indescriptibles dans les séances de comptage au microscope. Retraite bien méritée pour toi, tu nous manqueras tous ! Aussi, un grand merci à Annie Vincens pour sa disponibilité et son aide pour la pêche aux informations floristiques, et à Anne Alexandre pour les nombreux échanges phytolithes que nous avons pu avoir au cours de ces trois années. Je tiens également à remercier personnellement les diatomistes Christine Paillès et Florence Sylvestre pour leur écoute et leur disponibilité, notamment au cours des semaines de « pré-fin », Jean-Charles Mazur pour sa bonne humeur et son aide pour les préparations de Cyperaceae, Joël Guiot pour ses explications « statistiques » et Philippe Dussouliéz pour les cartes. J'adresse des remerciements tout particuliers à Laure Berti-Equille pour m'avoir aidée dans le traitement statistique des données et pour m'avoir fait avancer dans mon approche. Aussi,

j'espère que nous pourrons continuer à travailler ensemble et valoriser tout ce travail amorcé. Je salue également Christelle Hély pour ses bons conseils, et Morteza Djamali pour m'avoir fait confiance et aidé à décrocher un prix pour mener à bien ma première expérience postdoctorale.

Et que seraient ces trois années sans mes copains du CEREGE et/ou d'Aix. D'abord ceux présents dès le départ : Rémi, Mélanie, Lise, Nicolas B., Evax, Pierre, Julien, Fabienne, Etienne et Nadine, puis ceux arrivés après : Marine, Très chère Sophie, Camille, Jérémy, Romain, Julie..., et la liste est longue. Trois années super passées en votre compagnie. Je ne peux vous remercier un par un, mais je tiens tout de même à adresser un clin d'œil particulier à Rémi, pour les moments transatlantiques et tant d'autres inoubliables, à tous mes copains de première année pour les sorties, soirées et bons moments passés ensemble, et à tous ceux qui m'ont soutenue durant les derniers mois. Un merci tout particulier à Marine, amie et collègue de bureau, pour m'avoir écoutée, supportée, conseillée, aidée sur R et dans l'acquisition des données climat et végétation par satellite.

Parallèlement, j'adresse mes remerciements à tous les membres de l'IPHEP, permanents, étudiants, partis ou encore présents. Un merci tout particulier à Carine Noël et Ghislaine Florent pour avoir géré avec une rapidité et une efficacité incroyables mes commandes de laboratoire, mes frais de mission, ordre de mission, dossiers administratifs... Merci à Cécile Blondel pour m'avoir accordé de son temps en première année de thèse pour la valorisation de mon travail sur La Milloque, et Géraldine Garcia d'avoir pensé à moi pour intervenir dans le cadre de la fête de la Science 2010 à St Rémy sur Creuse. Je salue mon collègue compatriote Antoine et son binôme indissociable Sohee pour leur accueil toujours chaleureux à Poitiers, Dimitri (évidemment), Alexis, Jacqueline, Noémie et tous les anciens de Poitiers que j'ai pu côtoyer depuis mon Master : Camille, Sozic, Thibaut, Guillaume, Pauline et j'en oublie. Et j'ai aussi une pensée pour mes anciens collègues de Montpellier, et notamment Laure, à qui j'ai envie de dire « c'est fini, ouf, on y est arrivées ! »

Merci à l'équipe de l'herbier du CIRAD de Montpellier (Pierre Poilecot, Bruno Rosset, Oswaldo Moretti et Philippe Daget) pour leur accueil toujours chaleureux lors de mes quelques campagnes de prélèvements menées là-bas. Je remercie également l'ensemble des collègues tchadiens qui nous ont accueillis sur place en 2010. Des mercis tout particuliers à Jérôme Sureau pour la logistique, et à A. Mahamat et D. Issa pour nous avoir accompagnés, Pierre et moi, dans les savanes et marécages du Tchad. C'était super !

Enfin, je tiens à remercier ma famille et mes amis proches pour avoir suivi de près comme de loin cette entreprise. Un grand merci à mes parents pour tous les encouragements et l'attention particulière qu'ils m'ont prodigués durant la phase de rédaction, et ma sœur qui elle aussi à sa manière m'a accordé son soutien. Merci à Dimitri pour m'avoir écoutée, supportée et rassurée pendant cette période, et pour avoir accepté de passer un mois d'août pluvieux à Poitiers en ma compagnie. Je salue Marjolaine et toute la famille Billaud pour leurs mots sincères. Mes dernières pensées vont à mes amis de toujours : Pauline, Kiki, Aurélie, Natacha, Tristan, Guilli, Pierre, François, Antoine, Edouard et Bertha, dont je ne pouvais taire le nom dans cette production si importante à mes yeux.

Résumé/Abstract

Ce mémoire présente l'étude du signal phytolithique de sédiments mio-pliocènes du Tchad (Afrique Centrale) datés entre 7-2 Ma, et contemporains des Hominines anciens *Sahelanthropus tchadensis* et *Australopithecus bahrelghazali*. Une calibration de la relation plantes-phytolithes-sols pour l'Afrique tropicale subsaharienne actuelle a d'abord été réalisée pour apprécier la signature environnementale des phytolithes dans le registre fossile. L'analyse des assemblages phytolithiques de 98 espèces de graminées (Poaceae) a permis d'élaborer trois nouveaux indices phytolithiques à partir de 43 types propres aux Poaceae. Testés sur une base de 57 sols/sédiments modernes du Tchad, ces indices permettent de tracer les associations graminéennes aquatiques du Lac Tchad, les associations mésophytiques des milieux humides soudaniens, et les associations xérophytiques des milieux secs sahéliens. L'analyse des assemblages phytolithiques des sols/sédiments actuels considérés dans leur ensemble a permis d'évaluer le potentiel de ce proxy à caractériser la physionomie des formations soudano-sahéliennes modernes. La calibration a été appliquée à l'étude d'un enregistrement sédimentaire discontinu du Lac Tchad (6-2 Ma) (forage de Bol, 13°N/14°E) et à celle de 18 niveaux paléontologiques du Djourab (7-3.5 Ma) (16°N/17°E). Les résultats indiquent la présence de savanes intermédiaires à fermées et de zones de végétation aquatique dominantes à 7 Ma dans le Djourab, puis de savanes plus ouvertes et sèches à 3.5 Ma. Une phase de bas niveau lacustre est enregistrée entre 3.6-2.8 Ma à Bol, et un pic d'aridité à 3.2 Ma. Enfin, les résultats montrent l'existence de graminées en C₄ au Tchad depuis 7 Ma.

Mots-clés : Afrique tropicale, Tchad, Miocène, Pliocène, phytolithe, paléoenvironnement, graminées, Poaceae, sol, Hominines, végétation

Phytoliths, indicators of the Mio-Pliocene environments of Chad. Paleoenvironmental reconstruction from the modern Sub-Saharan phytolith signal in Africa.

This thesis dissertation is dedicated to the study of the phytolith signal of Mio-Pliocene sediments from Chad (Central Africa) dated between 7-2 Ma, and contemporary to the early Hominin species *Sahelanthropus tchadensis* and *Australopithecus bahrelghazali*. A calibration work studying the relationship plants-phytoliths-soils in modern sub-Saharan tropical Africa was carried out in order to assess the environmental significance of the phytolith signal in the fossil record. Phytolith assemblages produced by 98 sub-Saharan grass species (Poaceae) were analyzed and the results led to the development of three new phytolith indices defined from 43 types specific to Poaceae. Tested on a database of 57 modern soil/sediment samples from Chad, these indices allow drawing aquatic grass associations of Lake Chad, mesophytic grass associations of wetlands from the Sudanian domain, and xerophytic grass associations of drylands from the Sahelian domain. The analysis of modern soil phytolith assemblages (total assemblages) was used to assess the potential of this proxy to characterize the physiognomy of the Sudano-Sahelian vegetation types. The calibration had been applied to the study of a discontinuous sedimentary record from Lake Chad (6-2 Ma) (Bol core, 13°N/14°E) and of 18 paleontological levels from the Djourab (7-3.5 Ma) (16°N/17°E). The results indicate the dominance of intermediate to closed savannas and areas of aquatic vegetation at 7 Ma in the Djourab, and more open and dry savannas at 3.5 Ma. A limited lacustrine stage is recorded between 3.6-2.8 Ma at Bol, and a peak of aridity at 3.2 Ma. Finally, the results show the existence of C₄ grasses in Chad since 7 Ma.

Key-words: Tropical Africa, Chad, Miocene, Pliocene, phytolith, paleoenvironment, grass, Poaceae, soil, Hominin, vegetation

IPHEP, Institut International de Paléoprimatologie, Paléontologie Humaine : Evolution et Paléoenvironnements, UMR CNRS 7262 INEE, Université de Poitiers
CEREGE, Centre Européen de Recherche et d'Enseignement des Géosciences de l'Environnement, UMR CNRS 7330, Université Aix/Marseille

Remerciements.....	5
Résumé/Abstract.....	7
Liste des Figures.....	12
Liste des Planches.....	14
Liste des Tableaux.....	15
Liste des Annexes.....	16
INTRODUCTION.....	19

PARTIE A

ETUDE DES RELATIONS PHYTOLITHES-VEGETATION- ENVIRONNEMENT DANS LE CONTEXTE DE L'AFRIQUE SUBSAHARIENNE ACTUELLE

I. Cadre d'étude général : le Tchad	29
I.1 Contextes géographique et géologique	29
I.2 Contexte climatique actuel.....	31
I.3 La végétation : cadre régional, principaux domaines et formations phytogéographiques	34
II. Matériel actuel	37
II.1 Les Plantes	37
II.1.1 Choix des taxons étudiés	37
II.1.2 Echantillonnage	37
II.1.3 Profil et représentativité du jeu de données	42
II.2 Les sols modernes.....	44
II.2.1 Choix des sites et exploration	44
II.2.2 Echantillonnage	44
II.2.3 Localisation géographique et contexte phytogéographique.....	45
II.2.4 Description des sites	48
II.2.4.1 Structure générale de la végétation.....	48
II.2.4.2 Proportion de couverture ligneuse	51
II.2.4.3 Composition floristique et échelle d'abondance/dominance	53
II.2.5 Profil climatique	55
III. Méthodes.....	56
III.1 Procédures de laboratoire	56
III.1.1 Protocoles d'extraction.....	56
III.1.2 Observation et comptages.....	56
III.2 Description et classification des phytolithes	58
III.2.1 Les GSSCs (« grass silica short cells ») ou cellules courtes silicifiées des graminées.....	65
III.2.2 Les non-GSSCs	68

III.3 Plan d'analyse des assemblages de phytolithes modernes	70
III.4 Outils statistiques utilisés	71
III.4.1 Analyse de « test-value » (ou valeur-test)	71
III.4.2 Méthode des scores	71
III.4.3 Analyse en composante principale	73
III.4.4 Différences entre groupes d'échantillons	73
IV. Résultats et discussion	75
IV.1 Les assemblages phytolithiques produits par les Poaceae.....	75
IV.1.1 Diversité des types	75
IV.1.2 Signification écologique des sous-familles/tribus de Poaceae	78
IV.2 Les assemblages phytolithiques retrouvés dans les sols/sédiments modernes.....	83
IV.2.1 Permettent-ils de tracer la présence des zones lacustres ?.....	83
IV.2.1.1 Travail sur un jeu de données partiel : article publié dans <i>Review of Palaeobotany and Palynology</i>	83
IV.2.1.2 Approche élargie à l'ensemble du jeu de données	101
• Démarche analytique	101
• Résultats	103
IV.2.1.3 Discussion générale et conclusion.....	106
IV.2.2 Permettent-ils de tracer les différents types de milieux explorés au Tchad ?.....	114
IV.2.2.1 Les associations écologiques de graminées.....	114
• Démarche analytique	114
• Résultats	116
IV.2.2.2 La physionomie de la végétation.....	127
• Démarche analytique	127
• Résultats	129
IV.2.2.3 Discussion générale et conclusion.....	143

PARTIE B

LES PALEOENVIRONNEMENTS MIO-PLIOCENES DU TCHAD

V. Les sites d'étude : présentation générale.....	155
VI. Le forage de Bol	157
• Introduction	157
• Study area	158
• Material.....	159
• Methods	160
• Results	165
• Discussion and conclusion.....	171
VII. Les sites mio-pliocènes du Djourab.....	175
VII.1 Caractéristiques lithologiques et âges.....	175
VII.2 Résultats d'extraction	177
VII.3 Analyse des assemblages phytolithiques associés aux sites fossilifères	179

VII.3.1 Démarche analytique	179
VII.3.2 Résultats.....	180
VII.3.2.1 Compatibilité des jeux de données modernes et fossiles	180
• Diversité des types de phytolithes	180
• Profil général du jeu d'assemblages fossiles	181
VII.3.2.2 La physionomie des végétations mio-pliocènes.....	186
• Profil des formations végétales.....	186
• Densité et nature de la couverture ligneuse	187
VII.3.2.3 Le profil écologique des flores graminéennes mio-pliocènes.....	189
• Un signal de marécage ou steppe ? De savane/prairie sèche ou humide ?	189
• Validation et précision des tendances observées	190
VII.3.2.4 Synthèse des résultats	193
VII.3.3 Discussion : Quel profil environnemental pour les sites mio-pliocènes ?	195
• Les sites de Toros Menalla (fin Miocène, 7.32 ± 0.10 Ma).....	195
• Les sites de Kossom Bougoudi (limite Mio-Pliocène, 5.44 ± 0.62 Ma).....	199
• Les sites de Koro-Toro (Pliocène, 3.65 ± 0.11 Ma)	200
CONCLUSION GENERALE.....	203
BIBLIOGRAPHIE.....	209
ANNEXES.....	227

Liste des Figures

Figure I-1 Geographical map of Chad drawn from SRTM (“Shuttle Radar Topography Mission”) elevation data (m) and locating the main geographical formations.....	29
Figure I-2 Climatic maps of Chad realized from CRU’s high-resolution gridded dataset (data compiled from 1961 to 1990, resolution 10’x10’).	31
Figure I-3 Maps of mean monthly precipitation in Chad realized from CRU’s high-resolution gridded dataset (data compiled from 1961 to 1990, resolution 10’x10’), showing the northward progression of the precipitation front from April to August.	32
Figure I-4 Distribution of the main phytogeographical domains of Africa (redrawn after White, 1983). Chad includes the so-called Sudanian, Sahelian, and Saharan domains.	34
Figure I-5 Main vegetation units defined by White (1983).....	35
Figure II-1 Location of the 44 modern sampling sites in Chad according to the main vegetation types defined by White (1983).....	47
Figure II-2 Schematic drawings of the different physiognomic vegetation types met in Chad after Yangambi’s classification and figures (Boughey, 1957).....	49
Figure II-3 Percentages of estimated local ligneous cover (LC) for the different vegetation types sampled for this study.....	51
Figure II-4 Definition of the Abundance/Dominance (A/D) scale (Boudet, 1975) used in this study..	54
Figure III-1 Illustration of the method of scores (Prentice et al. 1996): main steps of calculation	72
Figure IV-1 Comparison of the GSSC assemblages produced by the leaves and inflorescences of 40 grass species.	76
Figure IV-2 Percentages of helophytic/hydrophytic (He/Hy) (aquatic), mesophytic (Me), and xerophytic (Xe) grass species in the different grass subfamilies (and tribes) studied.....	79
Figure IV-3 Pattern of GSSCs production observed for the different grass subfamilies constituting our dataset (94 leaf assemblages).	81
Figure IV-4 New cohorts of GSSC types involved in the characterization of aquatic, mesophytic, and xerophytic grass species..	102
Figure IV-5 Comparison between the first and new GSSC indices calculated for the modern soil/sediment samples from the Sahelian and Sudanian regions, as well as from Lake Chad.....	105
Figure IV-6 Mean total length of bilobates observed in xerophytic grass species, and other (aquatic or mesophytic) grass species (data from Brown, 1984).....	108
Figure IV-7 Scatter plot between the mean total length of bilobates produced by 58 Paniceae species of West tropical Africa, and their mean length of shank (calculated using the data of Fahmy, 2008).	109
Figure IV-8 Comparisons between the new GSSCs indices (Iaq° et combined Ixe-me°) and the Iph index calculated for the modern soil/sediment samples from the Sahelian and Sudanian regions, as well as from Lake Chad.....	112

Figure IV-9 Scores (%) of grass ecological affinities at the 40 modern sampling sites in Chad..	116
Figure IV-10 Results of the PCA-cluster analysis between modern sites (N=41) and their relative abundance in aquatic, mesophytic and xerophytic grass species..	118
Figure IV-11 Details on grass composition of the different associations defined after the PCA-cluster analysis.	119
Figure IV-12 Distribution of modern sites according to their grass associations and comparison with the limits of White's main vegetation types.	120
Figure IV-13 Mean annual precipitation (PANN), mean annual relative humidity (HR) and length of the dry season (DSL) observed for the main ecological grass associations defined in Chad (data from CRU, New et al. 2002) from botanical data.	122
Figure IV-14 Signal of the phytolith indices Iaq°, Ime°, and Ixe° in modern soils/sediments from Chad..	123
Figure IV-15 Descriptive statistics of the different grass indices Iaq°, Ime° and Ixe° calculated for each group of modern sites: aquatic, semi-aquatic, mesophytic ++, intermediate, and xerophytic ++..	124
Figure IV-16 Clustering analysis (Ward's method) performed on the Iaq°, Ime°, and Ixe° index values of the different modern assemblages.	126
Figure IV-17 Scatter plot of the modern soil samples and of all phytolith types (main morphological categories) resulting from the PCA..	130
Figure IV-18 Abundance pattern (%) of the main phytolith categories implied on the distribution of phytolith assemblages.	133
Figure IV-19 Ternary plot showing the distribution of phytolith assemblages according to their respective proportions of herbaceous phytolith indicators, ligneous phytolith indicators, and ubiquitous phytoliths.	140
Figure IV-20 Attempt of characterization of the ligneous cover (LC) density observed at modern vegetation sites from Chad by using five different phytolith proxies.	142
Figure IV-21 Correlation between MODIS satellite percent tree cover and relative abundance of globular phytoliths at different modern sites from tropical West and East Africa (data obtained from Barboni et al. 2007).	149
Figure V-1 Geographical map of Chad drawn from SRTM ("Shuttle Radar Topography Mission") elevation data (m).	156
Figure VI-1 Geographical map of Chad drawn from SRTM ("Shuttle Radar Topography Mission") elevation data (m) and showing the general context of the study	159
Figure VI-2 Bivariate plot of the ¹⁰ Be/ ⁹ Be age values versus depth values (m) associated with the 23 fossil sediment samples.	161
Figure VI-3 Variations of the diatom abundances observed along the sedimentary unit. High and moderate diatom abundances (defined during the diatom counting) are indicative of well-marked lacustrine stages.	166

Figure VI-4 Variations of the phytolith proxies through time and regarding the diatom abundance scale.....	168
Figure VI-5 Scores (%) of phytogeographic domains inferred from modern (Maley, 1972) and fossil pollen data, Lake Chad.....	171
Figure VII-1 Spatial distribution of the 34 fossil localities sampled for phytolith analysis.	175
Figure VII-2 Synthetic geological columns of the four Mio-Pliocene fossiliferous areas (TM, KB, KL and KT) from the Djurab desert (northern Chad).....	176
Figure VII-3 Scatter plot of the fossil sediment samples and of the main morphological phytolith categories resulting from the PCA..	183
Figure VII-4 Diagram of abundances (%) of the main morphological phytolith categories in the 18 fossil assemblages..	185
Figure VII-5 Ternary plot showing the distribution of fossil and modern phytolith assemblages according to their respective abundances of herbaceous phytolith indicators, ligneous phytolith indicators and ubiquist phytoliths.....	186
Figure VII-6 Abundance of globular decorated phytoliths (echinate included) in fossil assemblages, compared with abundances observed in non-forested environments from Chad, and in tropical evergreen forests from Central Africa (DR. Congo, Runge, 1999).....	188
Figure VII-7 Ternary plot showing the distribution of fossil and modern phytolith assemblages according to their respective values of I_{aq}° , I_{me}° and I_{xe}° indices.....	189
Figure VII-8 Signal of grass phytolith indices (I_{aq}° , I_{me}° and I_{xe}°) in fossil assemblages.	191

Liste des Planches

Plate I Grass silica short cells.....	.61
Plate II Blocky bodies.....	62
Plate III Acicular, elongate bodies and some epidermal silicified structures.....	63
Plate IV Articulated epidermal structures, polyhedral and globular bodies, polyhedral plates.....	64
Plate V Selected phytolith types observed in fossil sediments from Bol.....	164

Liste des Tableaux

Table I-1 General climatic pattern (PANN and DSL ranges) of the main phytogeographical domains of Chad (White, 1983).	36
Table II-1 List of Cyperaceae, Typhaceae and Poaceae specimens analyzed for their phytolith content.	39
Table II-2 Taxonomical and ecological features of the 98 Subsaharan grass species studied.	42
Table II-3 List of the 9 other herbaceous species (Cyperaceae and Typhaceae) analysed for their phytolith content.....	43
Table II-4 Location and main vegetation types (defined by White, 1983) of the 44 modern sampling sites studied.	46
Table II-5 Classification of the 44 modern sites according to the physiognomy of local vegetation (after the Yangambi classification: Boughey, 1957).....	48
Table II-6 Classification of the 44 modern sites according to their percentages of local ligneous cover (LC).	53
Table III-1 Classification of phytoliths used in this study.....	59
Table IV-1 Results on pairwise comparisons (Tukey's HSD test) of modern group of environments (Sahelian, Sudanian, and Lake Chad) according to mean values of their index signals (first and new indices).	106
Table IV-2 Minimal, maximal, and resulting mean total length of the bilobate types observed in 27 different Poaceae species from North America and studied by Brown (1984).	107
Table IV-3 Results on pairwise comparisons (Tukey's HSD test) of environmental groups according to the grass index signal of their phytolith assemblages.....	125
Table IV-4 Contribution of phytolith variables (a) and phytolith assemblages (b) on axes 1 and 2 of the PCA.	131
Table IV-5 Results on pairwise comparisons (multiple comparison test after Kruskal-Wallis) of modern types of vegetation according to their phytolith signals.....	134
Table IV-6 Environmental significance of the 45 non-GSSCs observed on modern and fossil soil/sediment samples from Chad.....	137
Table VI-1 List of the 25 fossil sediment samples studied from Bol.	160
Table VI-2 Synthesis of diatom species abundances (%) observed in fossil samples.....	167
Table VII-1 Results of the extraction procedures performed on fossil samples.....	178
Table VII-2 Contribution of phytolith variables (a) and phytolith assemblages (b) on axes 1 and 2 of the PCA.	184
Table VII-3 Results of the prediction by bootstrap linear discriminant analysis on the 14 fossil assemblages.....	192

Table VII-4 Synthesis table presenting the environmental signal (vegetation physiognomy, density and type of ligneous cover, ecological grass associations) obtained from the analysis of the 18 fossil phytolith assemblages from the Djurab desert. 194

Liste des Annexes

Appendix I Detailed phytolith counts for grass leaf material (98 species).

Appendix II Detailed phytolith counts for grass inflorescence material (67 species).

Appendix III Detailed phytolith counts for modern soil/sediment samples (57 samples).

Appendix IV Detailed phytolith counts for fossil sediments from the Bol core (25 samples).

Appendix V Detailed phytolith counts for fossil sediments from the Djurab sites (34 samples).

Appendix VI Details on the taxonomical and ecological features of the 98 Sub-Saharan grass species studied for their phytolith content. Sources: Watson and Dallwitz (1992), César and Lebrun (2003), Clayton et al. (2006), Poilecot (1999), Schmidt et al. (2011), Poilecot, pers. com.

Appendix VII Data used for the calculation of scores permitting to infer the ecological grass composition of each modern site (see method on section III.4.2). Abundance (in %, estimated from the A/D scale of Boudet (1975), see Figure II-4) and main ecological affinity (or water-requirement) of the 80 grass species observed on modern sites.

Appendix VIII Climatic data estimated for each modern site from the High-resolution data gridded (10'x10') of CRU ("Climatic Research Unit", New et al. 2002). See method in section II-2.5.

Appendix XI Phytolith percent diagram of the 57 modern sediment/surface soil samples from Chad.

INTRODUCTION

Les problématiques liées à l'émergence et à l'évolution de la lignée humaine en Afrique sont anciennes, et les connaissances sur le sujet n'ont de cesse d'être enrichies par les nouvelles découvertes. Parmi les découvertes qui ont marqué les deux dernières décennies, peuvent être citées celles ayant tour à tour repoussé l'âge du plus ancien représentant de la lignée humaine connu. D'abord, la découverte au début des années 90 des premiers restes attribués à l'espèce *Ardipithecus ramidus* en Ethiopie, datés à 4.4 Ma (White et al., 1994); puis, au début des années 2000, les découverte et description de trois nouvelles espèces d'âge miocène : *Orrorin tugenensis* au Kenya, daté à 6 Ma (Pickford and Senut, 2001; Senut et al., 2001), *Ardipithecus kaddaba* en Ethiopie, daté à 5.2-5.8 Ma (Haile-Selassie, 2001; Haile-Selassie et al., 2004), et enfin *Sahelanthropus tchadensis* au Tchad, daté à 7 Ma (Brunet et al., 2002; Vignaud et al., 2002; Brunet et al., 2005). Aussi, la découverte de *Sahelanthropus tchadensis*, succédant à celle de l'espèce *Australopithecus bahrelghazali* (3.5 Ma) six ans auparavant au Tchad par la MPFT (Mission Paléanthropologique Franco-Tchadienne, pilotée par Michel Brunet) (Brunet et al., 1995; Brunet et al., 1996), a permis d'élargir l'aire de répartition des formes anciennes d'Hominines sur le continent africain, et de pointer l'Afrique Centrale comme nouvelle région clé dans l'histoire évolutive du groupe.

Outre les découvertes successives de *Sahelanthropus tchadensis* et *Australopithecus bahrelghazali*, les nombreuses prospections paléontologiques réalisées dans le nord du Tchad (désert du Djourab) par la MPFT ont permis de mettre à jour plus de 14000 restes de vertébrés fossiles sur quatre secteurs fossilifères d'âges mio-pliocènes distincts, d'abord estimés par biochronologie, puis confirmés et contraints par géochronologie : Toros Menalla (7.32 ± 0.10 Ma), Kossom Bougoudi (5.26 ± 0.29 Ma), Kollé (3.96 ± 0.48 Ma) et Koro Toro (3.58 ± 0.27 Ma) (Brunet et al., 1997; Brunet et al., 1998; Brunet and M.P.F.T., 2000; Vignaud et al., 2002; Lebatard et al., 2008; Lebatard et al., 2010). Les investigations menées autour des restes de faunes (composition taxonomique, structure écologique, isotopes de l'émail dentaire des poissons ou grands mammifères, méso-usures dentaires des faunes de Bovidae) et des dépôts sédimentaires associés à ces secteurs ont apporté de nombreuses indications sur les paléoenvironnements mio-pliocènes de cette région (e. g. Geraads et al., 2001; Vignaud et al., 2002; Boisserie et al., 2005; Louchart et al., 2005a; Jacques, 2007; Peigné et al., 2008; LeFur et al., 2009; Schuster et al., 2009; Blondel et al., 2010; Otero et al., 2010b; Otero et al., 2011). Aussi, ces recherches sont précieuses puisqu'elles ont permis d'alimenter les discussions autour des habitats des premiers Hominines, et également d'enrichir les connaissances sur les milieux mio-pliocènes d'Afrique Centrale, dont le registre restait jusqu'alors peu documenté.

Les résultats obtenus indiquent l'existence d'un environnement mosaïque dans le Djourab autour de 7 Ma, constitué de zones boisées et d'espaces plus ouverts, et de milieux aquatiques divers. Si l'existence d'une composante arbres/arbustes est indubitablement soutenue par la présence de certains taxons mammaliens et régimes alimentaires reconstruits par isotopie (Vignaud et al., 2002;

Jacques, 2007), ces mêmes indicateurs ne permettent pas de fournir une quantification de cette composante dans les environnements reconstruits. Par ailleurs, certains indicateurs réfutent l'existence de milieux forestiers denses à 7 Ma dans cette zone ou suggèrent une représentation limitée des environnements boisés (LeFur et al., 2009; Blondel et al., 2010). Ces résultats contrastent avec les résultats de reconstruction environnementale des sites associés aux premiers Hominines *Orrorin tugenensis* et *Ardipithecus ramidus* en Afrique de l'Est à 6 Ma et 4.4 Ma respectivement, et qui indiquent l'existence de milieux boisés à forestiers en association avec ces espèces (Pickford and Senut, 2001; WoldeGabriel et al., 2001; WoldeGabriel et al., 2009). A 3.5 Ma, les milieux reconstruits dans le Djourab apparaissent plus ouverts et secs qu'à 7 Ma (Brunet et al., 1996; Zazzo et al., 2000; Otero et al., 2011). Néanmoins, cette tendance aride ne fait pas l'unanimité de toutes les études (Geraads et al., 2001; Fara et al., 2005).

Le travail de thèse présenté ici s'inscrit dans la dynamique de reconstruction des paléoenvironnements mio-pliocènes du Tchad, puisqu'il propose d'appliquer une nouvelle méthode d'investigation encore jamais utilisée dans ce contexte. Cette méthode consiste en l'étude du seul indicateur direct de la végétation disponible, les phytolithes (particules de silice micrométriques produites par les plantes), retrouvés dans les sédiments de plusieurs localités de Toros Menalla, Kossom Bougoudi, Kollé et Koro-Toro, et dans un enregistrement sédimentaire lacustre du Lac Tchad, contemporain à certaines de ces périodes.

La finalité de ce travail est de 1) donner une appréciation plus précise de la structure et la composition des communautés végétales présentes à ces époques, et 2) fournir des informations sur le contexte climatique du Tchad au cours du Mio-Pliocène.

Pourquoi les phytolithes ?

En premier lieu, les phytolithes sont des éléments directement produits par les plantes, et constituent de fait des indicateurs directs des végétations passées. Par ailleurs, puisque la distribution des végétations est influencée par le climat, les phytolithes constituent aussi des indicateurs indirects du climat, au même titre que les grains de pollen ou macro-restes végétaux.

Si les phytolithes ont été préférés aux autres restes végétaux, c'est tout simplement parce qu'ils constituent à ce jour les seuls restes floristiques suffisamment abondants et préservés dans cette zone pour permettre une étude satisfaisante. En effet, des tests préliminaires opérés sur plusieurs niveaux sédimentaires mio-pliocènes du Tchad ont montré que les phytolithes étaient nombreux et assez bien conservés, à l'inverse d'autres restes floristiques comme les grains de pollen, quasi-absents. Si de nombreux macro-restes végétaux sont également préservés, leur nature ne permet

malheureusement pas une identification floristique très précise (Coppens and Koeniguer, 1976; Brunet and M.P.F.T., 2000; Vignaud et al., 2002), ce qui rend les reconstitutions environnementales limitées.

La nécessité d'un référentiel moderne

Pour pouvoir interpréter le signal environnemental des assemblages de phytolithes retrouvés dans les sédiments fossiles, il est indispensable de connaître le potentiel de ces éléments à renseigner sur les végétations actuelles d'Afrique tropicale. En Afrique tropicale, plusieurs études ont montré que les assemblages phytolithiques retrouvés dans les sols pouvaient être utilisés comme marqueurs des grands ensembles de végétation définis sur une échelle régionale (Bremond et al., 2005a; Bremond et al., 2005b; Barboni et al., 2007; Bremond et al., 2008a; Bremond et al., 2008b). Aussi, ces études ont défini des outils (indices, fonctions de transfert) permettant de distinguer les associations graminéennes soudaniennes et sahéliennes, les milieux forestiers stricts des milieux non-forestiers, les végétations d'altitude (graminées en C₃) des végétations de basse altitude (graminées en C₄), et reconstruire les variations régionales d'un paramètre climatique couramment utilisé dans les modèles de végétation. Malheureusement, la résolution offerte par ces travaux reste limitée compte-tenu du travail visé ici, puisque ce dernier consiste en une appréciation des végétations passées sur une échelle géographique restreinte et définie à l'échelle du paysage. En effet, pour un même âge, les sites fossilifères étudiés dans le Djourab se répartissent sur une échelle kilométrique totale inférieure à 100 km, la distance entre deux sites voisins dépassant rarement les 10 km. Par ailleurs, si plusieurs bases de référence sur les phytolithes produits par les flores d'Afrique sont disponibles pour l'Afrique de l'Est et l'Afrique du Sud (Barboni and Bremond, 2009; Rossouw, 2009), une seule est à mentionner pour l'Afrique subsaharienne (Fahmy, 2008), ce qui limite évidemment l'étude de la relation entre phytolithes et végétation dans cette partie de l'Afrique. Enfin, aucune étude consacrée au signal phytolithique des flores des milieux aquatiques n'a été réalisée à ce jour en Afrique tropicale, et ce malgré l'importance de ces milieux dans les registres sédimentaires passés. Evidemment, le registre sédimentaire étudié ici ne fait pas exception à cette règle, puisqu'il consiste en l'étude de dépôts associés à la mise en place de systèmes lacustre et/ou fluvial. De plus, de nombreux indicateurs faunistiques retrouvés sur les sites mio-pliocènes témoignent de la présence de milieux aquatiques végétalisés.

Compte-tenu de ce bilan, une partie importante de ce travail a eu donc comme objectifs de :

- Amorcer une nouvelle collection de référence des phytolithes produits par les plantes d'Afrique subsaharienne, avec un focus particulier sur les familles des Poaceae (en plus d'être très représentée dans cette région, cette famille produit des types de phytolithes remarquables, aux formes très diversifiées), et Cyperaceae (cette famille est bien représentée dans les milieux aquatiques);

- Réaliser une nouvelle collection de référence de sols modernes associés à une gamme variée d'environnements tropicaux dont les composition et structure sont précisément décrits, et ce dans le but de répondre aux contraintes spatiales imposées par cette étude ;
- Développer de nouveaux outils ou approches permettant d'améliorer la résolution des phytolithes dans la reconstruction des types de végétation d'Afrique subsaharienne, et notamment ceux associés aux milieux aquatiques.

Le Tchad a été choisi comme référentiel moderne pour l'étude et la calibration de la relation phytolithes-végétation dans l'Afrique subsaharienne actuelle : 1) pour sa gamme très variée de milieux du nord au sud, due principalement à l'amplitude des taux et durée de précipitations, et aussi à l'échelle du paysage, due à des contraintes plus locales (nature du sol, milieux aquatiques), 2) car sa diversité environnementale apparaissait coïncider avec la plupart des résultats de reconstructions paléoenvironnementales menées jusqu'ici dans le Djourab (savanes ouvertes, arborées à boisées ou forêts claires, 3) car les premiers tests d'extraction de phytolithes menés sur quelques échantillons fossiles avaient révélé qu'une part abondante de phytolithes de graminées était présente dans certains assemblages. En effet, dans l'Afrique moderne, les milieux à graminées sont largement représentés dans les zones de transition climatique à forte saisonnalité comme le Tchad.

Plan du mémoire

La première partie de ce mémoire (Partie A) est consacrée à l'étude de la relation phytolithes-végétation-environnement dans le Tchad actuel. Les contextes géographique, climatique et phytogéographique du Tchad actuel, la base de référence des plantes (Poaceae et Cyperaceae) et des différents milieux échantillonnés pour ce travail sont présentés de façon détaillée. Une nouvelle classification des formes de phytolithes est proposée, au regard de la diversité morphologique des types observés dans le matériel étudié. Les résultats d'analyse du matériel moderne sont ensuite abordés suivant quatre thématiques principales consistant à 1) présenter la diversité morphologique des types de phytolithes produits par les Poaceae étudiées et montrer l'intérêt d'exploiter cette diversité pour améliorer les reconstructions environnementales ; 2) fournir de nouveaux éléments pour la caractérisation des végétations inféodées aux milieux aquatiques ; 3) cibler les contraintes environnementales à l'origine de la distribution des associations écologiques de Poaceae observées au Tchad, et attester du potentiel des phytolithes à tracer ces associations ; et enfin, 4) évaluer le potentiel des assemblages de phytolithes à renseigner sur la physionomie des végétations tropicales subsahariennes. La seconde thématique est articulée autour d'un article scientifique publié en 2012 dans la revue *Review of Palaeobotany and Palynology*.

La seconde partie (Partie B) est consacrée à l'étude du signal environnemental des assemblages de phytolithes retrouvés dans les sédiments mio-pliocènes du Tchad. Tout d'abord les résultats d'analyse d'une séquence sédimentaire lacustre issue d'un forage réalisé au nord du Lac Tchad actuel et datée entre 6 et 2 Ma (forage de Bol), puis dans un second temps ceux associés aux sites fossilifères mio-pliocènes du Djourab. L'étude du forage de Bol est présentée en anglais, sous la forme d'un manuscrit préliminaire.

PARTIE A

**ETUDE DES RELATIONS
PHYTOLITHES-VEGETATION-ENVIRONNEMENT
DANS LE CONTEXTE DE L'AFRIQUE
SUBSAHARIENNE ACTUELLE**

I. Cadre d'étude général : le Tchad

I.1 Contextes géographique et géologique

Le Tchad constitue le pays le plus septentrional de l'Afrique Centrale, jouxtant ainsi les états du Cameroun et de la Centrafrique dans sa partie la plus méridionale. Il est frontalier des pays d'Afrique de l'Ouest (Niger, Nigéria), d'Afrique du Nord (Libye), et d'Afrique de l'Est (Soudan). A l'égal des différents pays qui forment l'Afrique subsaharienne, le Tchad fait office de transition entre le désert du Sahara et les pays d'Afrique tropicale plus humide. Le désert couvre approximativement le tiers nord du pays, même si son unité climatique est interrompue au niveau des montagnes du Tibesti, où les plus hauts reliefs du pays sont alors observés (Louis, 1970) (Figure I-1, p.29).

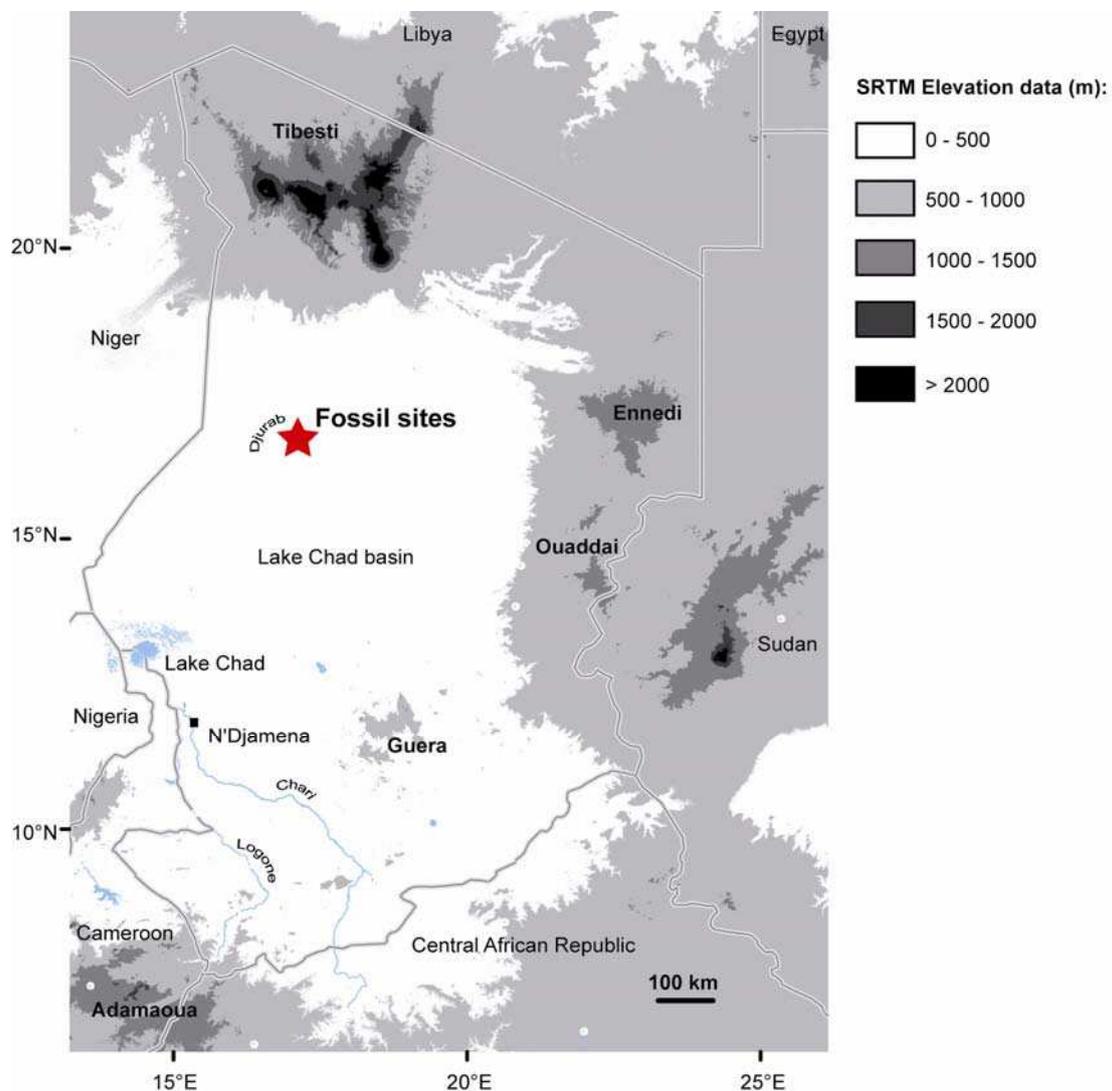


Figure I-1 Geographical map of Chad drawn from SRTM (“Shuttle Radar Topography Mission”) elevation data (m) and locating the main geographical formations. Lake Chad Basin (~325m of elevation) occupies the western, central and southern parts of the country. The rest of the country is characterized by moderate to high relief. The elevation exceeds only 1000 m in the mountains of Ennedi (East) and Tibesti (North). Star indicates the position of the Mio-Pliocene fossil sites in the Djurab desert (see section B dedicated to the Mio-Pliocene paleoenvironments of Chad).

Le bassin du Lac Tchad, dont l'altitude ne dépasse pas ~325 m (Leblanc et al., 2006), forme une large cuvette occupant l'ensemble des parties occidentale, centrale et méridionale du pays. La pointe sud du pays est néanmoins caractérisée par un relief plus élevé que la moyenne du bassin, atteignant ~700 m dans sa partie extrême (Louis, 1970), en lien avec les hauts reliefs de l'Adamaoua du nord du Cameroun (Figure I-1, p.29). Enfin, la partie orientale du Tchad jusque dans la région du Guéra abrite de nombreux plateaux et reliefs dont l'altitude atteint jusqu'à ~1120 m dans le massif de l'Ennedi.

L'histoire géologique du Tchad peut être résumée en trois processus majeurs : l'orogénèse panafricaine protérozoïque, suivie d'un long processus de sédimentation au cours du Paléozoïque, ponctuellement interrompu dans la région du Tibesti par du volcanisme récent (Kusnir and Moutaye, 1997). Les témoins de la sédimentation paléozoïque sont majoritairement visibles au niveau du bassin du Lac Tchad sous forme de dépôts quaternaires récents, mais également de dépôts néogènes plus anciens. Les dépôts néogènes affleurent uniquement aux niveaux des extrémités nord et sud du bassin, et sont largement répandus dans ses parties sédimentaires profondes (Schneider, 1989). C'est à partir des dépôts néogènes affleurant au nord du bassin (Figure I-1, p.29) que les différents secteurs fossilifères de TM, KB, KL et KT (cf. Partie B : « Les paléoenvironnements mio-pliocènes du Tchad ») ont été mis au jour (Brunet et al., 1995; Brunet et al., 1996; Brunet et al., 1998; Brunet et al., 2002; Vignaud et al., 2002).

I.2 Contexte climatique actuel

Le Tchad, situé entre les 24° et 7° parallèles nord, appartient au domaine climatique tropical (Griffiths, 1972; Trochain, 1980). La température moyenne annuelle (TANN) est relativement homogène sur l'ensemble du bassin (25 à 30°C) (Base de données du CRU, enregistrements de 1961 à 1990, New et al., 2002), le maximum enregistré se calquant sur la partie centrale du pays (Figure I-2a, p.31). Au contraire, les zones de plateaux et reliefs possèdent des valeurs de TANN en moyenne plus faibles (<25°C), et décroissantes en fonction de l'altitude (jusqu'à <16°C dans les montagnes du Tibesti).

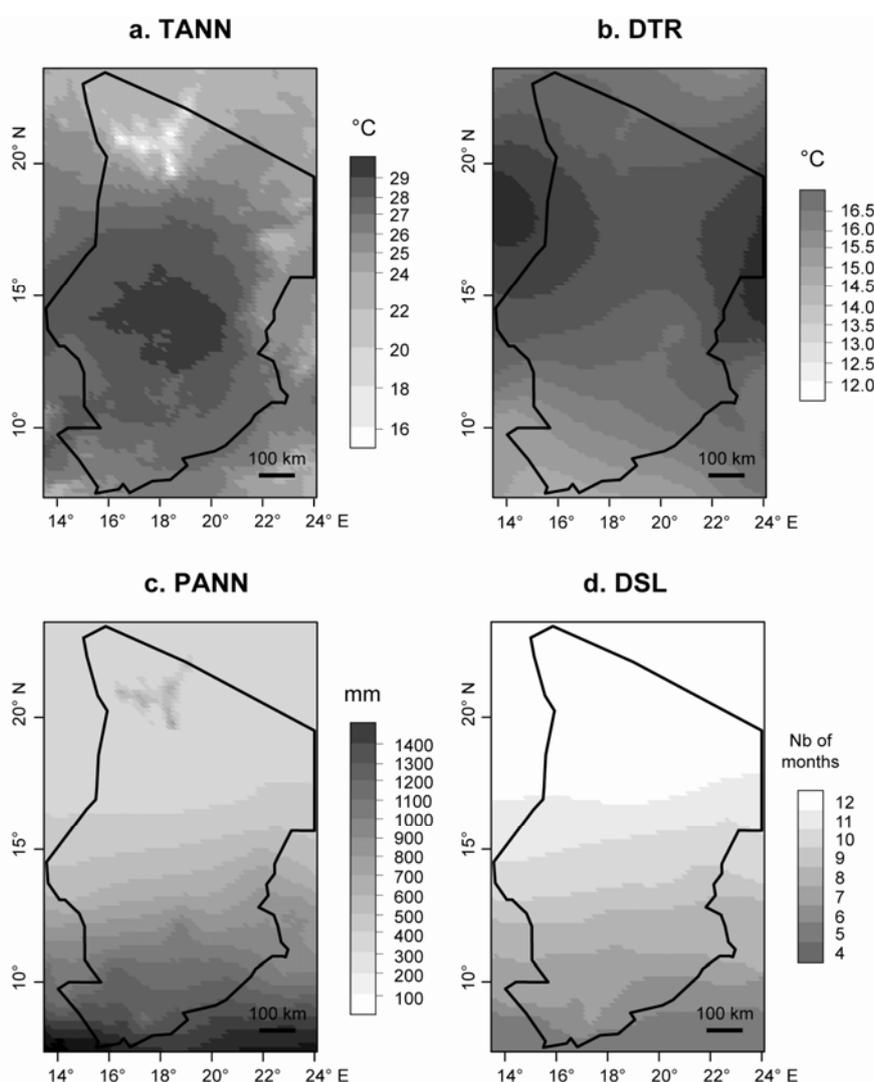


Figure I-2 Climatic maps of Chad realized from CRU's high-resolution gridded dataset (data compiled from 1961 to 1990, resolution 10'x10'). a. Mean annual temperature (TANN); b. Mean annual diurnal temperature range (DTR); c. Mean annual precipitation (PANN); d. Length of the dry season (DSL), defined as the number of months per year for which precipitation does not exceed 50 mm. TANN appears rather constant all over the country, except at high altitudes, and DTR increases from south to north approaching the Saharan desert. PANN and resulting DSL decrease from south to north.

Les moyennes annuelles de l'amplitude thermique journalière (DTR) augmente du sud au nord (12 à 16.5°C) en lien avec la proximité croissante du désert (Figure I-2b, p.31). A l'exception de sa partie septentrionale totalement désertique, le pays est caractérisé par une saison sèche et une saison humide. La saison humide, ou saison des pluies, est liée au déplacement annuel de la zone de convergence intertropicale (ITCZ), lui-même induit par la progression du flux de mousson tropical originaire du Golfe de Guinée (Griffiths, 1972). Le front saisonnier de précipitations intervient dans le sud du Tchad dès le mois d'avril et arrive à son maximum d'expansion au mois d'août, atteignant le 17° parallèle (Figure I-3, p.32).

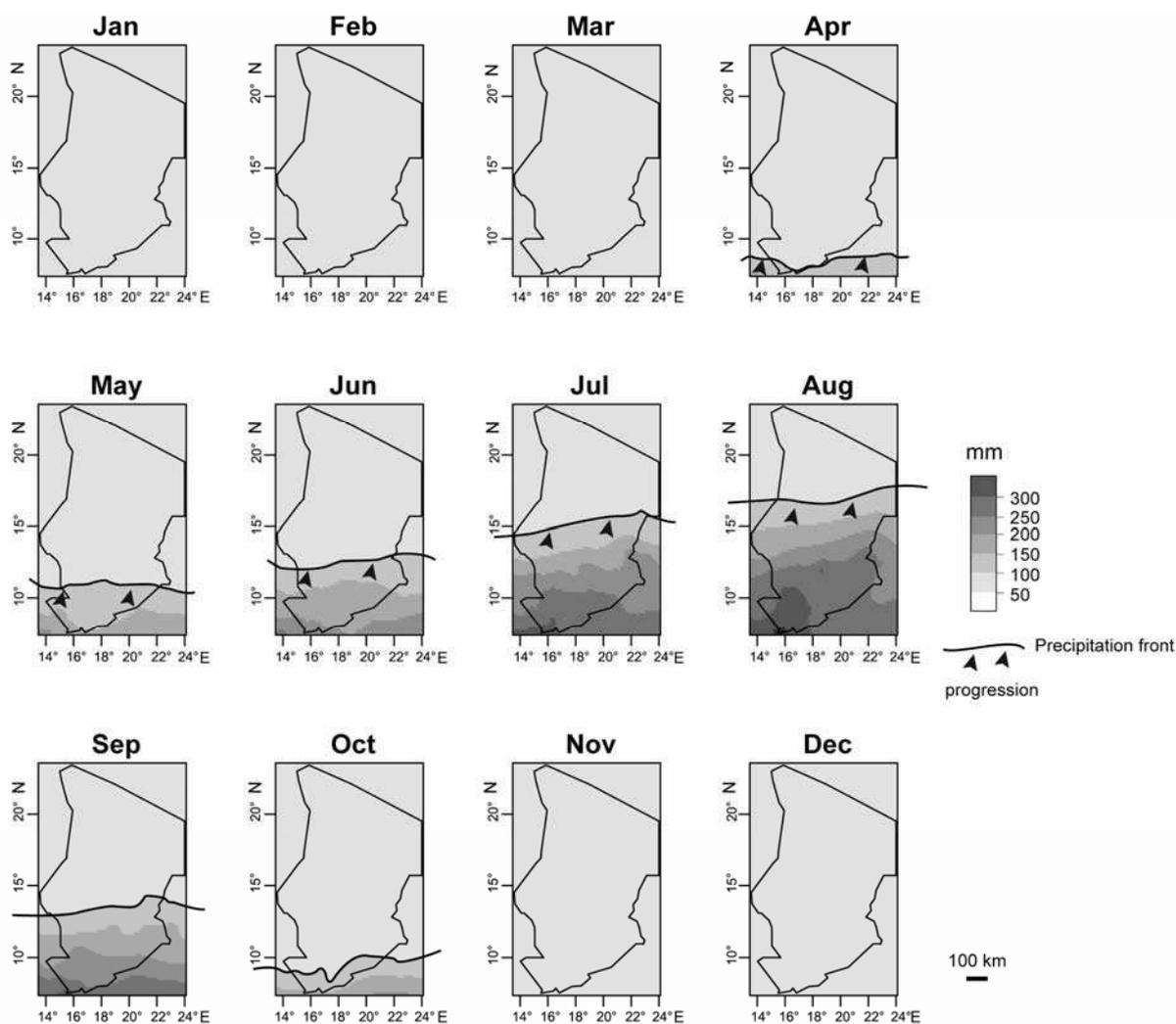


Figure I-3 Maps of mean monthly precipitation in Chad realized from CRU's high-resolution gridded dataset (data compiled from 1961 to 1990, resolution 10'x10'), showing the northward progression of the precipitation front from April to August.

En septembre, le front se rétracte progressivement, ses dernières pluies arrosant l'extrême sud du pays jusqu'au mois d'octobre environ. Au cours de sa progression, le flux de mousson atténue temporairement les vents forts provenant du Sahara (Harmattan) qui sévissent principalement entre les

mois de novembre et mars (Maley, 1972). En outre, les quantités de précipitations à l'année (PANN), comprises entre <100 et ~1400 mm/an, sont distinctement variables du nord au sud (Figure I-2c, p.31). La saisonnalité du climat peut être exprimée en nombre total de mois secs à l'année (DSL), et par différentiel en nombre de mois humides, révélateur de l'amplitude et de la durée de la saison des pluies. Aussi, un mois peut être considéré comme sec lorsque la quantité de précipitations qui est tombée au cours de ce dernier est strictement inférieure à 50 mm (Griffiths, 1972). De l'extrême sud du pays jusqu'à la limite nord totalement désertique, la durée de la saison sèche au Tchad augmente de 4 à 12 mois (Figure I-2d, p.31). On distingue ainsi plusieurs ensembles climatiques relatifs à la durée de la saison sèche, et à la quantité de précipitations annuelles. Le sud du pays (<12-13°N) est caractérisé par une saison sèche courte (4 à 8 mois) et des précipitations importantes (~1400 à 600mm/an), tandis que la partie centrale du pays (13-17°N) est caractérisée par une saison sèche plus longue (8 à 11 mois) et par des valeurs de PANN plus faibles (~500-100 mm/an). Cette zone climatique fait transition avec le désert (>17°N) qui, à la différence du reste du pays, est caractérisé par une absence totale de saisonnalité (12 mois de saison sèche) et des valeurs de PANN extrêmement faibles (≤ 100 mm).

I.3 La végétation : cadre régional, principaux domaines et formations phytogéographiques

La classification de White (1983) offre un découpage de l'Afrique en 20 domaines phytogéographiques différents, inspirés des aires de répartition de certains taxons ou associations de taxons (Figure I-4, p.34).

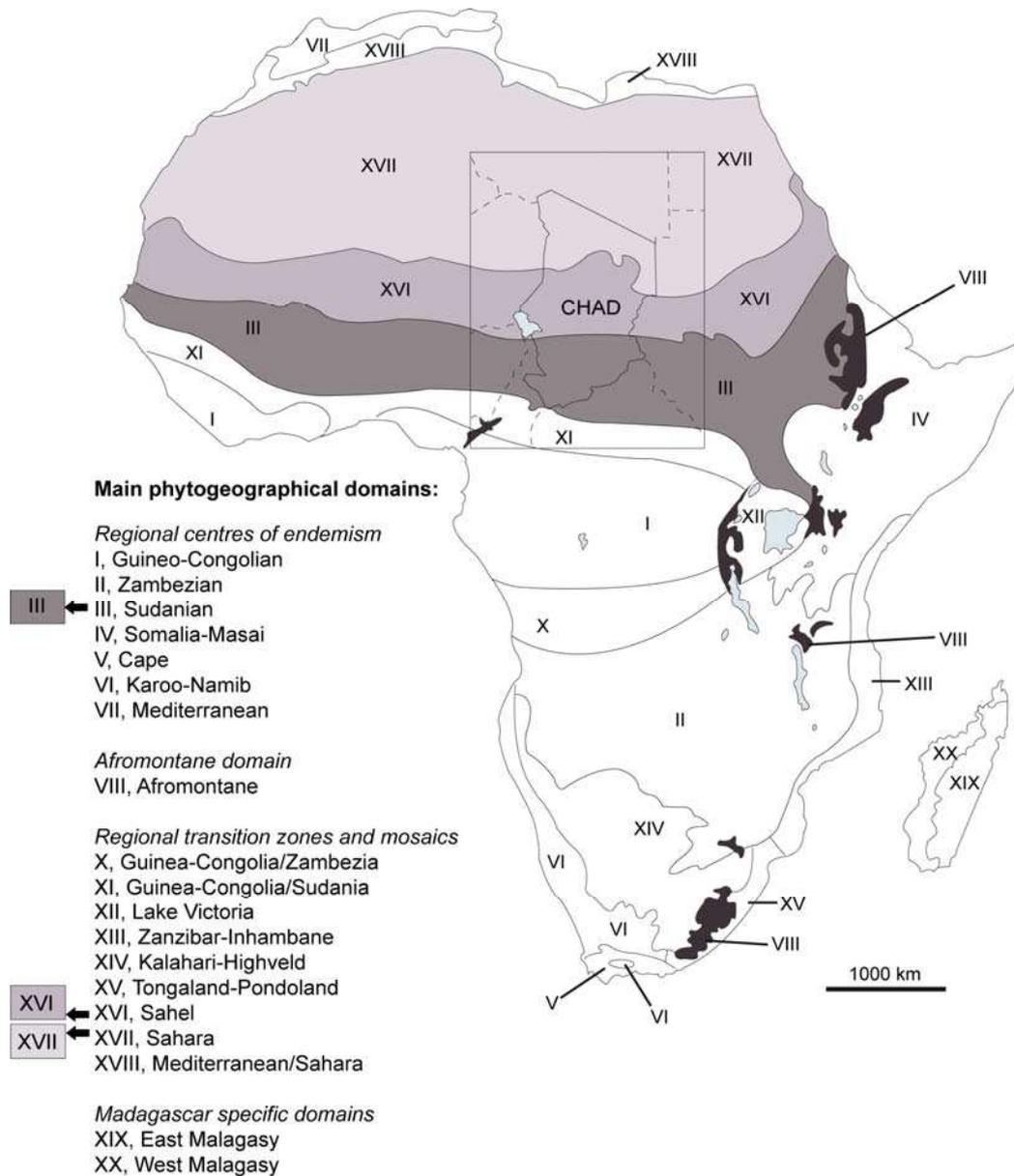


Figure I-4 Distribution of the main phytogeographical domains of Africa (redrawn after White, 1983). Chad includes the so-called Sudanian, Sahelian, and Saharan domains.

Trois domaines principaux peuvent être distingués au Tchad du nord au sud : le domaine Saharien, le domaine Sahélien, et le domaine Soudanien. A l'intérieur de ces principaux domaines phytogéographiques, White a élaboré une terminologie plus fine décrivant les principales phytochories ou associations végétales rencontrées en Afrique. Cette terminologie utilise à la fois les propriétés physiognomiques des végétations, leur composition floristique et leur degré d'endémisme. Au Tchad, peuvent ainsi être distingués neuf types de formation différents, dont la nature et les limites géographiques sont indiquées sur la Figure I-5 (p.35).

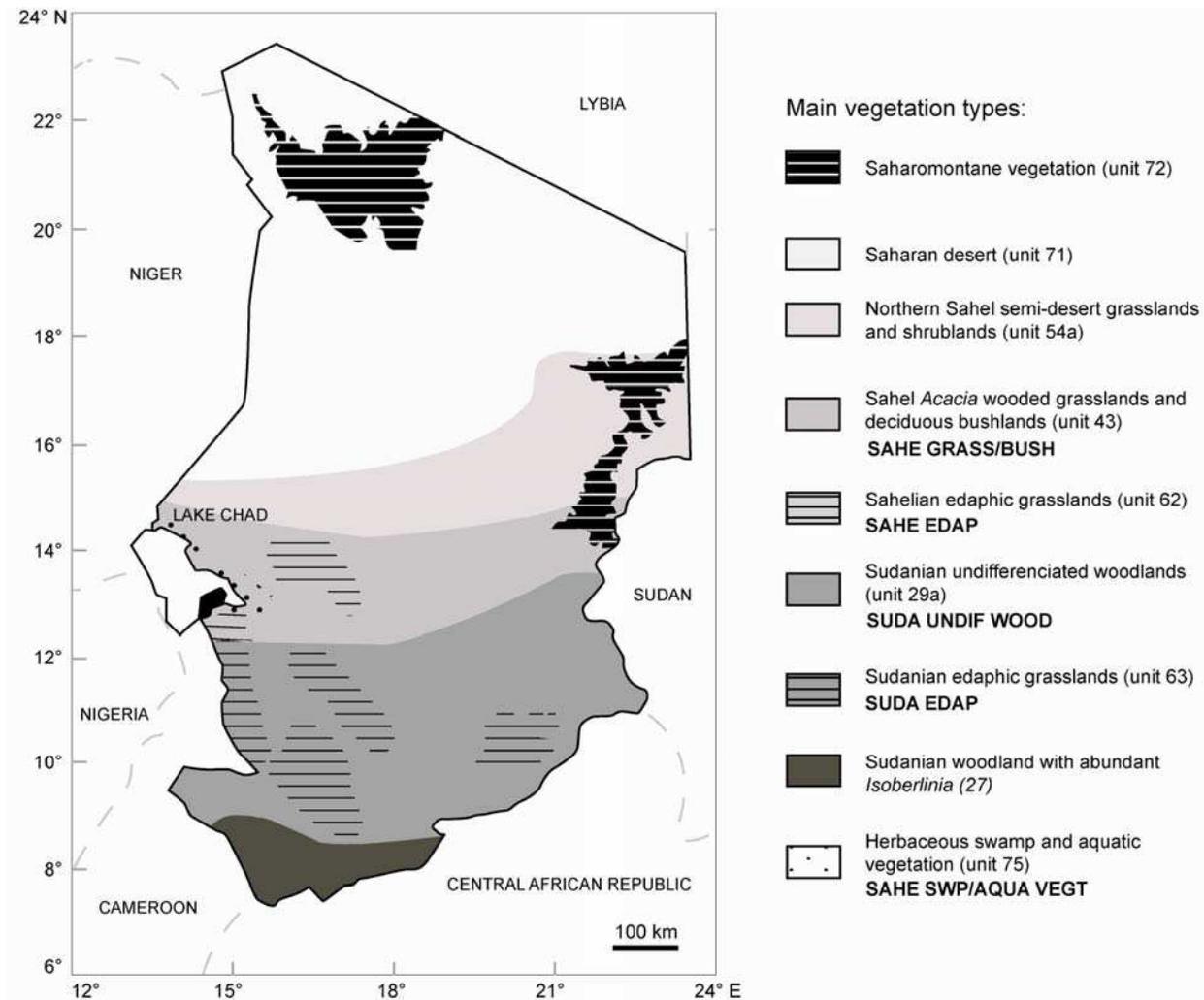


Figure I-5 Main vegetation units defined by White (1983). Some vegetation units have been abbreviated for further use (Table II-4, p.46).

Le découpage phytogéographique opéré par White reflète les principales tendances climatiques qui conditionnent la distribution de la végétation à l'échelle régionale, à l'exception des formations édaphiques ou azonales, qui sont le reflet de conditions spécifiques liées à la nature du sol ou à la présence d'entités aquatiques comme le Lac Tchad. En outre, il est possible de définir un profil climatique type pour chacune des principales unités phytogéographiques reconnues au Tchad (Table

I-1, p.36). Le domaine Soudanien est caractérisé par des valeurs de PANN comprises entre ~400 et 1400 mm/an et une saison sèche qui varie entre 4 et 8 mois, tandis que le domaine Sahélien est caractérisé par des valeurs de PANN comprises entre ~100 et 400 mm/an et une saison sèche qui varie entre 9 et 11 mois. Le domaine Saharien, qui correspond à la partie désertique septentrionale, est caractérisé par des valeurs de PANN < 100 mm/an et une absence totale de saisonnalité (Table I-1, p.36).

Table I-1 General climatic pattern (PANN and DSL ranges) of the main phytogeographical domains of Chad (White, 1983).

Phytogeographical domains	Climatic pattern in Chad
SAHARAN	PANN: <100mm/an, no seasonality
SAHELIAN	PANN: ~100-400 mm/an, DSL: 9-11 months
SUDANIAN	PANN: ~400-1400 mm/an, DSL: 4-8 months

La classification de White constitue la référence moderne principale pour la description des grands ensembles de végétations régionaux observés en Afrique, et est par conséquent largement utilisée dans les études polliniques ou phytolithiques menées en Afrique moderne (e.g. Bremond et al., 2004; Vincens et al., 2006; Barboni et al., 2007; Lézine et al., 2009). Aussi, nous discuterons de l'intérêt d'utiliser cette classification pour étudier les relations entre les associations de Poaceae et le proxy phytolithe en section IV.2.2.1.

II. Matériel actuel

II.1 Les Plantes

II.1.1 Choix des taxons étudiés

Au cours de ce travail, j'ai choisi d'accorder une attention particulière à la famille des Poaceae (=graminées) pour deux raisons. La première raison est liée au fait que les graminées produisent des types de phytolithes particuliers appelés GSSCs (« grass silica short cells », ou cellules courtes silicifiées), aisément déterminables dans les assemblages en vertu de leur taille et de leur aspect général définis. En outre, la morphologie des cellules courtes est à la fois extrêmement variable et concise, et peut donc être facilement retranscrite au travers de descriptions fines et reproductibles. La seconde raison concerne l'étroite relation qui existe entre les Poaceae et l'environnement local. En effet, si la répartition de la végétation au Tchad, et plus généralement en Afrique subsaharienne, est principalement conditionnée par le régime de précipitations (comme en témoignent les principaux domaines phytogéographiques définis par White, cf. section I.3, p.34), de nombreux facteurs de l'environnement local tels que la topographie, la nature du sol, ou la présence d'entités aquatiques peuvent également jouer un rôle dans la nature et la distribution des associations végétales. Les Poaceae, précisément, sont fortement influencées par ces différents facteurs locaux et de ce fait constituent d'excellents indicateurs des particularités environnementales des milieux.

J'ai également étudié, mais dans une moindre mesure que les Poaceae, les familles des Cyperaceae et des Typhaceae, dans le but de caractériser le signal des associations végétales marécageuses telles que celles du Lac Tchad ou de certaines mares relictuelles. Jusqu'à présent, aucuns travaux n'avaient été publiés sur l'étude du signal phytolithique de ces familles dans les milieux lacustres ou marécageux d'Afrique tropicale, bien que ces dernières occupent pourtant une place incontestable dans la mise en place des dépôts fossilifères anciens.

II.1.2 Echantillonnage

La grande majorité des espèces végétales étudiées est issue de l'herbier des plantes tropicales du CIRAD de Montpellier. Cette base de données floristique a été progressivement alimentée depuis sa création en 1963 au Mali, jusqu'à sa délocalisation récente au CIRAD de Montpellier au milieu des années 90. L'herbier tire sa grande richesse en spécimens des nombreux travaux de collecte et d'inventaire floristiques menés en Afrique tropicale au cours de la deuxième moitié du 20^e siècle. L'échantillonnage de cet herbier, autorisé par son responsable P. Poilecot, a été mené en 2009-2010. Le choix des espèces échantillonnées a été guidé par les travaux et inventaires de végétation réalisées au Tchad depuis les années 60 (e.g. Fotius and Lemoalle, 1976; Gaston and Dulieu, 1976; Gaston, 1996; César and Lebrun, 2003), et par la mission de terrain réalisée au Tchad à l'automne 2010 (cf. section II.2, p.44).

Au cours de ce travail, 98 espèces différentes de Poaceae, huit espèces de Cyperaceae, et une espèce de Typhaceae ont été échantillonnées et analysées. L'échantillonnage a consisté à prélever des parties de feuilles, mais aussi d'inflorescences sur chaque spécimen sélectionné. Afin de préserver l'intégrité des spécimens utilisés, seule une infime quantité de matériel (< 1g) a été prélevée dans chaque cas. La liste complète des espèces étudiées et des échantillons prélevés est disponible en Table II-1 (p.39).

Table II-1 List of Cyperaceae, Typhaceae and Poaceae specimens analyzed for their phytolith content. Taxonomical assignments are given after Watson and Dallwitz (1992), César and Lebrun (2003), and Clayton et al. (2006). Exact locations (geographic coordinates) are only indicated for the specimens sampled during the fieldwork of Sep-Oct 2010 in Chad. Lv: leaf material; Inf: inflorescence material; * sterile to substerile material. I found the leaf specimens of *C. papyrus* and *T. domingensis* totally sterile, and the leaf specimen of *C. articulatus* substerile ($N_{\text{phyto}}=22$). On the 98 grass species investigated, 67 were studied for their leaf and inflorescence phytolith content (separately), and 31 only for their leaf phytolith content. I found sterile to substerile ($N_{\text{phyto}} \leq 42$) 4/98 leaf specimens, and 23/67 inflorescence specimens.

Family/ Subfamily	Tribe	Species	Herbarium specimen ID/Coordinates	Sampling location	Studied material
CYPERACEAE					
		<i>Cyperus alopecuroides</i> Rottb.	Herb. spe. no. 42216	Chad	Lv
		<i>Cyperus articulatus</i> L.	13°19'11"N, 14°47'20"E, 274m	Chad	Lv
		<i>Cyperus difformis</i> L.	13°55'18"N, 16°29'00"E, 297m	Chad	Lv
		<i>Cyperus longus</i> L.	13°55'18"N, 16°29'00"E, 297m	Chad	Lv
		<i>Cyperus papyrus</i> L.	13°25'23"N, 14°44'55"E, 277m	Chad	Lv*
		<i>Cyperus pustulatus</i> Vahl	9°13'28"N, 18°07'55"E, 375m	Chad	Lv
		<i>Pycurus macrostachyos</i> (Lam.) J. Raynal	Herb. spe. no. 6394	Chad	Lv
		<i>Schoenoplectus roylei</i> (Nees) Ovczinn & Czukav.	Herb. spe. no. 1614	Chad	Lv
POACEAE					
Aristidoideae	Aristideae	<i>Aristida adscensionis</i> L.	Herb. spe. no. 7961	Niger	Lv
		<i>Aristida funiculata</i> Trin. & Rupr.	Herb. spe. no. 8003	Niger	Lv, Inf
		<i>Aristida mutabilis</i> Trin. & Rupr.	Herb. spe. no. 7323	Chad	Lv, Inf
		<i>Aristida sieberana</i> Trin.	Herb. spe. no. 3893	Chad	Lv, Inf
		<i>Aristida stipoides</i> Lam.	Herb. spe. no. 3958	Chad	Lv, Inf
		<i>Stipagrostis uniplumis</i> (Licht.) de Winter	Herb. spe. no. 6320	Niger	Lv, Inf*
Arundinoideae	Arundineae	<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin.	13°25'07"N, 14°45'25"E, 269m	Chad	Lv
Chloridoideae	Cynodontideae	<i>Chloris lamproparia</i> Stapf	11°15'12"N, 20°05'41"E, 442m	Chad	Lv, Inf
		<i>Chloris pilosa</i> Schumach.	Herb. spe. no. 4491	Chad	Lv, Inf*
		<i>Ctenium elegans</i> Kunth	Herb. spe. no. 3961	Chad	Lv, Inf
		<i>Ctenium newtonii</i> Hack.	Herb. spe. no. 6857	Chad	Lv, Inf
		<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	Herb. spe. no. 5233	Chad	Lv, Inf*
		<i>Enteropogon prieurii</i> (Kunth) Clayton	13°09'28"N, 17°30'07"E, 305m	Chad	Lv
		<i>Schoenefeldia gracilis</i> Kunth	Herb. spe. no. 7253	Chad	Lv, Inf*
		<i>Tragus berteronianus</i> Schult.	Herb. spe. no. 6088	Niger	Lv, Inf
	Eragrostideae	<i>Acrachne racemosa</i> (Roem. & Schult.) Ohwi	Herb. spe. no. 1153	Chad	Lv
		<i>Dactyloctenium aegyptium</i> (L.) Willd.	Herb. spe. no. 7114	Chad	Lv, Inf*
		<i>Eragrostis atrovirens</i> (Desf.) Steud.	Herb. spe. no. 4042	Chad	Lv, Inf*
		<i>Eragrostis barteri</i> Hubb.	Herb. spe. no. 2423	Chad	Lv, Inf
		<i>Eragrostis gangetica</i> (Roxb.) Steud.	9°14'20"N, 18°05'42"E, 388m	Chad	Lv
		<i>Eragrostis pilosa</i> (L.) P. Beauv.	Herb. spe. no. 7306	Chad	Lv
		<i>Eragrostis squamata</i> (Lam.) Steud.	9°10'50"N, 18°07'59"E, 370m	Chad	Lv, Inf
		<i>Eragrostis tremula</i> Steud.	Herb. spe. no. 17657	Cameroon	Lv, Inf
		<i>Leptochloa fusca</i> (L.) Kunth	Herb. spe. no. 4546	Chad	Lv
		<i>Sporobulus cordofanus</i> (Steud.) Coss.	11°31'34"N, 19°10'32"E, 553m	Chad	Lv, Inf*
		<i>Sporobulus helvolus</i> (Trin.) T. Durand & Schinz	Herb. spe. no. 7355	Chad	Lv, Inf*
		<i>Sporobulus pectinellus</i> Mez	9°11'11"N, 18°08'30"E, 373m	Chad	Lv
		<i>Sporobulus spicatus</i> (Vahl) Kunth	Herb. spe. no. 10485	Chad	Lv, Inf*
		<i>Tripogon minimus</i> (A. Rich.) Steud.	Herb. spe. no. 61870	Chad	Lv, Inf*
	Pappophoreae	<i>Enneapogon desvauxii</i> P. Beauv.	Herb. spe. no. 62205	Chad	Lv, Inf

(continued)

Family/ Subfamily	Tribe	Species	Herbarium specimen ID/Coordinates	Sampling location	Studied material
Danthonioideae	Danthonieae	<i>Elytrophorus spicatus</i> (Willd.) A. Camus	Herb. spe. no. 1977	Kenya	Lv
Ehrharthoideae	Oryzeae	<i>Leersia hexandra</i> Swartz	13°26'02"N, 14°44'E, 271-272m	Chad	Lv
		<i>Oryza barthii</i> A. Chev.	Herb. spe. no. 10411	Chad	Lv, Inf*
		<i>Oryza brachyantha</i> A. Chev. & Roehr.	Herb. spe. no. 6671	Chad	Lv
		<i>Oryza longistamina</i> A. Chev. & Roehr.	Herb. spe. no. 6732	Chad	Lv, Inf
Panicoideae	Andropogoneae	<i>Anadelphia afziliana</i> (Rendle) Stapf	Herb. spe. no. 7731	Chad	Lv
		<i>Andropogon chinensis</i> (Nees) Merr.	Herb. spe. no. 6824	Chad	Lv
		<i>Andropogon fastigiatus</i> Sw.	Herb. spe. no. 7865	Chad	Lv, Inf
		<i>Andro. gayanus</i> var. <i>bisquamulatus</i> (Hochst.) Hack.	Herb. spe. no. 8355	Chad	Lv*, Inf
		<i>Andro. gaya</i> var. <i>gayanus</i> Kunth	Herb. spe. no. 6764	Chad	Lv, Inf
		<i>Andro. gaya</i> var. <i>polycladus</i> (Hack.) Clayton	Herb. spe. no. 6837	Chad	Lv, Inf
		<i>Andro. gaya</i> var. <i>tridentatus</i> (Hack.)	Herb. spe. no. 2585	Mali	Lv, Inf
		<i>Andropogon pseudapricus</i> Stapf	Herb. spe. no. 7890	Chad	Lv, Inf
		<i>Andropogon tectorum</i> Schum. & Thonn. Beskr. Guin.	Herb. spe. no. 23996	Chad	Lv
		<i>Coelorachis afraurita</i> (Stapf) Stapf	Herb. spe. no. 6863	Chad	Lv, Inf
		<i>Cymbopogon giganteus</i> Chiov.	Herb. spe. no. 4890	Senegal	Lv, Inf
		<i>Cymbo. shoenanthus</i> var. <i>proximus</i> (A. Rich.) Maire & Weiller	Herb. spe. no. 14765	Chad	Lv, Inf
		<i>Cymbo. shoe</i> var. <i>shoenanthus</i> (L.) Spreng.	Herb. spe. no. 21602	Arabia	Lv, Inf
		<i>Diheteropogon amplexens</i> (Nees) Clayton	Herb. spe. no. 7730	Chad	Lv, Inf
		<i>Hemarthria altissima</i> (Poir.) Stapf & C. E. Hubb.	Herb. spe. no. 20832	Chad	Lv
		<i>Hyparrhenia bagirmica</i> (Stapf) Stapf	Herb. spe. no. 7766	Chad	Lv, Inf
		<i>Hyparrhenia barteri</i> (Hack.) Stapf	9°10'43"N, 17°47'17"E, 439m	Chad	Lv, Inf
		<i>Hyparrhenia rufa</i> (Nees) Stapf	Herb. spe. no. A0320-653	Mali	Lv, Inf
		<i>Hyparrhenia subplumosa</i> Stapf	Herb. spe. no. 7916	Chad	Lv, Inf
		<i>Hyperthelia dissoluta</i> (Nees ex Steud.) Clayton	Herb. spe. no. 42952	Chad	Lv, Inf*
		<i>Imperata cylindrica</i> (L.) Raeuschel	Herb. spe. no. 6077	Niger	Lv, Inf
		<i>Parahyparrhenia annua</i> (Hack.) Clayton	9°14'20"N, 18°05'42"E, 388m	Chad	Lv
		<i>Phacelurus gabonensis</i> (Steud.) Clayton	Herb. spe. no. 5969	Chad	Lv
		<i>Rhytachne rattboellioides</i> Desv.	Herb. spe. no. 5785	Chad	Lv
		<i>Rottboellia cochinchinensis</i> (Lour.) Clayton	Herb. spe. no. 7735	Chad	Lv
		<i>Schizachyrium exile</i> (Hochst.) Pilger	Herb. spe. no. 10747	Senegal	Lv*, Inf*
		<i>Schizachyrium sanguineum</i> (Retz.) Alston	Herb. spe. no. 15369	Senegal	Lv
		<i>Sehima ischaemoides</i> Forssk.	11°40'17"N, 19°08'37"E, 532m	Chad	Lv, Inf
		<i>Sorghastrum stipoides</i> (Kunth) Nash	Herb. spe. no. 5957	Chad	Lv, Inf
		<i>Sorghum arundinaceum</i> (Desv.) Stapf	Herb. spe. no. 13430	Senegal	Lv
		<i>Sorghum purpo-sericeum</i> (Hochst. ex A. Rich.) Aschers. & Schweir	11°20'48"N, 19°55'14"E, 427m	Chad	Lv, Inf
		<i>Thelepogon elegans</i> Roem. & Schult.	11°26'31"N, 19°22'59"E, 465m	Chad	Lv, Inf
		<i>Vetiveria nigritana</i> (Benth.) Stapf	Herb. spe. no. 40837	W. Africa	Lv, Inf*
		<i>Vossia cuspidata</i> (Roxb.) Grill.	Herb. spe. no. 8354	Chad	Lv

(continued)

Family/ Subfamily	Tribe	Species	Herbarium specimen ID/Coordinates	Sampling location	Studied material
	Arundinelleae	<i>Loudetia annua</i> (Stapf) Hubb.	Herb. spe. no. 6410	Chad	Lv, Inf
		<i>Loudetia simplex</i> (Nees) Hubb.	Herb. spe. no. 6757	Chad	Lv, Inf
		<i>Loudetia togoensis</i> (Pilg.) Hubb.	Herb. spe. no. 7839	Chad	Lv, Inf*
	Paniceae	<i>Acroceras amplexens</i> Stapf	Herb. spe. no. 7900	Chad	Lv
		<i>Alloteropsis paniculata</i> (Benth.) Stapf	Herb. spe. no. 4532	Chad	Lv
		<i>Anthephora nigriflora</i> Stapf & C. E. Hubb.	11°43'7"N, 19°06'34"E, 568m	Chad	Lv, Inf
		<i>Brachiaria deflexa</i> (Schumach.) Robyns	Herb. spe. no. 61710	Chad	Lv, Inf*
		<i>Brachiaria orthostachys</i> (Mez) Clayton	Herb. spe. no. 64104	Chad	Lv
		<i>Brachiaria ramosa</i> (L.) Stapf	Herb. spe. no. 61697	Chad	Lv*, Inf*
		<i>Brachiaria xantholeuca</i> (Schinz) Stapf	Herb. spe. no. 7307	Chad	Lv, Inf
		<i>Cenchrus biflorus</i> Roxb.	13°25'51"N, 14°44'03"E, 283m	Chad	Lv
		<i>Digitaria ciliaris</i> (Retz.) Koeler	10°36'27"N, 15°34'00"E, 328m	Chad	Lv*, Inf*
		<i>Digitaria gayana</i> (Kunth) A. Chev.	Herb. spe. no. 5951	Chad	Lv, Inf*
		<i>Echinochloa obtusiflora</i> Stapf	Herb. spe. no. 25099	Chad	Lv, Inf
		<i>Echinochloa pyramidalis</i> (Lam.) Hitchc. & Chase	Herb. spe. no. 10455	Chad	Lv, Inf
		<i>Echinochloa stagnina</i> (Retz.) P. Beauv.	Herb. spe. no. 25131	Chad	Lv, Inf
		<i>Louisellia fluetens</i> Hubb. & Leonard	12°55'11"N, 14°37'39"E, 299m	Chad	Lv
		<i>Panicum anabaptistum</i> Steud.	Herb. spe. no. 6039	Chad	Lv, Inf
		<i>Panicum fluviicola</i> Steud.	Herb. spe. no. 8261	Chad	Lv, Inf*
		<i>Panicum laetum</i> Kunth	Herb. spe. no. 6911	Chad	Lv, Inf
		<i>Panicum subalbidum</i> Kunth	Herb. spe. no. 5811	Chad	Lv, Inf
		<i>Panicum turgidum</i> Forssk.	Herb. spe. no. 7250	Chad	Lv, Inf
		<i>Paspalum scrobiculatum</i> L.	Herb. spe. no. 40703	Chad	Lv, Inf*
		<i>Pennisetum pedicellatum</i> Trin.	Herb. spe. no. 6533	Chad	Lv, Inf*
		<i>Pennisetum ramosum</i> (Hochst.) Schweinf.	12°53'51"N, 14°52'23"E, 303m	Chad	Lv, Inf
		<i>Pennisetum violaceum</i> (Lam.) Rich.	13°09'28"N, 17°30'07"E, 305m	Chad	Lv
		<i>Sacciolepis africana</i> C. E. Hubb. & Snowden	Herb. spe. no. 3593	C. Afr. Rep.	Lv
		<i>Setaria longestia</i> P. Beauv.	09°14'21"N, 18°05'42"E, 388m	Chad	Lv
		<i>Setaria sphacelata</i> (Schumach.) Moss	Herb. spe. no. 5802	Chad	Lv, Inf*
TYPHACEAE		<i>Typha domingensis</i> Schum. & Thonn	Herb. spe. no. 13089	Chad	Lv

II.1.3 Profil et représentativité du jeu de données

Les 98 espèces de Poaceae étudiées représentent ~31% de la totalité des espèces présentes au Tchad, et ~50% des genres (César and Lebrun, 2003). Ces espèces appartiennent à six sous-familles (et dix tribus) de graminées distinctes (Watson and Dallwitz, 1992; César and Lebrun, 2003; Clayton et al., 2006), parmi les plus représentées en Afrique subsaharienne (Poilecot, 1999; César and Lebrun, 2003; Schmidt et al., 2011) (Table II-2, p.42).

Table II-2 Taxonomical and ecological features of the 98 Sub-Saharan grass species studied. Species are grouped by subfamily, tribe, photosynthesis pathways, light-requirement, and water-requirement. N: number of species; S/O: species reported in both shade- and open-habitats; C3/C4?: species with uncertain photosynthetic pathways; Hy/He: hydrophytic/helophytic (aquatic); Me: mesophytic; Xe: xerophytic. This dataset represents ~31% of the Poaceae species occurring in Chad (or ~50% of the Poaceae genus). Species belong to six different subfamilies, or ten tribes. The Panicoideae and Chloridoideae subfamilies represent the most widespread subfamilies of Sub-Saharan Africa. Most of species exhibit a C₄ photosynthesis pathway and prefer open habitats. Grass diversity can be appreciated in terms of water-requirement: ~1/3 of species are confined to aquatic/swamp conditions (hydro-/helophytic), whereas ~1/3 of species withstand arid conditions (xerophytic). Mesophytic species (~1/3 of the dataset), on the contrary, are not adapted for living in flooded areas, or for supporting excessive aridity.

Subfamilies	N	Tribes	N	Photosynthesis / Light requirement				Water-Requirement				
				C3		C3/C4?		C4		Hy/He	Me	Xe
				Open	Open	Shade	S/O	Open				
Panicoideae	63	Andropogoneae	34			3	4	27	9	19	6	
		Paniceae	26	2	2	1	5	16	12	7	7	
		Arundinelleae	3					3	1	2		
		TOTAL	63	2	2	4	9	46	22	28	13	
Chloridoideae	23	Cynodonteae	8					3	5		2	6
		Eragrostideae	14					2	12	6	4	4
		Pappophoreae	1						1			1
		TOTAL	23					5	18	6	6	11
Aristidoideae	6	Aristideae	6					6			6	
Ehrhartoideae	4	Oryzeae	4	4					4			
Arundinoideae	1	Arundineae	1	1					1			
Danthonioideae	1	Danthonieae	1	1					1			
TOTAL	98		98	8	2	4	14	70	34	34	30	

Sur les 98 espèces étudiées, la majorité possède une photosynthèse de type C₄, ce qui est typique des milieux tropicaux de basses altitudes (Livingstone and Clayton, 1980). Les quelques espèces en C₃ présentes dans le jeu de données (~8% de la totalité des espèces étudiées) correspondent quasi-exclusivement à des espèces inféodées aux milieux aquatiques (Watson and Dallwitz, 1992; Poilecot, 1999). De même, la majorité des espèces étudiées préfèrent les milieux ouverts, ce qui est représentatif de l'étendue des milieux de savanes ouvertes, prairies ou steppes au Tchad (voir

définitions des types physiognomiques, section II.2.4, p.48.). Malgré ce lot de caractéristiques communes, les différentes espèces de graminées étudiées possèdent des affinités écologiques variables, ayant attiré à la fois à leur mode de vie et à leur seuil de tolérance environnementale (Watson et Dallwitz, 1992 ; Poilecot, 1999 ; Poilecot, 2010). Les espèces à caractère aquatique, qui regroupent l'ensemble des espèces inféodées aux milieux aquatiques (hydrophytes) ou marécageux (hélrophytes), représentent ~35% de notre jeu de données. Les espèces xérophytiques, qui regroupent l'ensemble des espèces adaptées aux milieux secs, représentent ~30% du jeu de données. Les espèces mésophytiques, quant à elles, rassemblent ~35% des espèces étudiées et correspondent à des espèces dont les préférences écologiques sont modérées, puisqu'elles ne tolèrent ni la vie aquatique ni les conditions d'hygrométrie trop faibles.

L'ensemble des Cyperaceae étudié correspond à ~6% de la totalité des espèces décrites au Tchad (César et Lebrun, 2003), et ~15% des genres (Table II-3, p.43). Ces espèces (plus l'espèce *Typha domingensis*) sont toutes inféodées aux milieux aquatiques ou marécageux (César and Lebrun, 2003; Poilecot, com. pers.). De plus, 2/9 (en comptant *Typha*) possèdent une photosynthèse de type C₃ avérée, tandis que 3/9, à savoir *Cyperus papyrus*, *Cyperus articulatus* et *Cyperus longus*, ont un profil C₄ vérifié (Jones et al., 1981; Jones, 1988; Schwartz and Mariotti, 1996; Sage, 2000). *C. papyrus* et *C. articulatus* font notamment partie des espèces herbacées dominantes dans la végétation associée au Lac Tchad (Fotius and Lemoalle, 1976; Poilecot, com. pers.).

Table II-3 List of the 9 other herbaceous species (Cyperaceae and Typhaceae) analysed for their phytolith content. Species are listed by family, photosynthesis pathways, light-requirement, and water-requirement. N: number of species; ?: uncertain photosynthesis assignments (from Bryson and Carter, 2008); Hy/He: hydrophytic/helophytic, Me: mesophytic, Xe: xerophytic. This dataset of aquatic species (*Typha* excluded) represents ~6% of the Cyperaceae species occurring in Chad. Along with *Typha domingensis*, *Cyperus articulatus* and *Cyperus papyrus* are typical for southern Lake Chad and Bol archipelago (northern Lake Chad), whereas other Cyperaceae species occur in temporary swamps or aquatic grasslands from the Sahelian and Sudanian domains.

Families	N	Species	Photosynthesis / Light requirement		Water-Requirement		
			C3	C4	Hy/He	Me	Xe
			Open	Open			
Cyperaceae	8	<i>Cyperus alopecuroides</i> Rottb.		?x		x	
		<i>Cyperus articulatus</i> L.		x		x	
		<i>Cyperus difformis</i> L.	x			x	
		<i>Cyperus longus</i> L.		x		x	
		<i>Cyperus papyrus</i> L.		x		x	
		<i>Cyperus pustulatus</i> Vahl		?x		x	
		<i>Pycneus macrostachyos</i> (Lam.) J. Raynal		?x		x	
		<i>Schoenoplectus roylei</i> (Nees) Ovczinn & Czukav. ?x				x	
Typhaceae	1	<i>Typha domingensis</i> Schum. & Thonn	x			x	

II.2 Les sols modernes

II.2.1 Choix des sites et exploration

Les sites de référence modernes étudiés ont été choisis de façon à rendre compte de la variabilité climatique régionale observée au Tchad à basse altitude, mais aussi des conditions environnementales locales créées par la présence d'entités lacustres « permanentes » comme le Lac Tchad, ou « temporaires » comme les milieux de mares ou les savanes marécageuses temporaires des domaines de végétation soudanien et sahélien. Les différents sites choisis ont été explorés au cours de deux missions de terrain, réalisées au Tchad en décembre 2008 et septembre-octobre 2010. La première mission, à laquelle je n'ai pas participé, avait conduit à l'exploration succincte de la zone d'archipel de Bol, au nord du Lac Tchad actuel. J'étais alors en deuxième année de Master et l'ensemble des échantillons récoltés sur ce site avait permis d'alimenter le stage de recherche que j'avais réalisé la même année (cf. Partie B : « Les paléoenvironnements mio-pliocènes du Tchad, le forage de Bol »). Deux types d'échantillons y avaient alors été récoltés : des échantillons de plantes herbacées (majoritairement associées aux zones marécageuses de l'archipel), ainsi que plusieurs échantillons de sols et de vase prélevés aux niveaux des zones marécageuses et des zones « sèches » (parties exondées de certaines dunes) de l'archipel. L'identification des spécimens herbacés avait été réalisée par P. Poilecot (CIRAD), après récolte et exportation en France. Les espèces identifiées, couplées à différents recueils de descriptions environnementales et inventaires de végétation, m'avaient ensuite permis de mieux définir la végétation caractéristique de l'archipel de Bol. La seconde mission, plus récente, que j'ai effectuée en collaboration avec P. Poilecot (CIRAD) et les membres du CNAR de N'Djaména, a conduit à l'exploration de la totalité des autres sites étudiés dans ce mémoire. Un effort d'observation et de description des sites a été réalisé au cours de cette mission, et ce afin de pouvoir mieux apprécier l'étendue des relations entre phytolithes et végétation moderne. En effet, ma première expérience d'analyse sur les échantillons actuels de Bol m'avait démontré qu'il était difficile d'estimer pleinement les relations entre phytolithes et végétation à un niveau local si on ne disposait pas de descriptions détaillées et d'informations précises sur l'environnement contextuel. Il est donc important de souligner que je ne dispose pas de la même qualité d'information entre les sites modernes de Bol et les nouveaux sites modernes investigués en 2010 (cf. section II.2.4, p.48).

II.2.2 Echantillonnage

Deux types de matériel différents (sols et plantes) ont été tour à tour échantillonnés sur chacun des sites étudiés. Tout d'abord, un voire plusieurs échantillons de sol ou sédiment de surface ont été prélevés au niveau de chaque site. Un échantillon (~50g) correspond au mélange de 10 à 15 prélèvements de sol de surface (entre 0 et 1cm sous la litière) réalisés en différents points du site, et couvrant une surface moyenne de 900m², sauf cas exceptionnels (ex : mares). Cette méthode a été

choisie afin d'obtenir des échantillons suffisamment représentatifs du milieu en présence. Dans les quelques cas où le site exploré était traversé par une route ou piste, mais possédait néanmoins de part et d'autre les mêmes structures et compositions floristiques (cas des sites 9, 10, 11, 39), nous avons préféré prélever deux échantillons distincts pour le même site (ex. des échantillons 9a et 9b associés au site 9). Dans le cas des sites marécageux associés au Lac Tchad (sites Bol-1 et 57), les prélèvements ont été effectués sous une tranche d'eau de hauteur variable, pouvant atteindre jusqu'à 1.5m sur le site du sud du Lac. Nous avons alors prélevé le sédiment de surface qui se situait directement sous la tranche d'eau, et qui représentait donc le niveau de dépôt le plus récent associé au lac. Un total de dix prélèvements a ainsi été réalisé sur les sites Bol-1 et 57.

En complément des différents prélèvements de surface effectués, nous avons constitué un herbier à partir des espèces de Poaceae et Cyperaceae trouvées en abondance sur les différents sites investigués, et qui de mémoire, ne figuraient pas déjà dans l'herbier des plantes tropicales du CIRAD. Dans la plupart des cas, différents spécimens de la même espèce ont été récoltés afin de pouvoir à la fois assurer son ajout dans l'herbier, mais aussi l'extraction des phytolithes qu'elle contenait (voir section II.1.2, p.37).

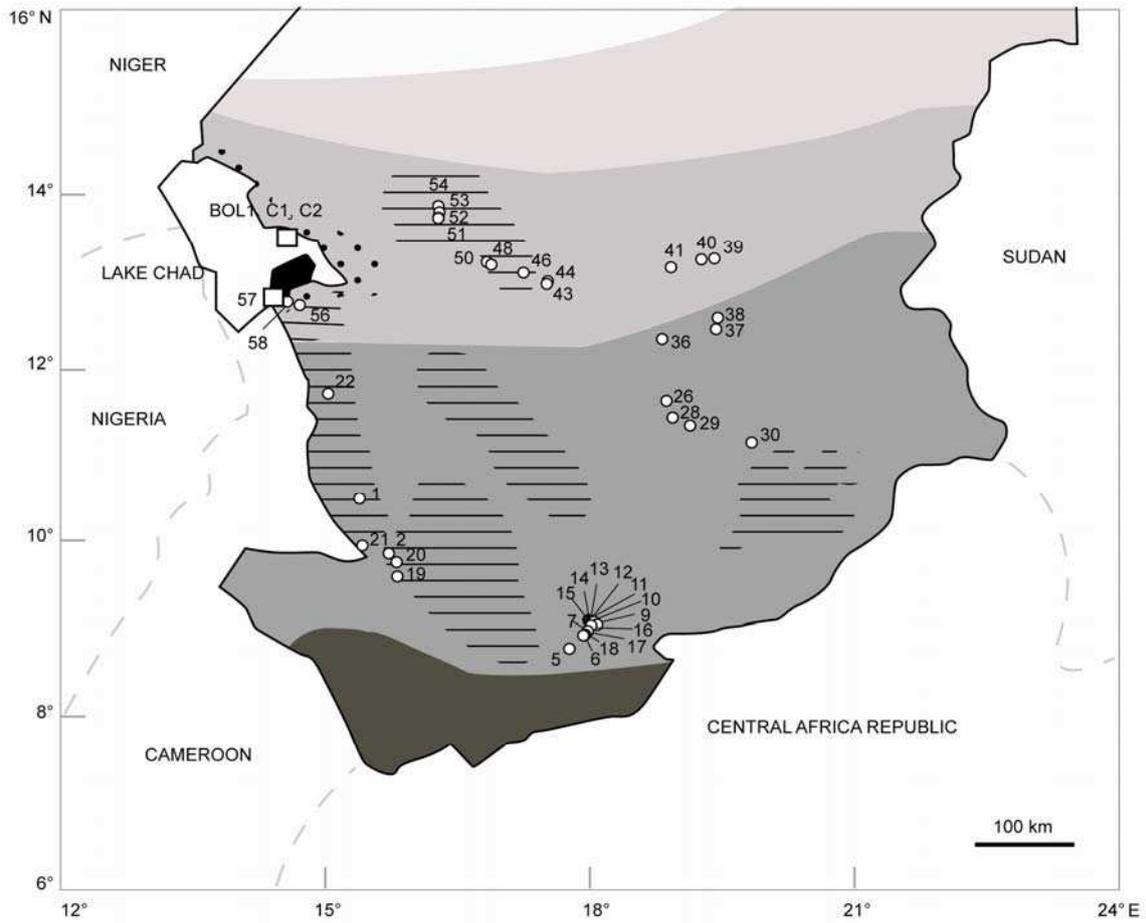
Plus de 60 sites actuels ont pu être prospectés au cours de ces deux missions, et 71 échantillons de sol/sédiment modernes prélevés au total. Durant ce travail de thèse j'ai pu analyser 57 échantillons différents parmi les 71 de départ, alors associés à 44 des 60 sites modernes explorés.

II.2.3 Localisation géographique et contexte phytogéographique

Les positions géographiques des sites étudiés suivent un gradient latitudinal qui s'étend depuis la partie méridionale du pays (8°55'N) jusqu'à la zone climatique transitoire avec le désert (13°55'N) (Figure II-1, p.47). Sur les 44 sites étudiés, 26 appartiennent au domaine soudanien, et 18 au domaine sahélien. Plus précisément, 20/44 sites (soit 23 échantillons) peuvent être assimilés à la formation à forêt claire indifférenciée soudanienne décrite par White (1983), 6/44 à la formation édaphique soudanienne à *Acacia* (soit six échantillons), 5/44 à la formation herbeuse boisée et buissonnante sahélienne (soit six échantillons), et 9/44 à la formation édaphique sahélienne (soit dix échantillons). Les quatre sites restants appartiennent à la formation azonale marécageuse associée au Lac Tchad. Ainsi, les sites C1, C2 et Bol-1 (soit sept échantillons) correspondent à la zone d'archipel de Bol, et le site 57 (soit cinq échantillons) à la partie sud du Lac Tchad située à proximité de la localité de Karal. La liste complète des échantillons de sol/sédiments étudiés est disponible en Table II-4 (p.46).

Table II-4 Location and main vegetation types (defined by White, 1983) of the 44 modern sampling sites studied. At each site, plant specimens (Table II-1, p.39), and surface soil/sediment samples were collected (see below for ID samples). Botanical inventory (see section II.2.4.3, p.53), and vegetation descriptions (see section II.2.4, p.48 and section II.2.4.2, p.51) were also performed at each site (except Bol-1, C1 and C2) by P. Poilecot (CIRAD) in Sept-Oct 2010.

ID site	Coordinates	Main vegetation types	ID of associated soil samples
Site 54	13°55'18"N, 16°29'00"E, 297m (a.s.l)	SAHE EDAP	54
Site 53	13°50'46"N, 16°29'25"E, 295m	SAHE EDAP	53
Site 52	13°47'31"N, 16°28'40"E, 314m	SAHE EDAP	52a, 52b
Site 51	13°46'34"N, 16°28'30"E, 301m	SAHE EDAP	51
Site Bol-1	small area around 13°25'23"N, 14°45'55"E, 277m	SAHE SWP/AQUA VEGT	A1, A2, A3, A4, B
Site C1	13°25'51"N, 14°44'03"E, 283m	SAHE SWP/AQUA VEGT	C1
Site C2	13°25'51"N, 14°44'03"E, 283m	SAHE SWP/AQUA VEGT	C2
Site 39	13°19'27"N, 19°39'42"E, 81m	SAHE GRASS/BUSH	39a, 39b
Site 40	13°18'41"N, 19°30'21"E, 392m	SAHE GRASS/BUSH	40
Site 50	13°16'56"N, 16°55'55"E, 305m	SAHE EDAP	50
Site 48	13°15'13"N, 16°58'41"E, 300m	SAHE EDAP	48
Site 41	13°13'18"N, 19°09'49", 373m	SAHE GRASS/BUSH	41
Site 46	13°9'32"N, 17°27'19"E, 306m	SAHE EDAP	46
Site 44	13°03'47"N, 17°44'09"E, 319m	SAHE GRASS/BUSH	44
Site 43	13°01'30"N, 17°43'40"E, 318m	SAHE GRASS/BUSH	43
Site 57	small area around 12°55'11"N, 14°37'39"E, 299m	SAHE SWP/AQUA VEGT	57a, 57b, 57c, 57d, 57e
Site 56	12°52'14"N, 14°50'24"E, 295m	SAHE EDAP	56
Site 58	12°52'08"N, 14°44'41"E, 300m	SAHE EDAP	58
Site 38	12°39'03"N, 19°42'00"E, 453m	SUDA WOOD	38
Site 37	12°31'11"N, 19°40'59"E, 484m	SUDA WOOD	37
Site 36	12°24'52"N, 19°03'34"E, 411m	SUDA WOOD	36
Site 22	11°48'11"N, 15°12'49"E, 318m	SUDA EDAP	22
Site 26	11°43'7"N, 19°06'34"E, 568m	SUDA WOOD	26
Site 28	11°31'34"N, 19°10'32"E, 553m	SUDA WOOD	28
Site 29	11°26'31"N, 19°22'59"E, 465m	SUDA WOOD	29
Site 30	11°15'12"N, 20°05'41"E, 442m	SUDA WOOD	30
Site 1	10°36'27"N, 15°34'00"E, 328m	SUDA EDAP	1
Site 21	10°04'59"N, 15°33'25"E, 350m	SUDA EDAP	21
Site 2	9°59'26"N, 15°42'18"E, 360m	SUDA EDAP	2
Site 20	9°53'41"N, 15°47'56"E, 355m	SUDA EDAP	20
Site 19	9°44'03"N, 15°48'43"E, 357m	SUDA EDAP	19
Site 15	9°14'20"N, 18°05'42"E, 388m	SUDA WOOD	15
Site 14	9°14'01"N, 18°06'33"E, 369m	SUDA WOOD	14
Site 13	9°13'27"N, 18°07'54"E, 477m	SUDA WOOD	13
Site 12	9°13'23"N, 18°08'10"E, 397m	SUDA WOOD	12
Site 11	9°13'10"N, 18°08'46"E, 373m	SUDA WOOD	11a, 11b
Site 10	9°12'58"N, 18°09'19", 381m	SUDA WOOD	10a, 10b
Site 9	9°11'33"N, 18°11'49"E, 367m	SUDA WOOD	9a, 9b
Site 16	9°10'50"N, 18°07'59"E, 370m	SUDA WOOD	16
Site 17	9°07'10"N, 18°05'21"E, 412m	SUDA WOOD	17
Site 7	9°04'55"N, 18°03'32"E, 434m	SUDA WOOD	7
Site 18	9°04'27"N, 18°03'00"E, 430m	SUDA WOOD	18
Site 6	9°04'11"N, 18°02'38"E, 418m	SUDA WOOD	6
Site 5	8°55'18"N, 17°52'36"E, 443m	SUDA WOOD	5



Samped modern sites:

- Associated with Lake Chad
- 40 other sites

Main vegetation types:

- | | | |
|---|--|--|
| <ul style="list-style-type: none"> □ Northern Sahel semi-desert grasslands and shrublands (unit 54a) □ Sahel <i>Acacia</i> wooded grasslands and deciduous bushlands (unit 43)
SAHE GRASS/BUSH | <ul style="list-style-type: none"> ▨ Sahelian edaphic grasslands (unit 62)
SAHE EDAP ▨ Sudanian undifferentiated woodlands (unit 29a)
SUDA UNDIFF WOOD ▨ Sudanian edaphic grasslands (unit 63)
SUDA EDAP | <ul style="list-style-type: none"> ▨ Sudanian woodland with abundant <i>Isobertinia</i> (27) □ Herbaceous swamp and aquatic vegetation (unit 75)
SAHE SWP/AQUA VEGT |
|---|--|--|

Figure II-1 Location of the 44 modern sampling sites in Chad according to the main vegetation types defined by White (1983)

II.2.4 Description des sites

II.2.4.1 Structure générale de la végétation

La structure générale de chacun des sites a pu être appréciée par l'observation des principaux traits physiologiques caractérisant la végétation. C'est la classification de Yangambi (Boughey, 1957) qui a servi de référence pour le classement des structures observées en types de végétation connus. Cette classification, basée principalement sur les caractéristiques physiologiques des végétations, s'articule autour de la différenciation entre les formations forestières fermées, et les formations mixtes herbacées. Les formations mixtes herbacées, qui représentent ~89% des sites investigués (38 sites), peuvent être scindées en quatre types principaux, à savoir les forêts claires (« woodlands »), les milieux de savanes (« savannas »), les milieux de steppes (« steppes »), et les milieux de prairies (« grasslands »). Le reste des sites (six sites) a été placé dans deux catégories particulières appelées palmeraies (« palm grove ») et zones boisées à *Acacia* temporairement marécageuses (« Closed *Acacia* temporary herb-swamp »), puisqu'aucun équivalent physiologique à ces sites n'a été trouvé dans la classification utilisée (Table II-5, p.48). Pour faciliter sa compréhension, la structure de chaque type de végétation a été schématisée en Figure II-2 (p.49).

Table II-5 Classification of the 44 modern sites according to the physiognomy of local vegetation (after the Yangambi classification: Boughey, 1957). Two supplementary types of vegetation were defined for the purpose of this study: palm grove and Closed *Acacia* temporary herb-swamp, because no physiognomic equivalents were found on the Yangambi classification scheme for classifying six out of 44 sites. See Figure II-2 (p.49) for a view of vegetation types.

Vegetation types	Fig. II.2. no.	Sites corresponding	Total
<i>From Yangambi classification (Boughey, 1957)</i>			
WOODLANDS Woodland	a.	Sites 7, 17	2
SAVANNAS Savanna woodland	b.	Sites 6, 9, 11, 12, 14, 15, 26, 29, 56	9
Tree savanna	c.	Sites 1, 10, 28, 37, 48, 58	6
Shrub savanna	d.	Sites 18, 30, 36, 38, 43	5
Grass savanna	e.	Sites 40, 41, 44	3
STEPPES Tree and/or shrub steppe	f.	Sites 52, C1, C2	3
Dwarf-shrub steppe	g.	Site 51	1
GRASSLANDS Temporary aquatic grassland	h.	Sites 2, 13, 16, 19, 20, 21, 46	7
Herb swamp (mixed herbaceous species of which grasses)	i.	Sites 57, Bol-1	2
<i>Set-apart types (only defined for the purpose of this study)</i>			
Palm grove	j.	Sites 5, 22, 39	3
Closed <i>Acacia</i> temporary herb-swamp	k.	Sites 50, 53, 54	3

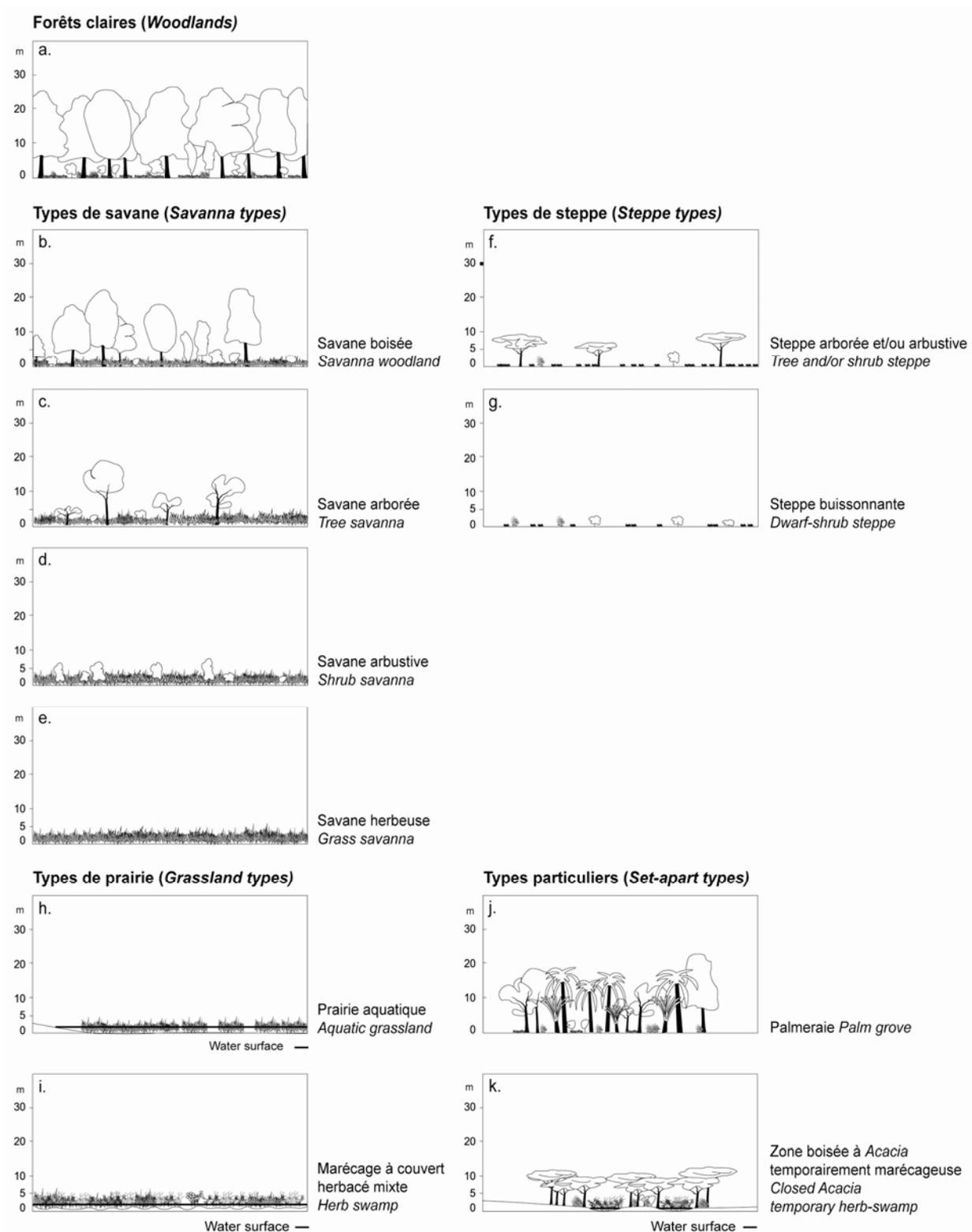


Figure II-2 Schematic drawings of the different physiognomic vegetation types met in Chad after Yangambi's classification and figures (Boughey, 1957). Types of vegetation are indicated in both French and English languages for limiting confused translations. Differences between savannas and steppes concern the nature, physiognomy and height of the herbaceous cover: savannas are characterized by a dominant grass cover that formed a continuous layer (often >80cm-high) dominating a lower stratum. Moreover, savannas usually burn annually. On the contrary, steppes are composed of diverse herbaceous taxa (not only grasses) that formed a discontinuous and open stratum. Grasses are usually less than 80cm-high. Steppes usually do not burn annually.

Les palmeraies (trois sites) représentent des formations denses et locales de palmiers, dont la structure ou la composition herbacée indiquent des signes de dégradation par l'Homme (Figure II-2.j). Les patches boisés à *Acacia* temporairement marécageux (trois sites) représentent des formations denses et locales d'*Acacia*, associées à plusieurs petites mares relictuelles caractérisées par une végétation marécageuse (Figure II-2.k). Les milieux de savanes représentent près de la moitié de notre échantillonnage, avec un total de 23 sites répertoriés, tandis que les milieux de steppes représentent 5% de l'échantillonnage, avec trois sites reconnus. Les milieux de savanes et steppes correspondent à des formations herbeuses ouvertes, qui se différencient principalement par la structure de leur strate graminéenne. Ainsi, les savanes correspondent à des formations dont la strate graminéenne supérieure est continue et dépasse les 80cm, tandis que les steppes correspondent à des formations dont la strate graminéenne est discontinue, et strictement inférieure à 80cm. En outre, les steppes ne sont pas parcourues par les feux annuels du fait de leur strate herbacée hétérogène. La couverture ligneuse, lorsqu'elle est présente, peut être structurée de différentes façons, permettant ainsi de distinguer plusieurs sous-types de savanes et de steppes (Figure II-2.b-g). Parmi les sites explorés, quatre types de savanes ont été reconnus : le type savane boisée (« savanna woodland ») (Figure II-2.b) (neuf sites), le type savane arborée (« tree savanna ») (Figure II-2.c) (six sites), le type savane arbustive (« shrub savanna ») (Figure II-2.d) (cinq sites), et le type savane herbeuse ou « grass savanna » (Figure II-2.e) (trois sites) ; ainsi que deux types de steppe : le type steppe arborée et/ou arbustive (« tree and/ou shrub steppe ») (Figure II-2.f) (trois sites, dont C1 et C2 qui correspondent aux zones émergées sur dunes de l'archipel de Bol), et le type steppe buissonnante (« dwarf-shrub steppe ») (Figure II-2.g) (un site) (Table II-5).

Les sites restants peuvent être assimilés aux forêts claires (« woodlands ») (Figure II-2.a) (2 sites) ou aux prairies (« grasslands ») (Figure II-2.h-i) (sept sites) (Table II-5). Les forêts claires sont définies comme des forêts ouvertes, dont la couverture ligneuse décidue est de taille modérée ($\leq 25m$) et forme un ensemble relativement clair. La strate herbacée associée à ce type de formation comporte peu de graminées, et est le plus souvent le résultat d'un mélange entre plusieurs taxons herbacés ou suffrutescents (de type sous-arbrisseaux). Les prairies, elles, correspondent à des formations herbeuses fermées, influencées par des conditions environnementales particulières. Deux types de prairies peuvent être distingués. Les prairies à graminées aquatiques (« aquatic grasslands ») (Figure II-2.h), correspondent aux formations aquatiques à tapis graminéen dominant voire exclusif (sept sites), tandis que les marécages à couvert herbacé mixte (« herb swamp ») sont de constitution plus hétérogène (Figure II-2.i). La végétation associée au Lac Tchad (deux sites) appartient à ce dernier type puisqu'elle est constituée d'un mélange de Poaceae, Cyperaceae, Typhaceae et autres taxons aquatiques (e.g. des genres *Potamogetum*, *Aeschynomene*, *Ipomoea*, *Polygonum*). Les prairies strictement aquatiques seront par la suite qualifiées de « temporaires », puisqu'elles correspondent à des milieux temporairement inondés succédant la saison des pluies.

II.2.4.2 Proportion de couverture ligneuse

Si la classification de Yangambi (Boughey, 1957) permet d'apprécier la structure générale du milieu, elle ne fournit pas de quantification précise de la couverture ligneuse présente sur chaque site. Aussi, le pourcentage relatif de couverture ligneuse (appelé ici LC : « ligneous cover ») a également été évalué pour chacun des sites observés. Par LC, on entend la part de recouvrement foliaire que représente l'ensemble des arbres (>7m) et des arbustes (>2m) sur un site donné. La composante « palmiers » a également été incluse dans l'estimation du LC lorsque les palmiers dépassaient les 2m et avoisinaient ainsi les hauteurs définies pour les arbustes ou arbres. Les données de LC ont été évaluées à partir d'un seul et même observateur expérimenté (P. Poilecot, CIRAD), au cours de l'exploration des différents sites modernes (Sept-Oct. 2010). Il est donc important de noter qu'il s'agit d'un pourcentage approximatif du LC observé à l'instant t, dans le but de préciser/quantifier le degré d'ouverture/fermeture des différents milieux rencontrés. Ce type d'information n'est pas disponible pour les sites sur dune de la zone d'archipel de Bol, puisque leur échantillonnage n'a pas été réalisé au cours de la même mission (section II.2, p.44).

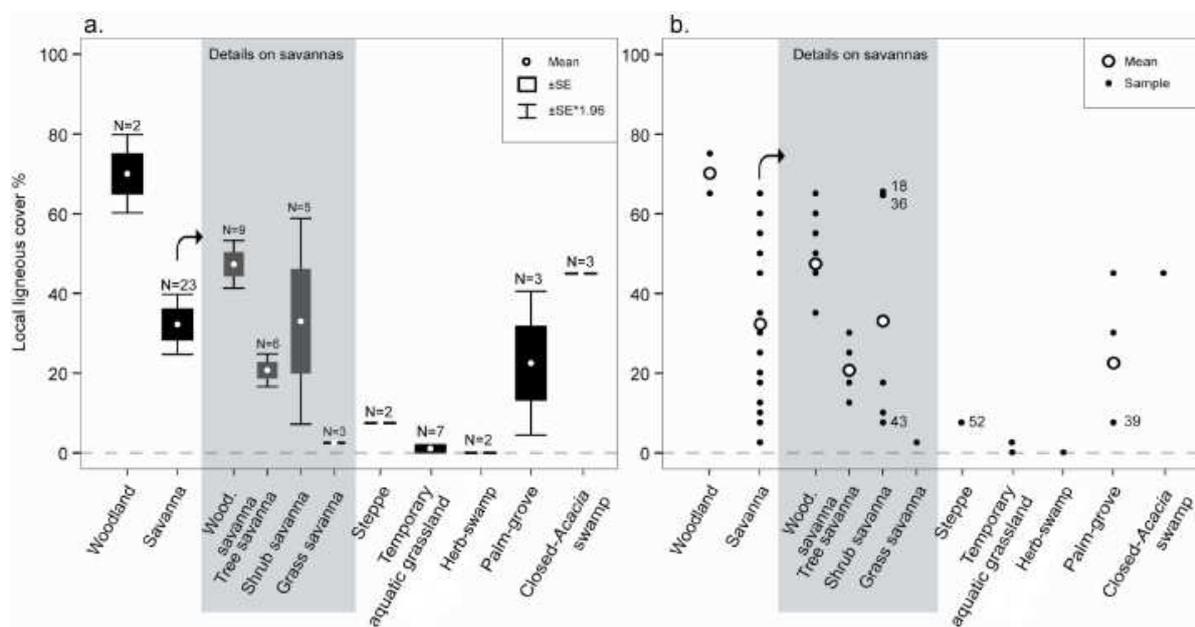


Figure II-3 Percentages of estimated local ligneous cover (LC) for the different vegetation types sampled for this study. a. Mean percentages, error (SE) and 95% confidence interval of the mean (SE*1.96), N: number of samples; b. Detail of percentage values observed for each site sampled. LC was evaluated for quantifying the openness/closeness of each site, and completing the descriptions of the Yangambi classification. LC takes in account the total leaf cover of trees (>7m) and shrubs (>2m) present on each site, plus palms that reach at least 2m. Even if the mean percentages of LC roughly decrease from woodlands to savannas, steppes, and grasslands, LC values can be highly variable in a same vegetation type (ex. shrub savannas). Consequently, I prefer to use a complementary classification scheme to Yangambi for dealing with the LC (Table II-6, p.53).

La Figure II-3a (p.51) permet de constater que la composante « LC » est représentée dans tous les types physiologiques de végétation, à l'exception des savanes herbeuses et prairies aquatiques et/ou marécageuses où les valeurs moyennes de LC ne dépassent pas 3% et 1% respectivement. Les forêts claires ont un pourcentage moyen de LC de ~70%, bien plus élevé que l'ensemble des autres types de végétation. Aussi, le pourcentage moyen de LC diminue graduellement des forêts claires aux milieux de savanes (~32%), steppes (~8%), et milieux de prairies et marécages aquatiques (<1%). En outre, le pourcentage moyen de LC varie entre les milieux de savanes boisées, arborées, arbustives ou herbeuses, et apparaît en moyenne plus élevé pour les savanes boisées (~47%) que pour les savanes arborées à arbustives (21-33%) et herbeuses (<3%). Le type savane arbustive notamment, regroupe cinq sites dont 2/5 (sites 18 et 36) ont un LC proche de 65%, tandis que 3/5 possèdent un LC <18% (Figure II-3b). Ceci explique la différence de moyenne observée entre savanes arborées (21%) et arbustives (33%). Les palmeraies sont caractérisées par un pourcentage moyen de LC proche de celui des savanes arborées, mais obtenu à partir d'un ensemble de valeurs en comparaison très disparates (5-10 à 45%) (Figure II-3b). Sur les trois sites investigués, un site seulement (site 39) est caractérisé par un LC proche de 5-10%, tandis que les deux autres sites ont des valeurs avoisinant les 30-45%. Le site 39 correspond à une palmeraie à *Hyphaene* en régénérescence dont les individus ne dépassent pas les 1-1,5m. Ainsi, la faible proportion de couverture ligneuse observée sur ce site est presque exclusivement associée à la présence des espèces arbustives *Balanites aegyptica* et *Capparis decidua*. Les patches boisés, enfin, sont caractérisés par un pourcentage de LC identique pour tous les sites, qui avoisine 45%.

Même si l'ensemble de ces observations souligne l'existence d'une relation entre le pourcentage de LC et la structure générale de la végétation, cette dernière n'est pas parfaite compte-tenu de la grande disparité des valeurs de LC observées pour un même type de végétation (e.g. entre les sites 18 et 43) (Figure II-3b). De plus et inversement, deux sites peuvent être structurés différemment mais posséder tous deux la même proportion de LC (e.g. entre les sites 43 et 52) (Figure II-3b).

Compte-tenu de ces disparités, j'ai choisi d'utiliser un mode de classification des sites complémentaire et indépendant de celui défini lors de la conférence de Yangambi (Boughey, 1957), dans le but de mieux retranscrire le pourcentage de LC associé à chaque site. J'ai ainsi classé les sites en quatre groupes en fonction du pourcentage de LC les caractérisant. La première classe regroupe les milieux pour lesquels le pourcentage de LC est compris entre 0 et 5%. La seconde classe correspond aux milieux dont le pourcentage de LC est compris entre 5 et 20%, la troisième aux milieux dont le pourcentage de LC est compris entre 20-40%, et la quatrième aux milieux dont le pourcentage de LC est $\geq 40\%$. Les valeurs seuils de ces groupes sont en partie inspirées des travaux de reconnaissance de Gils and Wijngaarden (1984) sur la structure de la végétation. Ces auteurs, notamment, qualifient le milieu de « dense » lorsque ce dernier est apparenté à la quatrième classe de LC. Par analogie, je

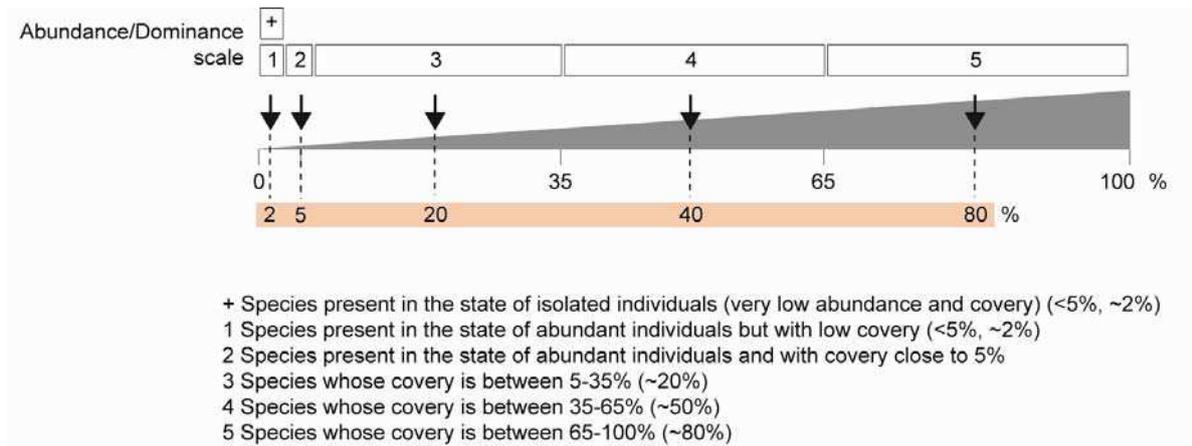
qualifierai les milieux apparentés à la première classe d' « ouverts » sans composante « LC », à la seconde classe d' « ouverts » à composante « LC », et à la troisième classe d' « intermédiaire ».

Table II-6 Classification of the 44 modern sites according to their percentages of local ligneous cover (LC). This scheme of classification is inspired from Gils and Wijngaarden (1984). These classes refine and complete the definitions of the different vegetation types delimited at the Yangambi conference. *degraded palm grove with palm trees and other ligneous species in state of regeneration.

Ligneous Cover or LC (%)	Simplified structure	Sites corresponding
<5 (absent or very rare)	Open	Sites 2, 13, 16, 19, 20, 21, 40, 41, 44, 46, 57, Bol-1
5- <20	Open	Sites 1, 30, 38, 39*, 43, 48, 51, 52
20- <40	Intermediate	Sites 5, 10, 11, 14, 28, 37, 58
≥40	Dense	Sites 6, 7, 9, 12, 15, 17, 18, 22, 26, 29, 36, 50, 53, 54, 56

II.2.4.3 Composition floristique et échelle d'abondance/dominance

Chaque site visité a fait l'objet d'un inventaire détaillé des principales espèces végétales ligneuses et herbacées qui s'y trouvaient représentées, en accordant un point d'honneur aux Poaceae et Cyperaceae. La part que représentait la grande majorité des espèces présentes sur chaque site a aussi été évaluée et retranscrite à partir de l'échelle d'abondance/dominance développée par Boudet (1975). Cette échelle permet d'une part de différencier les espèces végétales dominantes sur un site (individus abondants) des espèces peu représentées (individus isolés et dont le nombre est très faible), et d'autre part de classer les différentes espèces dominantes en fonction de leur recouvrement respectif. Cette échelle a notamment permis d'assigner à chaque espèce de graminée identifiée, la proportion relative de recouvrement que cette dernière représentait dans le milieu (Figure II-4, p.54). A noter une fois de plus que ce type d'information n'est pas disponible pour les sites de la zone d'archipel de Bol, puisque leur échantillonnage n'a pas été réalisé au cours de la même mission (section II.2, p.44).



Site 41

Ligneous species	A/D	Herbaceous species	A/D
<i>Acacia ehrenbergiana</i>	+	<i>Eragrostis tremula</i>	5
<i>Ziziphus mauritiana</i>	+	<i>Rothia hirsuta</i>	3
<i>Balanites aegyptiaca</i>	+	<i>Indigofera secundiflora</i>	2
		<i>Cenchrus biflorus</i>	+
		<i>Aristida mutabilis</i>	+
		<i>Aristida stipoides</i>	+
		<i>Ctenium elegans</i>	+
		<i>Schoenefeldia gracilis</i>	+
		<i>Alysicarpus rugosus</i>	+
		<i>Striga hermonthica</i>	+

Figure II-4 Definition of the Abundance/Dominance (A/D) scale (Boudet, 1975) used in this study.

This scale allows on one hand to differentiate the species that are poorly represented on a site (isolated individuals whose number is very low) from abundant species and, on the second hand, to classify the abundant species according to their own cover. The A/D scale will be notably used for evaluating the ecological grass associations present on each site (see III.4.2, p.71). Example of the floristic inventory led on site 41: *Acacia ehrenbergiana* is represented by isolated individuals covering less than 5% of site, whereas the grass *Eragrostis tremula* is represented by abundant individuals covering between 65 and 100% of the site.

II.2.5 Profil climatique

Les profils climatiques de chaque site ont été évalués à partir des données climatiques mises à disposition par le CRU « Climatic Research Unit » dans le jeu de données à couverture mondiale et de résolution 10' (New et al 2002). Ce jeu de données regroupe l'ensemble des valeurs mensuelles moyennes calculées sur 30 ans (entre 1961 et 1990) de différents paramètres climatiques (quantité de précipitations (mm), température (°C), etc...) enregistrés ou interpolés en différents points du globe, et représentés suivant une grille de résolution de 10' sur 10'. Dans le cadre de cette étude, j'ai utilisé les ensembles de données correspondant aux paramètres climatiques suivants : précipitations (mm), température (°C), amplitude thermique journalière (°C), taux d'humidité relatif (%) et durée d'ensoleillement (en nombre d'heures cumulées). La manipulation et l'extraction des données aux différents sites étudiés ont été effectuées sous le logiciel R (version 2.13.0), et par l'intermédiaire de la librairie « maps ». Dans un premier temps, j'ai utilisé les jeux de données mensuelles bruts pour le calcul des six paramètres bioclimatiques suivants à l'échelle du Tchad entier, à savoir : la température moyenne annuelle (TANN) (cf. Figure I-2a, p.31), l'amplitude thermique journalière moyenne annuelle (DTR) (cf. Figure I-2b, p.31), le cumul des précipitations annuelles (PANN) (cf. Figure I-2d, p.31), la durée de la saison sèche (DSL) (cf. Figure I-2c, p.31) et le taux annuel d'humidité relative (HR).

Dans un second temps, j'ai évalué les valeurs de ces paramètres pour chacun des 44 sites modernes étudiés. J'ai dans ce cas uniquement considéré les paramètres bioclimatiques qui présentaient le plus de variabilité sur l'échelle latitudinale à savoir : les taux de PANN et HR, et la DSL. Les valeurs de ces paramètres ont été calculées pour chaque site en effectuant la moyenne des valeurs des neuf pixels de la grille encadrant les coordonnées géographiques de chaque site. Cette procédure de calcul a été choisie afin de mieux contraindre les valeurs des variables bioclimatiques aux différents sites choisis, et contourner ainsi les biais dus à l'interpolation de la plupart des valeurs présentées sur la grille de résolution originelle.

III. Méthodes

III.1 Procédures de laboratoire

III.1.1 Protocoles d'extraction

L'extraction des phytolithes a été effectuée suivant deux procédures différentes en fonction du type de matériel, végétal ou sédimentaire.

Dans le cas des plantes, j'ai fait le choix de réaliser l'extraction des phytolithes contenus dans les feuilles et les inflorescences séparément, parce que les feuilles et les inflorescences d'une même espèce de Poaceae ne produisent pas forcément les mêmes assemblages de phytolithes (e.g. Mulholland, 1989). La grande majorité des études paléoenvironnementales s'intéresse au signal phytolithique produit par les feuilles (e.g. Barboni et al., 1999; Rossouw and Scott, 2011), tandis qu'en archéologie, le signal phytolithique des inflorescences est très souvent utilisé comme marqueur des pratiques agricoles ou alimentaires des civilisations passées (e.g. Ball et al., 1999; Radomski and Neumann, 2009). Au cours de ce travail, j'ai donc voulu apprécier les différents schémas de production des feuilles et des inflorescences afin de justifier de l'utilisation préférée des feuilles dans les études environnementales. Ce travail d'extraction séparée a été réalisé sur 67 espèces de Poaceae, tandis que pour les autres espèces (31 espèces de Poaceae, huit espèces de Cyperaceae, une espèce de Typhaceae), l'extraction a été réalisée uniquement sur les parties foliaires. Pour chaque extraction, une petite portion de l'organe d'intérêt a été utilisée (feuilles ou inflorescences) en fonction du matériel disponible (<1g). Le matériel phytolithique contenu dans chacun des échantillons a été obtenu après digestion de la matière organique, éliminée à la suite de plusieurs attaques successives à un mélange d'acide nitrique et d'acide perchlorique (HNO_3 , HClO_4) et à l'eau oxygénée (H_2O_2) à chaud.

Dans le cas des sédiments/sols actuels, et fossiles (cf. Partie B : « Les paléoenvironnements mio-pliocènes du Tchad »), j'ai réalisé les extractions sur 10 à 15 g d'échantillon brut. Le matériel siliceux contenu dans chaque échantillon a été extrait après dissolution des carbonates (acide chlorhydrique HCl 37 %), digestion de la matière organique (eau oxygénée H_2O_2 à chaud), retrait des argiles par décantation et séparation densimétrique (solution de bromure de zinc ZnBr_2 $d = 2,3$).

III.1.2 Observation et comptages

Le matériel siliceux recueilli a été monté entre lame et lamelle dans un milieu glycéro (liquide), puis observé au microscope optique au grossissement $\times 400$. La glycérine a été préférée pour les comptages puisqu'elle permet d'apprécier la structure en trois dimensions des particules par un jeu de rotation simple des éléments présents sur la lame. De plus, la glycérine est non-nocive et très facile à manipuler lors du montage des lames. Son seul inconvénient notable est d'offrir un contraste visuel des éléments observés très peu prononcé, ce qui conduit à un rendu souvent médiocre lors de la prise de clichés photographiques (indice de réfraction : 1.471-1.474). Aussi, pour palier à ce défaut, j'ai

préférée utiliser le baume du Canada (indice de réfraction : 1.55) comme milieu de montage pour réaliser les planches photographiques de ce mémoire, même si ce dernier implique la réalisation de lames fixes, sans possibilité de rotation des particules. Les différents clichés photographiques ont ainsi été réalisés à partir d'une caméra Canon EOS 550D©, couplée au microscope optique. J'ai effectué le comptage des particules siliceuses pour l'ensemble des échantillons de plantes (Poaceae : 98 échantillons de feuilles et 67 échantillons d'inflorescences ; Cyperaceae : huit échantillons de feuilles ; Typhaceae : un échantillon de feuilles) et de sols/sédiments modernes (57 échantillons) et fossiles (46 échantillons) préparés au cours de ce travail. A noter cependant qu'un jeu d'échantillons fossiles complémentaire (huit échantillons) présenté en Partie B (« Les paléoenvironnements mio-pliocènes du Tchad ») a été compté par un autre observateur (D. Barboni), le matériel siliceux ayant été extrait avant le commencement des travaux de thèse présentés dans ce mémoire. Un nombre (N) de ~200 phytolithes (toutes classes morphologiques confondues) a été compté pour chaque échantillon de plante extrait, feuilles et inflorescences étant évidemment comptées séparément. Ce nombre n'a pas pu être atteint pour sept échantillons (N compris entre 103 et 175), ainsi que pour huit échantillons considérés comme pseudo-stériles ($N \leq 42$), et 19 échantillons totalement stériles. Pour la très grande majorité des sols/sédiments modernes, un nombre minimal de 400 phytolithes (toutes classes morphologiques confondues) a été compté pour chaque échantillon analysé. Sur les 57 échantillons modernes analysés, sept ne répondent néanmoins pas à cette règle puisque le nombre de phytolithes comptés pour ces derniers oscille entre 210 et 400, et ce en raison de la faible quantité de matériel phytolithique recueilli. Dans le cas des sédiments fossiles, un nombre moyen de 430 phytolithes a été compté par échantillon, ce nombre variant largement (N_{min} : 127, et N_{max} : 1596 phytolithes) en fonction de la quantité de matériel extrait associé à chaque échantillon. Les échantillons fossiles pour lesquels le nombre de phytolithes compté s'est avéré non nul mais strictement ≤ 28 ont par la suite été considérés comme pseudo-stériles. Pour chaque échantillon moderne ou fossile analysé, j'ai également dénombré les particules de diatomées et spicules d'éponge dans les préparations où ces derniers étaient présents. Dans le cas des diatomées, j'ai uniquement compté les frustules de diatomées entières, et non cassées. De la même façon, j'ai seulement compté les particules de spicules d'éponge qui présentaient encore un apex, et étaient ainsi aisément distinguables dans l'assemblage. Ces proportions, comparées à celles des phytolithes, seront commentées dans le chapitre dédié à l'étude du forage de Bol (voir section VI. p.157).

III.2 Description et classification des phytolithes

Les phytolithes observés ont été décrits à partir de l'ICPN (« International Code for Phytolith Nomenclature ») (Madella et al., 2005). Les descriptions élaborées s'appuient donc sur la structure générale en 3D des phytolithes, mais aussi sur leurs particularités morphologiques plus fines. L'examen des formes en 3D permet de mieux apprécier et exprimer toute la diversité morphologique qui existe chez les phytolithes, comme en témoignent certains travaux de description et classification récents (e.g. Mulholland and Rapp, 1992; Barboni and Bremond, 2009; Mercader et al., 2009; Eichhorn et al., 2010).

La classification des phytolithes établie et utilisée au cours de ce travail est présentée en Table III-1 (p.59). Les phytolithes qui y sont répertoriés sont scindés en deux ensembles morphologiques principaux : les GSSCs (« grass silica short cells », ou cellules courtes silicifiées des graminées), et par opposition les non-GSSCs. Les dessins et photographies des types décrits dans la classification sont présentés sur les planches suivantes, numérotées de I à IV.

Table III-1 Classification of phytoliths used in this study. Photographs (and drawings for GSSCs) of all phytoliths types (except those marked with a *) are available on plates I, II, III, and IV.

Phytolith categories/types and descriptions	
a- GRASS SILICA SHORT CELLS (GSSCs)	
Rondels (conical/cylindrical bodies, with round/oval base, size: $\varnothing=8-12\mu\text{m}$ (except Ro-8) and $h=5-12\mu\text{m}$ (except Ro-7))	
Ro-1	Conical, top truncated, top and base oval
Ro-2	Conical, top keeled/spiked
Ro-3	Conical, top tapering
Ro-4	Cylindric, constricted sides
Ro-5	Cylindric, base and top reniform
Ro-6	Cylindric, base oval, slightly constricted
Ro-7	Conical, base/top round/squared with +/- regular outlines ("chimney" or "volcano" bodies), $h=16-20\mu\text{m}$
Ro-8	Oblong, top keeled/truncated, $L\geq 15\mu\text{m}$
Trapeziform bodies (six-sided), size: $L=8-10\mu\text{m}$	
Tra-1	Cubic/parallelepipedal bodies
Bilobates (bodies with two lobes connected by a +/- long shank), size: $L=10-25\mu\text{m}$: "short" or $L>25\mu\text{m}$: "long", $h\leq 5\mu\text{m}$: "tabular" or $h>5\mu\text{m}$: "trapeziform/parallelepipedal"	
Bi-1	Short, tabular, truncated lobes
Bi-2	Short, tabular, round lobes
Bi-3	Long, tabular, truncated lobes
Bi-4	Long, tabular, round lobes
Bi-5	Long, tabular, concave lobes
Bi-6	Long, tabular, notched lobes
Bi-7	Short, tabular, concave lobes
Bi-8	Short, tabular, notched lobes
Bi-9	Short, tabular, almost equidimensional, round/truncated lobes, missing shank
Bi-10	Parallelepipedal, truncated lobes
Bi-11	Short trapeziform, base bilobate, variable top, $L>h$
Bi-12	Short trapeziform, base constricted in the middle, top squared to vaguely bilobate and slightly concave in side view, bodies with very high trapezoid section, $L\leq h$
Bi-13	Trapeziform, base bilobate with one supplementary lobe, variable top, $L>h$
Bi-14	Trapeziform, base bilobate with +/- concave lobes, variable top, $L>h$
Bi-15	Tabular to parallelepipedal, round/truncated lobes, very long shank (L of shank $> L$ of one lobe) with remarkable swelling
Crosses (equidimensional bodies, 4- or 3-lobed), size: $L=8-12\mu\text{m}$, $h\leq 5\mu\text{m}$: "tabular" or $h>5\mu\text{m}$: "trapeziform/parallelepipedal"	
Cr-1	Tabular, 3-lobed
Cr-2	Tabular, 4-lobed rounded
Cr-3	Tabular, 4-lobed truncated/angular
Cr-4	Trapeziform, 3-lobed
Cr-5	Trapeziform, 4-lobed, cross top
Cr-6	Trapeziform, 4-lobed, polyhedral/keeled top, $L>h$
Cr-7	Trapeziform, 4-lobed, polyhedral/keeled top ("Eiffel tower"), $L\leq h$
Cr-8	Tabular to parallelepipedal, 4-lobed, loss of axial symmetry, equal opposed lobes
Polylobates (modified bilobates with one to several supplementary lobes on the shank), size: $18-40\mu\text{m}$	
Poly-1	Tabular, 3 to 4 round well-defined lobes (lobes of the extremities included)
Poly-2	Tabular, 5 or + round well-defined lobes (lobes of the extremities included)
Poly-3	Trapeziform, base irregularly sinuate with closed concavities/convexities, top tabular to keeled
Poly-4	Trapeziform, base regularly sinuate, top tabular
Saddles (bodies with two opposite convex edges and two opposite concave edges in top view, "battles axes with double edges"), size: $L=8-20\mu\text{m}$, $h\leq 5\mu\text{m}$: "tabular" or $h>5\mu\text{m}$: "trapeziform"	
S-1	Tabular, equidimensional convex and concave edges
S-2	Tabular short, convex edges shorter than concave edges
S-3	Tabular long, convex edges longer than concave edges
S-4	Trapeziform equidimensional to long, base round/oval/vaguely constricted, top saddle-shaped, "saddle-rondel" (Strömberg 2003)
S-5	Trapeziform, base bilobate, top saddle-shaped, "saddle-bilobate" (Strömberg 2003)
S-6	Parallelepipedal short, convex edges shorter than concave edges
S-7	Pseudo-long saddle in base view, deeply concave in side view ("collapsed", Strömberg, 2003)

(continued)

Phytolith categories/types and descriptions

b- NON-GSSCs (OTHER PHYTOLITH TYPES)

Acicular bodies

- Aci-1 Psilate (50-75µm)
Aci-2 Psilate, often infilled with black material (40-50µm)
*Aci-3 Psilate, compartmented ("multi-layered trichome" Strömberg 2003), (30-100µm)

Blocky bodies

- Blo-1 Long acicular to oblong, sometimes pinched-point, often infilled with black material (50-120µm)
Blo-2 Irregular with non well-defined shape (30-100µm)
Blo-3 Parallelepipedal to cubic, lacunose surface (25-100µm)
Blo-4 Perfectly cuneiform (bulliform cell) (30-100µm)
Blo-5 Parallelepipedal with constricted sides, approximately cuneiform (30-100µm)
Blo-6 Cubic, psilate, often infilled with black material (25-75µm)
Blo-7 Parallelepipedal, psilate, often infilled with black material (25-100µm)
Blo-8 Parallelepipedal, psilate, crenate margins, often infilled with black material (40-100µm)
Blo-9 Orbicular to ovate, psilate, slightly curved (10-15µm)
Blo-10 Angular, attenuate ends ("sclereid", Neumann *et al.* 2009, Strömberg 2003) (45-50µm)
*Blo-11 Trapeziform (h=15 µm), smooth, long and hexagonal top/base (37µm)

Elongate bodies

- El-1 Cylindric, smooth (100-150µm)
El-2 Tabular/parallelepipedal bodies, pinched-point (50-75µm)
El-3 Tabular/parallelepipedal bodies with psilate, sinuate or echinate margins (50-200µm)
El-4 Cylindric, laminate, with a median swelling (75-150µm)
El-5 Unciform, psilate ("simple solid trichome", Strömberg 2003)
El-6 Reflexed parallelepipedal, smooth (30-75µm)

Epidermal silicified structures

- Str-1 Articulated epidermal structure of Cyperaceae-papillae (100-200µm)
Str-2 Articulated epidermal structure of GSSCs (100-200µm)
Sto-1 Silicified stomate (25-50µm)
Trac-1 Silicified tracheid (50-150µm)

Globular bodies

- Glo-1 Echinata (Ø 8-40µm)
Glo-2 Granulate (Ø 12-35µm)
Glo-3 Granulate/tuberculate with small psilate round projections and often dark core (Ø 8-20µm)
Glo-4 Granulate/tuberculate with a central vacuole (Ø 8-15µm)
Glo-5 Psilate (Ø 15-20µm)
Glo-6 Micro-echinate (Ø 15-20µm)
Glo-7 Tuberculate with large psilate round projections (Ø 15-20µm)
Glo-8 Psilate to sinuate, large and often infilled (Ø 30-40µm)
Glo-9 Facetate (Ø 10-20 µm)

Polyhedral bodies

- Pol-1 "subcylindric, distinctly anisopolar, upper part polygonal prismatic with conical top" (from Eichhorn *et al.*, 2010) (20-30µm)

Polyhedral plates

- Pla-1 Irregular articulated pieces, rugulate ("jigsaw", Strömberg 2003) (50-75µm for each piece)
Pla-2 Rectangular, lacunate (30-40µm)
Pla-3 Stellate, psilate (25-30µm)
Pla-4 Planar, hexagonal, regularly scorbiculate, with a short depressed cone in the center (30-35µm)
Pla-5 "Sinuous shape, knobby apex, psilate sculpturing, satellites absent = NKXWI" (from Ollendorf, 1992); (15-20µm)
Pla-6 "Angular to sub-rounded shape, pointed apex, psilate sculpturing, satellites present = A(R)KXWI" (from Ollendorf, 1992); papillae cell or "hat-shaped" (Piperno, 1988) (10-20µm)
Pla-7 "Rounded shape, knobby apex, psilate sculpturing, satellites absent = RPXWI" (from Ollendorf, 1992); papillae cell or "hat-shaped" (Piperno, 1988) (10-15µm)
Pla-8 Orbicular, stellate inside (hair base) (Ø 40-60µm)
Pla-9 Segmented, psilate ("vertebral column", Strömberg 2003) (25-40µm)
*Pla-10 Planar, ovoid, with sinuate edge (look to a "cloud") (40-50µm)
Pla-11 Planar, hexagonal, psilate, with a large truncated cone in the center (25-40µm)

Undefined

Undescriptible phytolith elements, broken or without distinguishable shapes

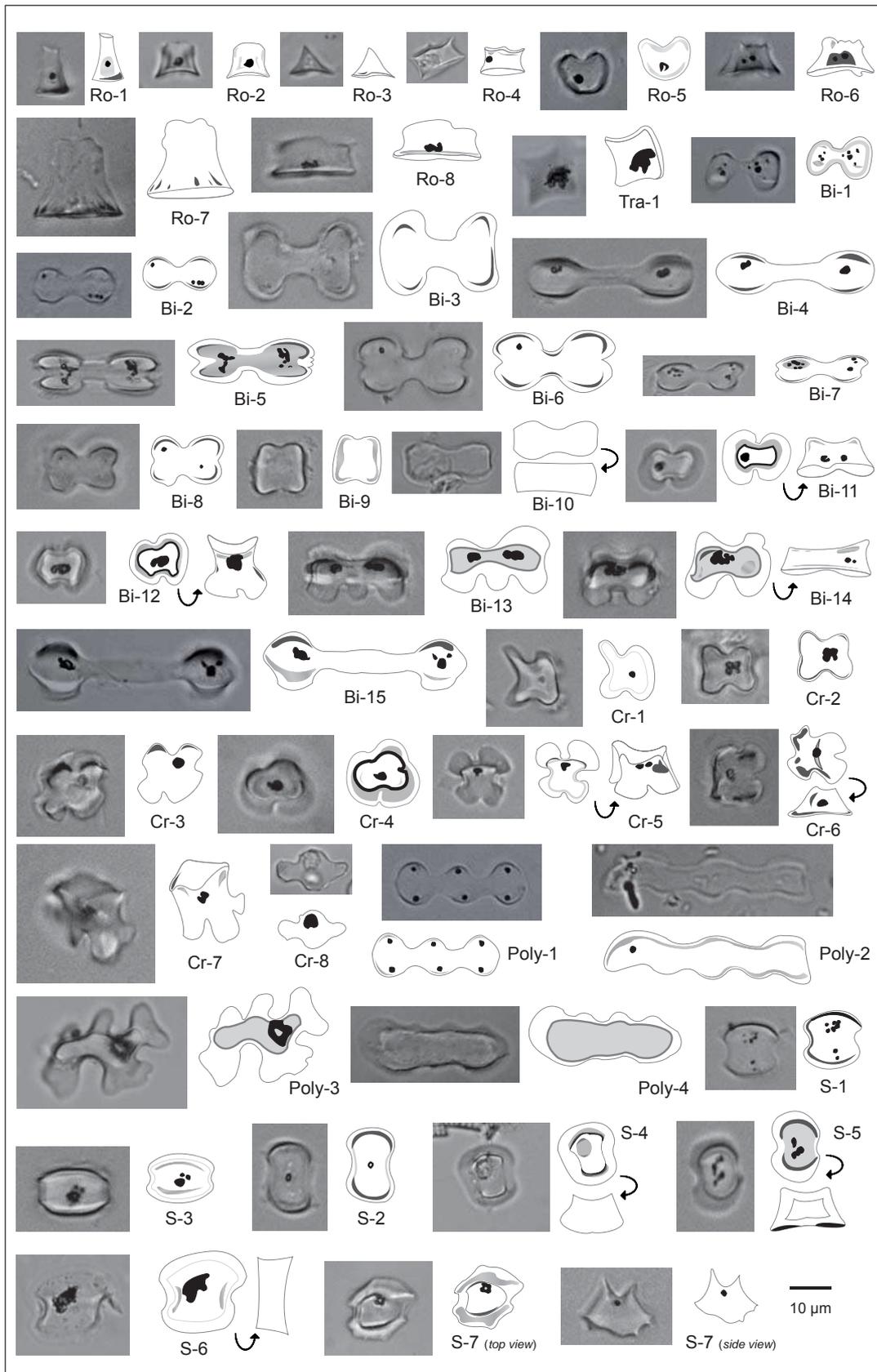


Plate I. Grass silica short cells. See classification for detailed descriptions.

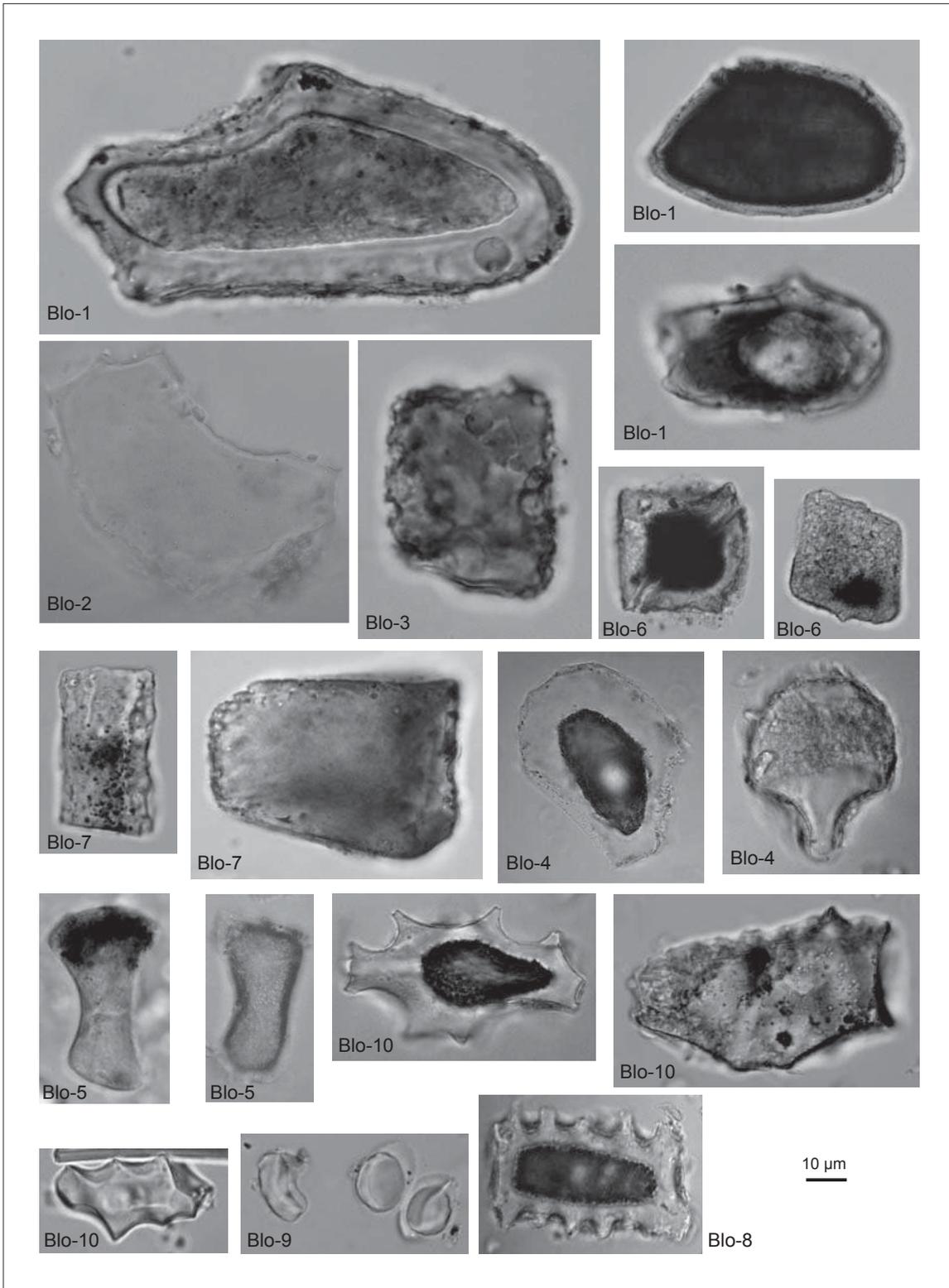


Plate II. Blocky bodies. See classification for detailed descriptions.

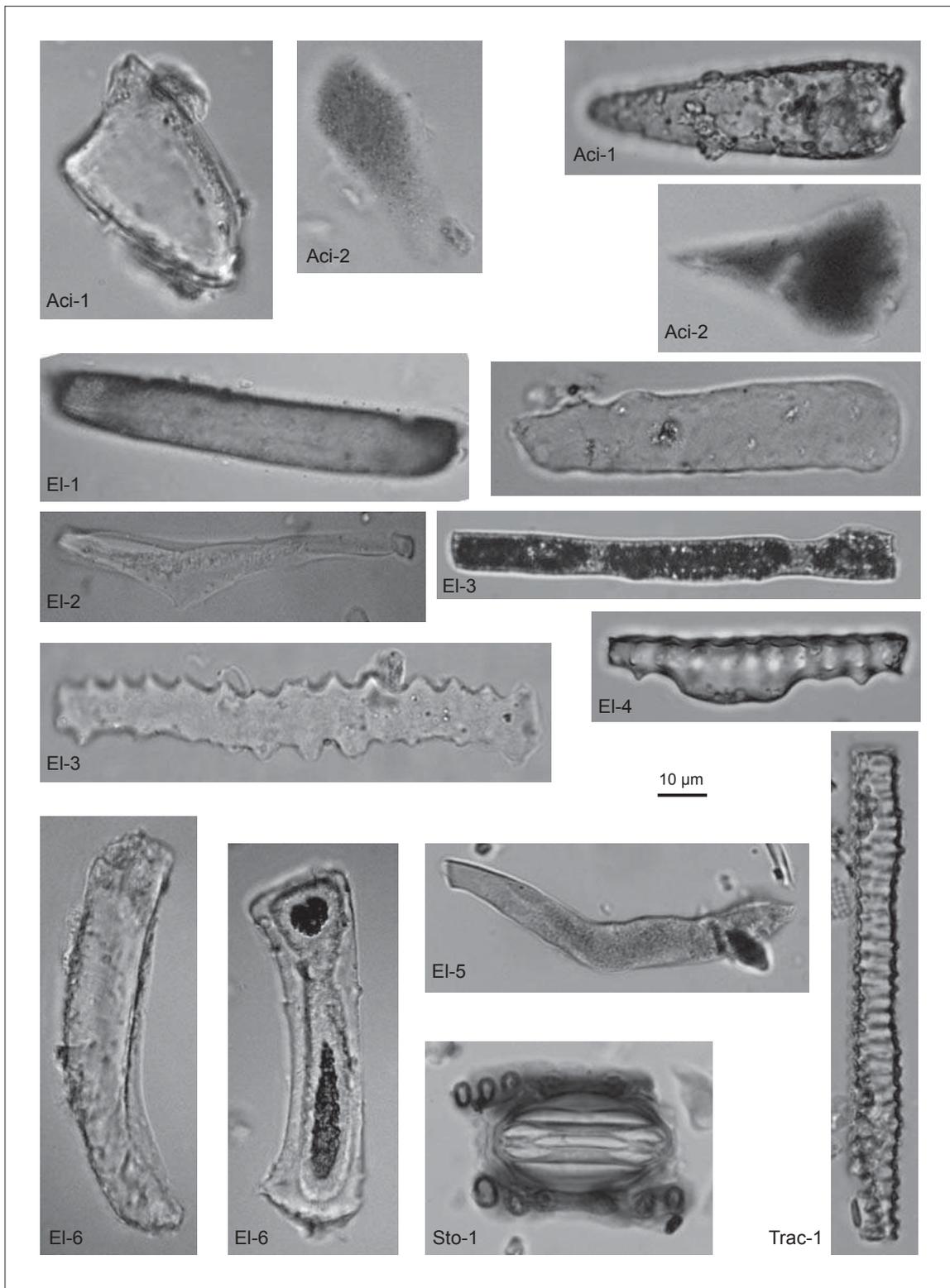


Plate III. Acicular, elongate bodies and some epidermal silicified structures. See classification for detailed descriptions.

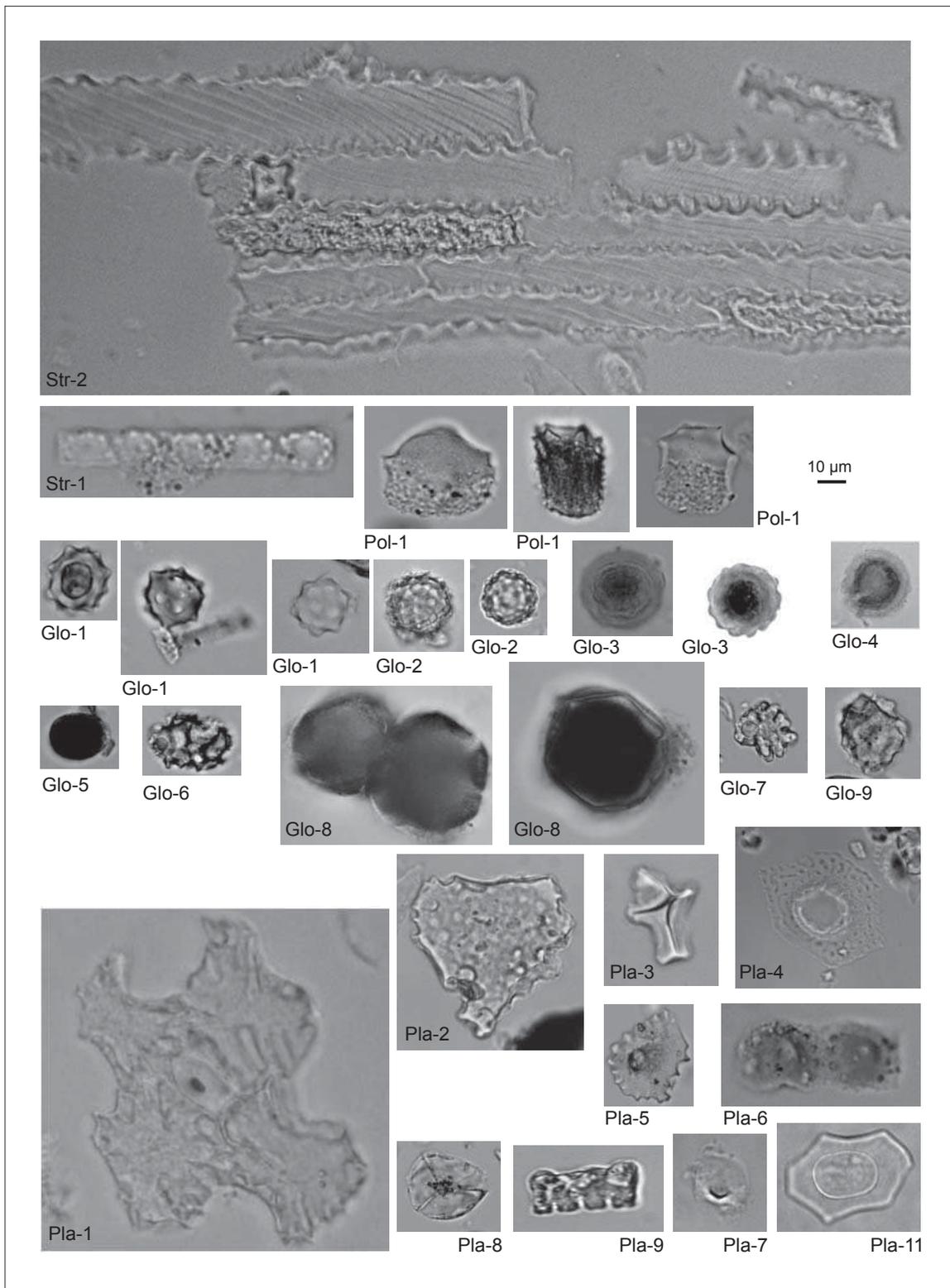


Plate IV. Articulated epidermal structures, polyhedral and globular bodies, and polyhedral plates. See classification for detailed descriptions.

III.2.1 Les GSSCs (« grass silica short cells ») ou cellules courtes silicifiées des graminées

Les GSSCs sont des phytolithes spécifiques produits par les Poaceae (Mulholland and Rapp, 1992) remarquables dans les assemblages par leur morphologie singulière et par leur taille plutôt modérée, de ~5-40 μ m. Moins d'une dizaine de catégories morphologiques sont usuellement reconnues au sein des GSSCs, même si leur nombre, leur nom et leur domaine de définition peuvent varier d'un auteur à l'autre (e.g. Twiss et al., 1969; Brown, 1984; Mulholland, 1989; Mulholland and Rapp, 1992). Aussi, j'ai préféré baser ma classification sur les catégories principales de GSSCs qui comptent parmi les plus employées dans les différentes études menées en Afrique tropicale subsaharienne (e.g. Alexandre et al., 1997; Bremond et al., 2004; Barboni et al., 2007; Bremond et al., 2008b). J'ai ainsi utilisé les « rondels », les « trapeziform short cell », les bilobés « bilobate », les croix « cross », les polylobés « polylobate », et les selles « saddle » comme classes de GSSC générales. Au sein de ces classes, j'ai ensuite distingué différents types morphologiques, soit 43 types au total, tous reconnus comme des variantes des formes générales. Les critères utilisés pour la distinction de ces différents types ont été inspirés par divers travaux de description et classification des GSSCs disponibles dans la littérature (cf. paragraphe suivant), ainsi que par ma propre expérience d'observation et d'appréciation des formes de GSSCs présentes les échantillons analysés. De façon synthétique, j'ai utilisé deux critères principaux pour définir les différents types de GSSCs présentés dans ce mémoire : des critères dits de forme, basés uniquement sur les traits qualitatifs des cellules courtes (ex. forme de la base ou du sommet, ou des lobes si présents), et des critères de taille, basés sur certains traits morphologiques mesurés (ex. longueur/diamètre de la base, hauteur de la section longitudinale).

Les « rondels », qui correspondent aux éléments dont la forme générale est conique, cylindrique, réniforme ou oblongue, possèdent une base arrondie à ovale dont le diamètre moyen est compris entre 8-12 μ m (Twiss et al., 1969; Mulholland, 1989; Mulholland and Rapp, 1992). Parmi les « rondels », j'ai distingué huit types morphologiques différents, nommés de Ro1 à Ro8, et définis en fonction de leur forme générale, de la forme de leur sommet (en pointe, en crête ou tronqué) (Fredlund and Tieszen, 1994; Barboni and Bremond, 2009), du diamètre de leur base ($L < 15\mu$ m ou $L \geq 15\mu$ m) et de leur hauteur ($h \leq 15\mu$ m ou $h > 15\mu$ m). Le critère taille du diamètre a été sélectionné à partir des observations de Barboni et Bremond (2009) sur la taille du diamètre des « rondels » des Poaceae d'Afrique de l'Est. En effet, ces derniers ont reporté que les « rondels » possédant un diamètre $\geq 15\mu$ m apparaissaient uniquement produits par la sous-famille des Pooideae, alors que ceux dont le diamètre était $< 15\mu$ m étaient produits par la quasi totalité des sous-familles de Poaceae d'Afrique de l'Est. En outre, les Pooideae possèdent une photosynthèse de type C_3 , et représentent la sous-famille de Poaceae la plus diversifiée dans les milieux tropicaux de hautes altitudes. Il est donc suggéré par ces mêmes auteurs que la présence de « rondels » avec un diamètre $> 15\mu$ m dans les assemblages tropicaux africains pourraient être utilisée comme un indicateur de graminées en C_3 d'altitude. Le critère de

hauteur chez les « rondels » a quant à lui été défini en considérant la hauteur moyenne des « rondels » déjà observées chez plusieurs centaines d'espèces de graminées distribuées en Afrique (e.g. Barboni and Bremond, 2009; Rossouw, 2009; Mercader et al., 2010). J'ai ainsi pu constater que la grande majorité des « rondels » produite par ces différentes espèces possédait une hauteur $<15\mu\text{m}$ et généralement comprise entre 8 et $12\mu\text{m}$. Par conséquent, dans les quelques cas où j'ai pu observer dans les assemblages des « rondels » dont la hauteur était $\geq 15\mu\text{m}$, je les ai classés à part, et associés au type particulier Ro7.

Les « trapeziform short cell » correspondent aux éléments rectangulaires à cubiques, autrement appelés ici « trapeziform cubic », et dont la taille observée n'excède pas les $10\mu\text{m}$ (Twiss et al., 1969; Brown, 1984; Mulholland and Rapp, 1992; Gallego and Distel, 2004). Un seul type morphologique, nommé Tra1, a été reconnu au cours de cette étude.

Les bilobés correspondent aux particules formées de deux lobes distincts reliés par une connexion plus ou moins longue (Twiss et al., 1969; Brown, 1984; Mulholland and Rapp, 1992), et dont la taille moyenne, comprise entre 10 et $25\mu\text{m}$, peut dans certain cas atteindre $40\mu\text{m}$ ou plus (Rossouw, 2009). Parmi les bilobés, j'ai distingué 15 types morphologiques différents, nommés de Bi1 à Bi15, et définis en fonction de trois caractéristiques principales : la forme et la hauteur de leur section longitudinale (tabulaire : $h \leq 5\mu\text{m}$; trapézoïdale : $h > 5\mu\text{m}$; parallélipédale : $h > 5\mu\text{m}$), la forme de leurs lobes (tronquée, arrondie, concave ou encochée « notched ») (Brown, 1984; Lu and Liu, 2003b; Fahmy, 2008), et leur longueur totale ($L \leq 25\mu\text{m}$ ou $L > 25\mu\text{m}$). L'appréciation de la caractéristique « forme de section », qui encore une fois requiert l'observation des particules en 3D, avait été autrement abordée par Mulholland (1989). Cette dernière avait utilisé le terme « tabulaire » pour qualifier les GSSCs dont le sommet et la base possédaient une taille/forme comparables, par opposition aux termes « plateau » et « ridge » employés pour désigner les GSSCs dont la base était bien plus large que le sommet, et parfois de forme différente. Quelques années après, Fredlund & Tieszen (1994) ont employé le terme « trapezoidal » pour décrire certains bilobés particuliers produits par le genre *Stipa*, et dont la morphologie de profil rappelle celle d'un trapèze à cause du différentiel de taille entre base et sommet. Strömberg (2003, p.322) enfin, a exploité la grande variabilité morphologique des sections longitudinales (vues de profil) chez les GSSCs en les associant à plusieurs types de symétrie définis. Suite à ces précédents travaux et compte-tenu de mes propres observations, j'ai fait ici le choix de définir des critères de mesure simples pour la description des sections longitudinales observées chez l'ensemble des bilobés, mais également chez les croix, polylobés et selles. Le terme « tabulaire », initialement introduit par Mulholland, est ainsi utilisé ici pour désigner l'ensemble des types dont la hauteur de section est $\leq 5\mu\text{m}$, et dont les contours de sommet et de base se confondent souvent, mais pas exclusivement, en vue de dessus. En outre, dans la nomenclature développée par l'ICPN (2005), le terme « tabulaire » désigne les particules de section mince et « plates ». Par opposition, j'ai utilisé les termes « trapézoïdale » et « parallélipédale » pour désigner les GSSCs dont la hauteur de section dépassait les $5\mu\text{m}$. Dans l'ICPN (2005), le terme

« trapézoïde » désigne les particules à allure générale de trapèze, alors que le terme « parallélépipédale » désigne les particules à allure de parallélépipède ou « boîte rectangulaire ». Ici, le caractère trapézoïde des GSSCs m'est apparu plus marqué, et donc plus facilement appréciable, lorsque la particule possédait déjà une hauteur de section importante. Le critère longueur, également utilisé pour décrire les bilobés, a quant à lui été apprécié et défini suite à un premier volet de comptages réalisé sur 60 espèces de graminées échantillonnées dans l'herbier du CIRAD. Ce critère, fixé à 25 μm , est en quasi-accord avec le travail d'observation et de classification réalisé par Fahmy (2008) sur les phytolithes lobés des espèces de Paniceae d'Afrique de l'Ouest. Fahmy a en effet permis de souligner l'existence d'une longueur limite chez les phytolithes lobés à partir de laquelle ces derniers pouvaient être considérés comme exceptionnellement longs. Parmi les bilobés tabulaires, j'ai ainsi distingué les phytolithes bilobés courts (Bi1,-2,-7,-8,-9) et possédant une longueur totale $\leq 25\mu\text{m}$, de ceux appelés longs (Bi-3 à -6), et possédant une longueur totale $>25\mu\text{m}$.

Les croix correspondent aux éléments dont la forme est équidimensionnelle, et constituée de 3 à 4 lobes distincts (Twiss et al., 1969; Brown, 1984; Mulholland and Rapp, 1992). Leur taille moyenne, plutôt modérée, est comprise entre 8 et 12 μm . Parmi les croix, j'ai distingué huit types morphologiques différents, nommés de Cr1 à Cr8, et définis à partir de la hauteur de leur section longitudinale (cf. paragraphe sur les bilobés), la forme de leur sommet (en croix, polyédrique ou en crête) (Mulholland and Rapp, 1992; Strömberg, 2003), leur nombre de lobes (3 ou 4) (Strömberg, 2003; Fahmy, 2008; Barboni and Bremond, 2009) et leur forme (arrondi, tronqué) (Piperno, 2006).

Les polylobés correspondent à des bilobés « modifiés », possédant un à plusieurs paires de lobes supplémentaires au niveau de leur connexion (Brown, 1984; Madella et al., 2005; Rossouw, 2009), et dont la taille moyenne est comprise entre 18 et 40 μm . Parmi les polylobés, j'ai distingué quatre types morphologiques différents, nommés de Poly1 à Poly4, et définis principalement à partir de leur section longitudinale (cf. paragraphe sur les bilobés) et leur nombre de lobes supplémentaires (1-2 lobes ou plus) (Brown, 1984).

La catégorie des selles, enfin, rassemblent l'ensemble des éléments possédant deux côtés concaves opposés connectés par deux côtés convexes également opposés, et comme leur nom l'indique, à allure de selle de cheval. Leur taille est comprise entre 8 et 20 μm . Au cours de cette étude, j'ai distingué sept types de selles différents, nommés de S1 à S7, et définis d'après leur type de section transversale (tabulaire, trapézoïde, parallélépipédale) (cf. paragraphe sur les bilobés), la longueur de leurs côtés concaves/convexes (Strömberg, 2003), et la forme de leur base ou de leur sommet (Ollendorf et al., 1988; Piperno and Pearsall, 1998; Strömberg, 2003).

III.2.2 Les non-GSSCs

Les non-GSSCs désignent l'ensemble des phytolithes autre que les GSSCs observés dans les divers assemblages. Ce groupe, à la différence des GSSCs, ne possède aucune unité taxonomique vraie. Pour palier à son extrême hétérogénéité, je l'ai scindé en sept catégories morphologiques principales à savoir les formes aciculaires (« acicular »), les blocs (« blocky »), les formes allongées (« elongate »), les structures épidermiques silicifiées (« epidermal silicified structures »), les formes globulaires (« globular »), ainsi que les corps et plaques polyédriques (« polyhedral bodies » et « polyhedral plates »).

La catégorie « acicular » (Madella et al., 2005), regroupe les phytolithes en forme d'aiguilles (« acicular »), et ceux en forme de carènes (« carinate ») et de boucliers (« scutiform »). En outre, elle correspond aux classes « point-shaped » (e.g. Bremond et al., 2004), « trichome » (e.g. Neumann et al., 2009) ou « hair » (e.g. Bamford et al., 2006) utilisées par certains auteurs. Trois types, nommés Aci1 à Aci3, ont été distingués au sein de cette catégorie. Ainsi, les types Aci2 et -3 correspondent à deux variantes du type Aci1 de base et désignent les particules aciculaires remplies entièrement par du matériel noir, et/ou celles cloisonnées en différents compartiments (« multi-layered trichome », Strömberg, 2003).

Les catégories « blocky » et « elongate » rassemblent l'ensemble des phytolithes à allure massive et compacte non sphérique, et dont le ratio longueur/largeur ≤ 2 dans le premier cas, ou > 2 dans le second cas (Strömberg, 2003). Les critères utilisés pour la distinction des 11 types de blocs considérés (Blo1-11) sont leur forme géométrique générale (oblongue, cubique, parallélépipédale, cunéiforme, orbiculaire (= sphérique), ou anguleux), et leur ornementation (lisse à rugueux) (e.g. Strömberg, 2003; Mercader et al., 2009; Barboni et al., 2010). Les critères utilisés pour la distinction des six types de formes allongées considérés (E11-6) ont trait à la forme de leur section transversale (tabulaire à parallélépipédale, ou cylindrique), et à leurs particularités morphologiques générales (corps courbés « reflexed », unciformes (en forme de crochet), possédant une enflure « swelling » ou une pointe médiane « pinched-point ») (e.g. Strömberg, 2003; Mercader et al., 2009; Barboni et al., 2010).

La catégorie des « epidermal silicified structures » regroupe les parties de tissu silicifiées et composées de trois éléments phytolithiques ou plus (Str1, Str2), ainsi que les structures silicifiées identifiables assimilées aux stomates (Sto1) ou trachéides (Tra1) (Strömberg, 2003; Neumann et al., 2009).

La catégorie « globular » regroupe l'ensemble des corps sphériques à ornementation variable, et de taille modérée comprise entre 8-40 μ m. J'ai distingué huit types de phytolithes globulaires (Glo1-8), principalement en fonction de leur ornementation respective (épineux « echinate », granuleux « granulate », à tubercules « tuberculate », lisse « psilate », sinueux « sinuate ») (Bowdery et al., 2001; Madella et al., 2005; Neumann et al., 2009).

Les corps polyédriques, de taille $<40\mu\text{m}$, correspondent à l'ensemble des formes subcylindriques et anisopolaires (particules formées deux parties morphologiquement distinctes) observées et décrites chez les espèces tropicales de la famille des Commelinaceae (Eichhorn et al. 2010). Cette catégorie particulière de formes est associée au type unique Pol1.

Enfin, la catégorie des plaques polyédriques rassemble l'ensemble des phytolithes à l'allure plane et de taille comprise entre 10 et $75\mu\text{m}$. J'ai distingué neuf types de plaques différentes (Pla1-9), aux allures générales très diverses. Parmi elles notamment, sont décrits quatre types particuliers (Pla-4,-5,-6,-7) précédemment décrits chez les espèces de la famille des Cyperaceae, et autrement appelés « hat-shaped » (Piperno, 1988; Ollendorf, 1992) ou « papillae cell » (Madella et al., 2005), ainsi qu'un type particulier (Pla-11) précédemment décrit chez les espèces de la famille des Commelinaceae (Eichhorn et al., 2010).

III.3 Plan d'analyse des assemblages de phytolithes modernes

Dans la section IV.1 (p.75), j'ai travaillé à l'échelle des assemblages produits par les Poaceae. Dans un premier temps, j'ai évalué la diversité et l'abondance des types de phytolithes produits par l'ensemble du jeu de données dont je disposais : combien de types produits ? Quels sont les plus fréquents ? J'ai ensuite cherché à savoir s'il était pertinent, dans mon cas, de travailler à l'échelle des sous-familles ou tribus de Poaceae pour traduire les exigences écologiques des espèces étudiées. Autrement dit, est-ce que les sous-familles ou tribus de Poaceae possèdent une valeur écologique stricte ? Et est-ce que les assemblages de GSSCs permettent ces distinctions ? Aussi, dans la plupart des études environnementales, les auteurs s'accordent à utiliser les catégories générales de GSSCs comme marqueurs de l'environnement, plutôt que l'étonnante variabilité morphologique existant chez les GSSCs. Ainsi, nous apprécierons ici si le niveau de résolution habituellement utilisé est approprié pour retracer les caractéristiques écologiques des Poaceae. Nous verrons que l'ensemble des résultats obtenus confortera l'approche adoptée dans l'utilisation du jeu de données Poaceae.

La section suivante (IV.2, p.83) est consacrée à l'étude du signal des phytolithes dans les assemblages de sols/sédiments modernes, et à l'évaluation de leur faculté à refléter la végétation et les paramètres qui conditionnent sa distribution. Dans un premier temps, j'ai apprécié le signal phytolithique associé aux environnements aquatiques tropicaux, et plus précisément le signal associé à la végétation marécageuse du Lac Tchad. J'ai notamment cherché à savoir s'il était possible de distinguer le milieu de lac des grandes entités régionales définies par White (1983) à partir de l'occurrence-abondance de certains types de phytolithes. Dans un second temps, nous avons évalué le signal phytolithique associé aux différents types de milieux rencontrés au Tchad et définis d'après leur composition en Poaceae, ou la structure générale de leur végétation.

III.4 Outils statistiques utilisés

III.4.1 Analyse de « test-value » (ou valeur-test)

La « test-value » est un critère utilisé pour caractériser un groupe d'observations à partir d'une variable continue ou discrète (Lebart et al., 2000). Le principe consiste à comparer les valeurs d'un indicateur statistique descriptif calculé à la fois sur un jeu d'observations complet, mais aussi sur une petite partie de ce jeu d'observations alors relative au groupe à caractériser. La formule de la « test-value » est la suivante :

$$\text{Value test (Vt)} = \frac{\mu_g - \mu}{\sqrt{\frac{n-n_g}{n-1} \times \frac{\sigma}{n_g}}}$$

Où n désigne la taille du jeu total d'observations ; n_g la taille du jeu d'observations relative au groupe à caractériser ; μ la moyenne des valeurs de l'indicateur calculée sur le jeu total et σ^2 la variance associée ; μ_g la moyenne des valeurs de l'indicateur calculée sur le jeu partiel.

Dans le cadre de cette étude, l'analyse de « test-value » a été utilisée pour définir les types de GSSCs qui présentaient un intérêt dans la caractérisation des espèces de Poaceae aquatiques, mésophytiques, et xérophytiques. Aussi, un type de GSSC a été jugé comme pertinent dans la caractérisation d'un ensemble de Poaceae uniquement 1) si l'association entre le type de GSSCs et cet ensemble était soutenu par une « test-value » positive (>0) et exclusive (c'est-à-dire plus élevée pour cet ensemble que pour les autres), et 2) si le type de GSSCs en question était présent en moyenne à plus de 2% chez cet ensemble. Ce seuil d'abondance de 2% a été choisi afin d'exclure les types produits en trop faible quantité par l'ensemble d'espèces à caractériser, et ce afin de minimiser les erreurs liées à l'appréciation des types morphologiques au cours des comptages.

III.4.2 Méthode des scores

La méthode des scores, initialement développée pour la « biomisation » des échantillons polliniques (Prentice et al. 1996), a été utilisée ici dans le but d'évaluer l'abondance relative des différents types écologiques de Poaceae à partir des relevés botaniques. Ainsi, la composition graminéenne de chaque site a été évaluée à partir des données d'abondance des espèces de graminées présentes sur le site et des informations concernant leur écologie. Les sites associés à la zone d'archipel de Bol (Bol-1, C1, C2) n'ont pas pu être considérés ici étant donné que nous ne disposions pas de données d'A/D quantifiées pour ces derniers (voir section II.2, p.44). Le site 50 a également été exclu de l'analyse puisqu'aucune espèce de graminée n'a été identifiée sur ce dernier. La composition graminéenne a donc été évaluée pour les 40 sites restants. Les données d'abondance des graminées ont

été placées dans une première matrice de type « Espèces x Sites », tandis que les informations écologiques des graminées ont été placées dans une seconde matrice de type « Type écologique x Espèces » et suivant un codage 0-1. Le produit obtenu à partir de ces deux matrices correspond à une matrice de « scores » ordonnée d'après le type « Sites x Type écologique ». Précisément, la formule du calcul de scores est la suivante :

$$\text{Score du type de végétation a (S}_a) = \sum_{i=1}^n \delta_{ia} \sqrt{P_i}$$

Où n désigne le nombre d'espèces (i) appartenant au type écologique a ; P l'abondance relative en % de l'espèce i ; δ_{ia} l'appartenance (=1) ou non (=0) au type écologique a.

Un type écologique aura un score d'autant plus grand à un site donné si les graminées appartenant à ce type écologique correspondent à beaucoup d'espèces différentes (diversité), et si en plus ces différentes espèces sont représentées par de nombreux individus (abondance). Ainsi, abondance et diversité contribue à faire augmenter les scores.

Les scores obtenus correspondent à des valeurs imagées entre 0 et ∞ (infini) de l'abondance totale des espèces à affinité écologique similaire sur un même site. Par conséquent, j'ai traduit ces valeurs en % de représentativité des différents types écologiques sur chacun des sites, calculés à partir de la somme totale des valeurs de scores obtenues pour chaque site. Un schéma récapitulatif de la méthode et des étapes de calcul est présenté en Figure III-1 (p.72).

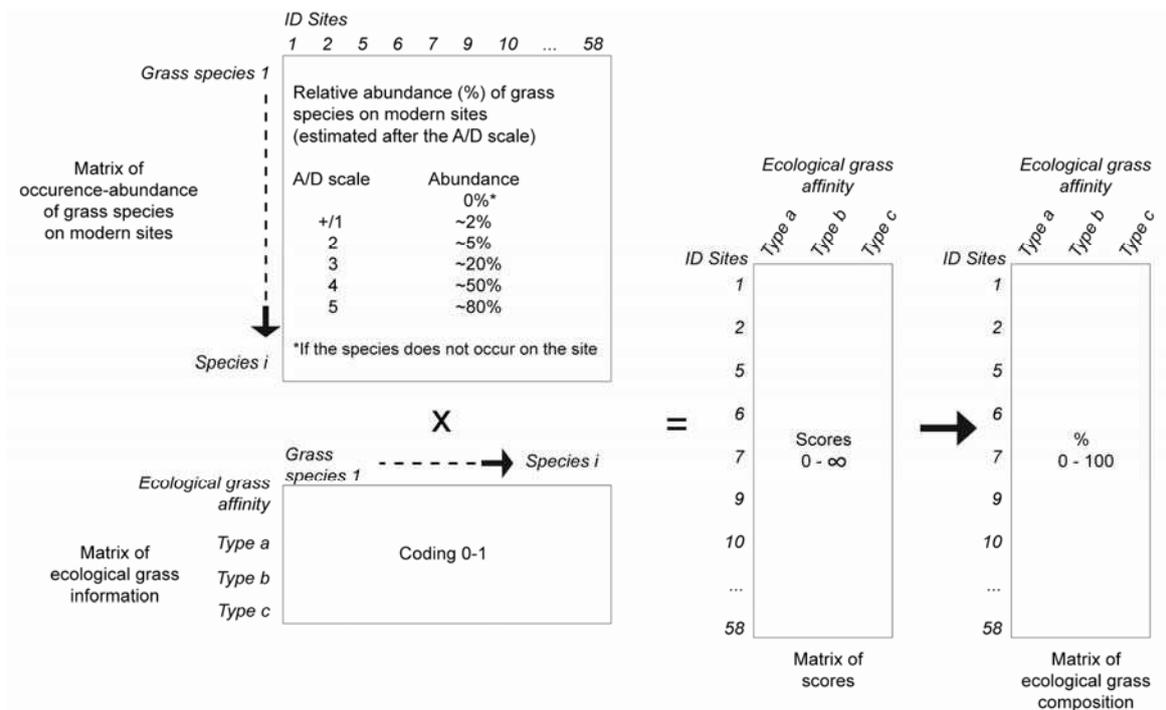


Figure III-1 Illustration of the method of scores (Prentice et al. 1996): main steps of calculation. I used this method for appreciating the ecological grass composition of modern sites. Ecological grass affinities are defined as follows: Type a = hydro-/helophytic (or aquatic); Type b = mesophytic; Type c = xerophytic.

III.4.3 Analyse en composante principale

L'analyse en composantes principales (ACP) est une méthode simple qui permet d'apprécier le profil de distribution d'un grand nombre d'observations en fonction de (trois ou plus) variables quantitatives définies. Elle permet de définir les principales composantes à l'origine de la variation des individus. Autrement dit, l'ACP permet de résumer l'information portée par un ensemble de variables sous la forme d'axes factoriels exprimant le mieux la dispersion des individus. Aussi, les valeurs de contribution des variables à la formation des axes factoriels principaux peuvent être substituées à la matrice des vecteurs propres (= « loadings »). Une variable pourra être qualifiée de fort contributeur à un axe lorsque la valeur absolue de son vecteur propre associé sera supérieure à la moyenne de l'ensemble des valeurs de contribution observées ($>1/\sqrt{p}$), p désignant le nombre total de variables utilisées dans l'analyse). Parallèlement, les valeurs de contribution des individus aux axes permettent de renseigner sur la proximité des individus à certains axes plutôt qu'à d'autres. Une contribution à un axe k pourra être considérée comme élevée si sa valeur absolue est supérieure à la moyenne de l'ensemble des valeurs de contribution observées sur cet axe ($>\sqrt{\lambda_k}$), λ désignant la valeur propre associée à l'axe k). Puisque l'ensemble des ACP présentées dans ce mémoire utilise des tableaux de pourcentages, j'ai fait le choix de ne pas les normer. Elles ont ainsi été réalisées à partir de données non réduites, et ce pour conserver la variance réelle des données utilisées.

Afin de définir précisément les principaux groupes d'individus observés sur l'ACP, j'ai dans certains cas couplé cette première analyse à une analyse de classification ascendante hiérarchique (CAH) non supervisée. L'analyse de CAH est ainsi employée pour trier les individus d'après leurs coordonnées sur les axes principaux. C'est la méthode de Ward qui a été utilisée dans ce cas afin de maximiser la variance intergroupes tout en minimisant la variance intragroupes, ce qui au final permet d'obtenir des groupes plus compacts que les autres méthodes de CAH.

III.4.4 Différences entre groupes d'échantillons

Afin d'apprécier les différences observées entre groupes d'échantillons pour une même variable, j'ai eu recours à deux méthodes : le test de Kruskal-Wallis et l'analyse d'ANOVA. Le choix de l'une ou l'autre a été dans chaque cas orienté par le type de jeu de données dont je disposais. L'ensemble de ces analyses a été effectué sous R (version 2.13.0).

J'ai ainsi utilisé l'analyse de Kruskal-Wallis dans les cas où je voulais comparer au minimum trois ou plus groupes d'échantillons dont les effectifs étaient extrêmement petits (jusqu'à deux échantillons). A noter que pour comparer seulement deux groupes d'échantillons à effectifs très réduits, j'ai utilisé un homologue au test de Kruskal-Wallis, à savoir le test de Mann-Whitney. Dans les deux cas, il s'agit de tests de comparaison non paramétriques qui permettent de s'affranchir des lois de distribution normale et d'homoscédasticité (homogénéité des variances), alors impossible à

contraindre sur de tous petits groupes d'échantillons. Puisque le test de Kruskal-Wallis est basé sur la comparaison des médianes des différents groupes, j'ai toujours appuyé mes représentations graphiques associées sur la médiane. Afin d'affiner les résultats du test de Kruskal-Wallis, j'ai appliqué un test de comparaison multiple pour comparer mes groupes deux à deux et préciser pour quelles paires de groupes les différences étaient précisément observés (fonction « `kruskalmc` » du package `pgirmess` disponible sous R).

Par opposition, j'ai utilisé l'analyse d'ANOVA dans les cas où je voulais comparer deux ou plus groupes d'échantillons dont les effectifs étaient plus larges (pas moins de neuf échantillons). Aussi, comme il s'agit d'un test paramétrique, ce dernier ne peut être appliqué que dans les cas où les conditions de normalité et d'homoscédasticité sont vérifiées. Pour palier aux problèmes récurrents de non-normalité ou d'hétéroscédasticité, j'ai presque toujours dû transformer mes données avant analyse. Pour ce faire, j'ai utilisé la fonction de « `rank-transformation` » du package `GenAbel` disponible sous R. Puisque l'analyse d'ANOVA est basée sur la comparaison des moyennes des différents groupes, j'ai systématiquement appuyé mes représentations graphiques associées sur la moyenne. Afin d'affiner les résultats de l'ANOVA, j'ai appliqué le test de HSD de Tukey afin de préciser pour quelles paires de groupes les différences étaient précisément observées (fonction « `TukeyHSD` » disponible sous R).

IV. Résultats et discussion

IV.1 Les assemblages phytolithiques produits par les Poaceae

IV.1.1 Diversité des types

Une diversité remarquable de types phytolithes est produite par les Poaceae, puisque j'ai pu identifier pas moins de 43 types de GSSCs et 16 types de non-GSSCs à l'issue de l'analyse des 98 espèces. Aussi, la totalité des types de GSSCs présentée dans la classification a été observée dans les assemblages de Poaceae. J'ai aussi constaté un certain nombre de disparité entre les assemblages produits par les feuilles et ceux produits par les inflorescences d'une même espèce, en accord avec les précédentes observations de certains auteurs (e. g. Mulholland, 1989).

Tout d'abord, j'ai obtenu 34% d'échantillons stériles (N=15/63) ou pseudo-stériles (N=8/63) en phytolithes suite aux extractions effectuées sur les inflorescences, contre seulement 4% (N=4/98) suite aux extractions effectuées sur les feuilles (Table II-1, p.39). Ainsi, si la présence des phytolithes dans les feuilles est presque systématique, elle ne l'est pas forcément pour les inflorescences.

De plus, j'ai remarqué que les catégories « rondels » et croix sont en moyenne plus représentées dans les assemblages produits par les inflorescences, tandis que les catégories bilobés et polylobés sont en moyenne plus représentées dans les assemblages produits par les feuilles (Figure IV-1, p.76). Plus précisément, les assemblages produits par les feuilles rassemblent une diversité de types plus élevée que celle rencontrée dans les assemblages des inflorescences (58 types de GSSCs et non-GSSCs observés dans un cas, contre 48 types observés dans l'autre). Parmi les GSSCs, quatre types produits par les feuilles n'apparaissent pas dans les inflorescences (types Tra1, Cr8, Poly2 et Poly4), et à l'inverse, un seul type (type S7) n'a été observé que dans les inflorescences de l'espèce *Tragus berteronianus* (Chloridoideae) à hauteur de 16% (sur Σ GSSCs). Le type S7 correspond aux selles à sommet effondré ou « collapsed-saddles », connus pour être largement produits par les représentants de la sous-famille des Bambusoideae (Strömberg, 2003), et plus récemment par des espèces de Chloridoideae d'Afrique de l'est (Barboni and Bremond, 2009). Même si aucune espèce Bambusoideae n'a été identifiée sur les différents sites modernes investigués, je sais que cette sous-famille a été observée au Tchad (parc de Zakouma, sud-est du Tchad) sous les traits de l'espèce *Oxytenanthera abyssinica* (Poilecot, com. pers.). Dès lors, il apparaît une nouvelle fois difficile d'utiliser le type S7 comme marqueur de la sous-famille des Bambusoideae dans le contexte de l'Afrique tropicale (Barboni and Bremond, 2009). Parmi les types de GSSCs uniquement observés dans les feuilles, les types trapézoïdes cubiques Tra1 et polylobés tabulaires Poly2 sont les plus redondants puisqu'ils sont retrouvés chez ~10 à 11% des espèces étudiées, et dans des proportions pouvant atteindre 26% des assemblages. Le type Poly-4, qui correspond aux « trapeziform polylobate » usuellement décrits dans les études environnementales (e.g. Bremond et al., 2008b; Barboni and Bremond, 2009), est produit ici par deux espèces aquatiques de type C₃, *Elytrophorus*

spicatus (Danthonioideae) et *Sacciolepis africana* (Panicoideae), à hauteur respectivement de 8 et 2% des assemblages (sur Σ GSSCs). En Afrique tropicale, les « trapeziform polylobate » apparaissent être de bons marqueurs des espèces en C₃ de hautes altitudes (principalement Pooideae) puisqu'ils apparaissent majoritairement produits par ces dernières (Barboni and Bremond, 2009). Dans les milieux tempérés africains tels que l'Afrique du sud, ces types de GSSCs apparaissent également être de bons marqueurs des graminées en C₃ (principalement Pooideae), cette fois largement distribuées à basses altitudes (Rossouw, 2009). Puisqu'aucune espèce de Pooideae n'a été identifiée sur les sites explorés au Tchad, et que leur aire de distribution en Afrique tropicale semble principalement confinée aux zones d'altitudes, la présence du type Poly4 dans les sols/sédiments peut être interprétée en termes de signal extra-local provenant des milieux d'altitude, ou bien, d'après mes observations, en termes de signal local associé à la présence certains taxons aquatiques.

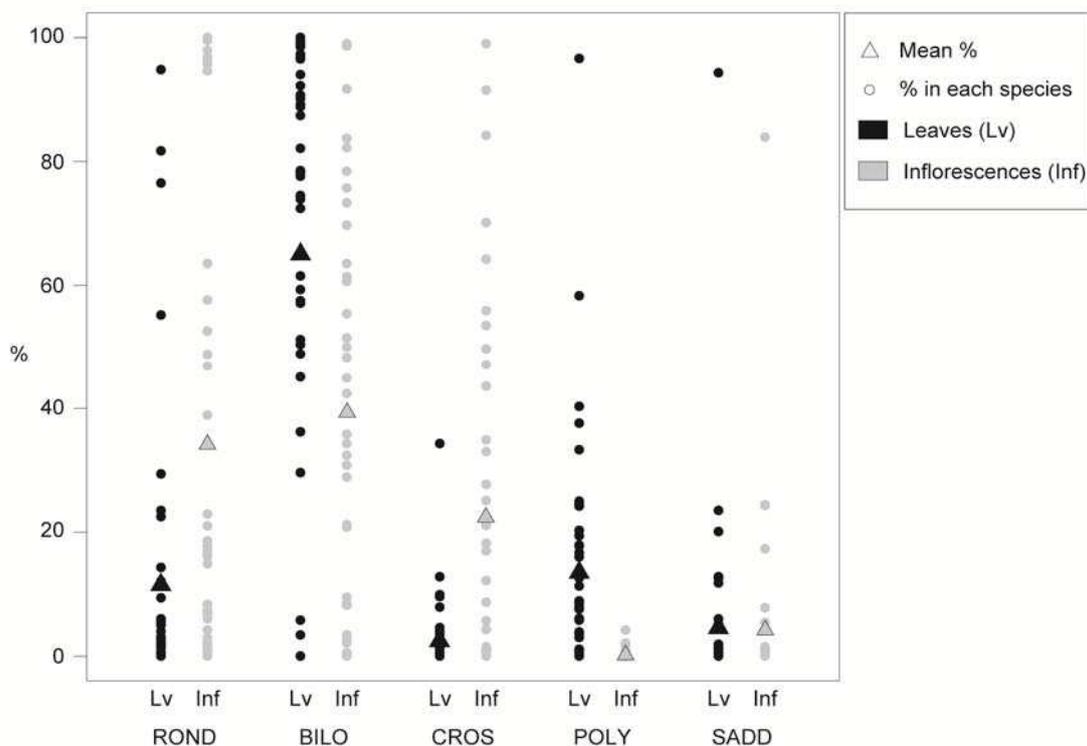


Figure IV-1 Comparison of the GSSC assemblages produced by the leaves and inflorescences of 40 grass species. ROND: rondel and trapeziform cubic types; BILO: bilobate types; CROS: cross types; POLY: polylobate types; SADD: saddle types. Percentages are calculated on the sum of GSSCs. This representation only includes the grass species that produce GSSCs in both leaves and inflorescences. Grass leaves and inflorescences do not exhibit the same pattern of phytolith production. Bilobate and polylobate types are in average more represented in leaf assemblages whereas rondels and cross types are in average more represented in inflorescence assemblages. Moreover, the phytolith diversity is higher in leaves than in inflorescences (58 and 48 phytolith types observed respectively), and almost 34% of inflorescences samples were found sterile to pseudo-sterile in phytoliths against only 4% of leaf samples (see text).

Les types de GSSCs les plus fréquemment rencontrés dans les assemblages de feuilles sont les types de bilobés tabulaires courts à lobes tronqués, arrondis (Bi1,-2), concaves ou encochés (Bi7,-8). Ces derniers sont en effet produits par 46 à 58% des espèces étudiées. Au contraire, les types de GSSCs les moins rencontrés sont les types « rondels » coniques dont la hauteur est $>15\mu\text{m}$ (Ro7), les types « rondels » oblongues (Ro8), les bilobés à section parallélépipédale (Bi10), les croix à symétrie axiale (Cr8), et les polylobés trapézoïdes réguliers (Poly4). Ces types sont produits par moins de 5% des espèces étudiées. Le type oblongue Ro8 de longueur $\geq 15\mu\text{m}$ a notamment été observé chez trois espèces de Panicoideae (*Digitaria gayana*, *Hemarthria altissima*, et *Loudetia annua*) et une espèce de Chloridoideae (*Sporobolus helvolus*). Ce résultat infirme donc l'hypothèse selon laquelle ce type n'apparaissait produit que par la sous-famille des Pooideae (Barboni and Bremond, 2009). Néanmoins, il n'apparaît pas fortuit de suggérer que l'abondance du type Ro8 dans les assemblages de sols/sédiments pourrait être utilisée comme marqueur de cette même sous-famille. En effet, même si ce dernier apparaît ici produit par d'autres sous-familles, son abondance dans les assemblages ne dépasse pas les 2%. Aussi, lorsque j'ai repris les planches élaborées par Rossouw (2009) sur les assemblages de GSSCs produits par les Poaceae sud-africaines, j'ai constaté que le type Ro8 apparaissait largement représenté chez la majorité des tribus de Pooideae (à l'exception peut-être de la tribu des Stipaeae). Le type Ro8 semblait correspondre au type « trapeziform smooth » identifié par Rossouw (2009, p.55). Malheureusement, aucune donnée d'abondance associée au type « trapeziform smooth » seul n'est disponible puisque ce dernier est associé aux types « trapeziform sinuate » et « trapeziform polylobate » dans la catégorie « oblong » utilisée par Rossouw. Des données quantitatives plus précises sur les assemblages de Pooideae permettraient donc de conforter l'abondance présumée du type Ro8 chez la sous-famille des Pooideae.

Par opposition aux feuilles, les types de GSSCs les plus fréquemment rencontrés dans les assemblages d'inflorescences sont les types « rondels » Ro1 et Ro6, les types bilobés tabulaires courts à lobes ronds Bi2, et les types bilobés trapézoïdes Bi11. L'ensemble de ces types est produit par 40 à 60% des espèces étudiées. Le type « rondel » Ro1, notamment, est présent à plus de 77% dans les inflorescences de quatre espèces du genre *Andropogon*, deux espèces du genre *Eragrostis*, et l'espèce *Aristida stipoides*.

Les types de phytolithes non-GSSCs observés uniquement dans les feuilles rassemblent les types aciculaires Aci3, les types blocs Blo-2,-4 et -5, les types allongés El-5, les types stomates Sto1, et les types plaques segmentées Pla9. Les types Blo4 et -5, notamment, sont apparentés à des cellules bulliformes silicifiées, dont l'allure cunéiforme est facilement déterminable dans les assemblages. Outre les Poaceae, les types Blo4,-5 apparaissent aussi produits par les Cyperaceae (IV.2.1.1, p.83). Ces deux derniers types, ainsi que les types stomates Sto1, comptent parmi les types non-GSSCs les plus courants dans les assemblages de feuilles puisqu'ils sont produits par $\sim 30\%$ des espèces analysées, et peuvent atteindre jusqu'à 18% des assemblages (sur Σ phytolithes) (ex. du type Blo5 chez *Bracharia orthostachys*). Cependant, les types non-GSSCs les plus représentés à la fois dans les

feuilles et les inflorescences sont de loin les types allongés à contour lisse ou ornementé EI3, et les types aciculaires lisses Aci1. Ces types sont présents dans respectivement 86% et 73% des assemblages produits par les feuilles, et 76% et 23% des assemblages produits par les inflorescences.

L'ensemble des disparités de production et de composition des assemblages observées entre feuilles et inflorescences conforte l'intérêt de réaliser des extractions séparées entre ces deux types de matériel. Aussi, nous avons choisi par la suite de ne travailler qu'à l'échelle des assemblages produits par les feuilles, pour trois raisons. Tout d'abord, la diversité des phytolithes, et plus précisément des GSSCs produits par les assemblages de feuilles est plus grande que celle produite par les assemblages d'inflorescences. Deuxièmement, dans les feuilles, la représentativité des assemblages de phytolithes est meilleure puisque plus de 95% des espèces investiguées produisent des assemblages statistiquement exploitables, contre seulement 60% dans le cas des inflorescences. Enfin, la majorité des études portant sur le signal taxonomique et/ou environnemental des GSSCs sont basées sur les assemblages produits par les feuilles et non sur ceux produits par les inflorescences (e.g. Gallego and Distel, 2004; Honaine et al., 2006; Fahmy, 2008; Barboni and Bremond, 2009; Rossouw, 2009).

Néanmoins, les sols/sédiments intègrent tous les assemblages, aussi bien ceux produits par les feuilles, que ceux produits par les inflorescences, même si la part de biomasse constituée par ces derniers est moindre. En perspective, il serait par conséquent intéressant d'apprécier le signal environnemental des GSSCs produits par les inflorescences, en utilisant la même démarche que celle optée pour les feuilles (section IV.2, p.83). Cela permettrait de répondre aux questions suivantes : est-ce que les types de GSSCs définis chez les feuilles comme marqueurs d'intérêt pour tracer l'écologie des Poaceae sont retrouvés chez les inflorescences ? Et par conséquent, est-ce que ces nouveaux résultats confortent (ou non) les conclusions émises à partir de l'étude des feuilles ? Quelles implications cela engendrerait-il pour le traçage de l'environnement ?

IV.1.2 Signification écologique des sous-familles/tribus de Poaceae

J'ai cherché à savoir s'il était réellement pertinent, compte-tenu des objectifs de ce mémoire, de travailler à l'échelle des sous-familles/tribus de Poaceae pour améliorer la résolution environnementale des GSSCs. En effet, la plupart des études environnementales menées jusqu'ici en Afrique tropicale ont associé les tendances écologiques générales des sous familles de Poaceae à leur schéma simplifié de production en GSSCs pour interpréter le signal des assemblages de GSSCs retrouvés dans les sols (Alexandre et al., 1997; Barboni et al., 1999; Bremond et al., 2004; Bremond et al., 2008b). Les relations principalement invoquées pour tracer les environnements tropicaux de basse altitude sont les suivantes : les Panicoideae produisent principalement des GSSCs de type lobé (bilobés et croix) et apparaissent majoritairement distribuées dans les environnements tropicaux humides de basses altitudes, tandis que les Chloridoideae produisent principalement des GSSCs de type selle et apparaissent majoritairement distribuées dans les environnements tropicaux secs de basses

altitudes (Twiss, 1992). L'indice d'aridité Iph, qui permet de différencier les grands ensembles climatiques (sahélien et soudanien) retrouvés en Afrique de l'Ouest, est notamment inspiré de ces observations générales (Diester-Haass et al., 1973; Alexandre et al., 1997; Bremond et al., 2004). Même si ce schéma général est juste, il reste limité car il n'intègre pas l'ensemble des sous-familles observées à basses altitudes (e.g. Aristidoideae, Ehrhartoideae), et parce qu'il ne tient pas compte des espèces « exceptionnelles » qui s'écartent du schéma général théorique énoncé précédemment, soit en terme écologique, soit en terme de production en GSSCs.

Notamment, lorsque j'ai examiné le jeu d'espèces de Poaceae dont je disposais, j'ai constaté qu'il n'existait pas de correspondance stricte entre la taxonomie et l'écologie des Poaceae, sauf dans le cas de quelques sous-familles telles que les Aristidoideae qui semblent confinées aux milieux secs (6/6 espèces xérophytiques), et les Ehrhartoideae qui apparaissent confinées aux milieux aquatiques/marécageux (4/4 espèces hydro-/hélophytiques) (Figure IV-2, p.79).

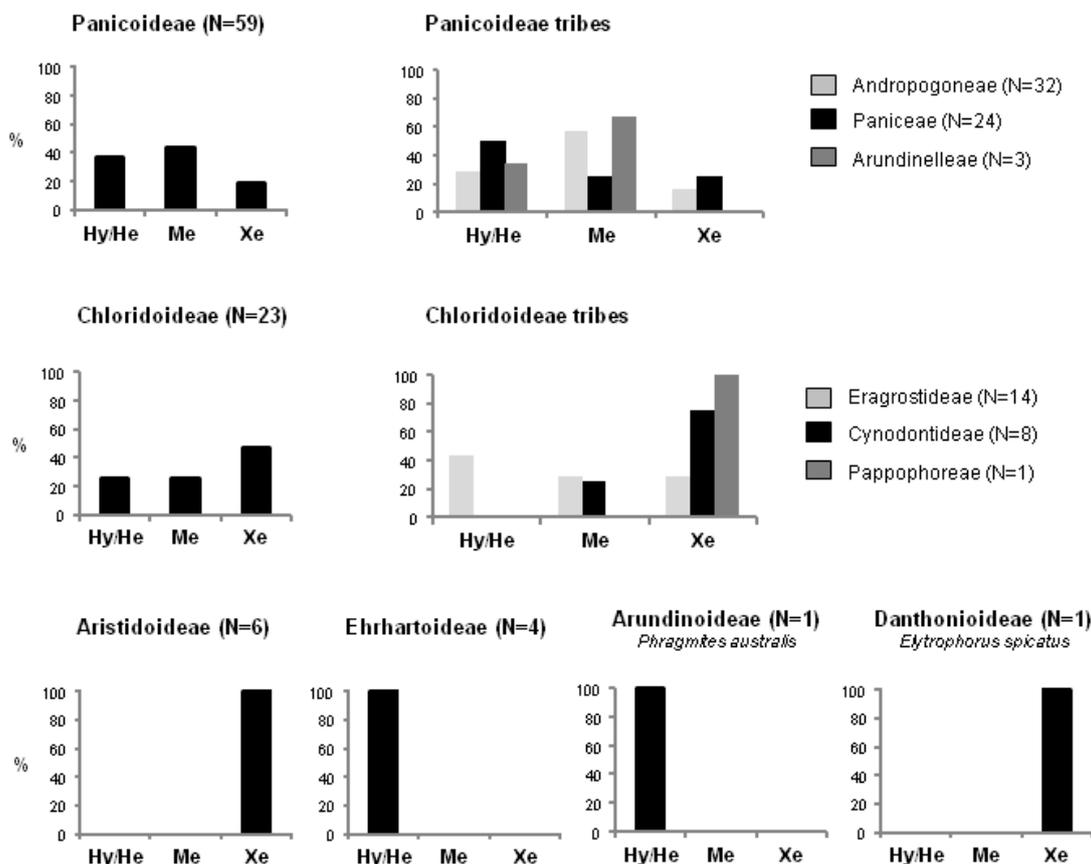


Figure IV-2 Percentages of helophytic/hydrophytic (He/Hy) (aquatic), mesophytic (Me), and xerophytic (Xe) grass species in the different grass subfamilies (and tribes) studied. N: number of species. This representation only includes the 94 grass species yielding phytoliths on their leaves. There is no strict correspondence between the taxonomy and ecology of Poaceae, with the exception of some subfamilies such as Aristidoideae that seem confined to dry environments (6/6 xerophytic species), and Ehrhartoideae that are confined to aquatic environments (4/4 hydro-/helophytic species). This lack of correspondence mostly concerns the Panicoideae and Chloridoideae subfamilies. These subfamilies are largely widespread in tropical African environments of low-elevation (Poilecot, 1999, César and Lebrun, 2003; Schmidt and al., 2011). Moreover, we note that the taxonomy-ecology relationship is not better on the scale of Panicoideae and Chloridoideae tribes.

Ce manque de correspondance stricte entre sous-famille et habitat s'observe principalement chez les deux sous-familles de Poaceae les plus représentées en Afrique subsaharienne, à savoir les Panicoideae et les Chloridoideae (Poilecot, 1999; César and Lebrun, 2003; Schmidt et al., 2011). Ainsi, si la majorité des espèces de Panicoideae étudiées sont à affinité hydro-/hélrophytique ou mésophytique (~81%), une part non négligeable d'espèces est à tendance xérophytique (~19%). Cette hétérogénéité est plus forte encore au sein des Chloridoideae étudiées puisque ~48% des espèces sont à affinité xérophytique, contre ~26% à affinité mésophytique, et 26% à affinité hydro-/hélrophytique. De plus, la relation écologie-taxonomie n'apparaît pas meilleure à l'échelle des tribus de Panicoideae et Chloridoideae. Ainsi, par exemple, la tribu des Andropogoneae étudiée rassemble 28% d'espèces hydrophytiques/ hélrophytiques, 56% d'espèces mésophytiques, et 16% d'espèces xérophytiques.

Parallèlement, lorsque j'ai regardé les productions en « rondels », « bilobés », « croix », « polylobés » et « selles » des espèces de Poaceae en fonction des sous-familles, j'ai constaté qu'un certain nombre d'espèces s'éloignait du schéma général communément admis (Figure IV-3, p.81). Ainsi, même si la grande majorité des espèces de Panicoideae et Ehrhartoideae produisent des bilobés, croix et polylobés en abondance dans leurs feuilles ($\geq 47\%$ sur Σ GSSCs), quatre espèces produisent essentiellement des « rondels » (*Louisellia flutens*, *Andropogon gayanus* var. *tridentatus*, et *Leersia hexendra*) (>52%) ou des selles (*Sorghastrum stipoides*) (~59%). De la même façon, même si la majorité des Aristidoideae (5/6 espèces, toutes du genre *Aristida*) produisent des bilobés en abondance dans leurs feuilles ($\geq 94\%$), une espèce (*Stipagrostis uniplumis*) produit principalement des « rondels » (~86%). Chez les Chloridoideae, le profil de production en GSSCs est très hétérogène, puisque seulement 11/23 espèces produisent des selles en abondance (>61%), tandis que 7/23 et 5/23 espèces produisent principalement des « rondels » (>73%) ou des bilobés (>68%). Notamment, la majorité des espèces du genre *Eragrostis* (5/6 espèces) produisent plus de 73% de « rondels » dans leurs feuilles.

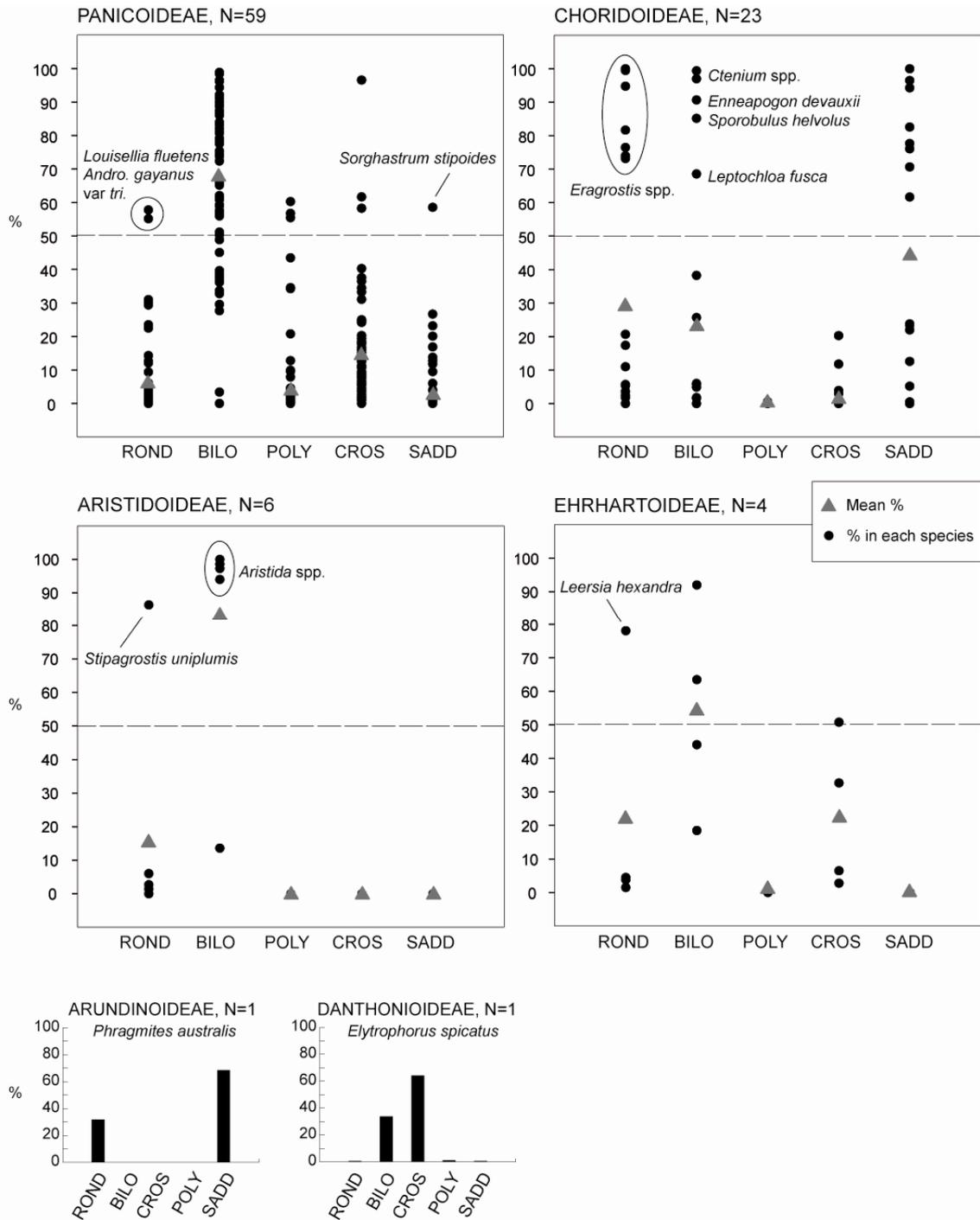


Figure IV-3 Pattern of GSSCs production observed for the different grass subfamilies constituting our dataset (94 leaf assemblages). ROND: “rondel” and trapeziform cubic types; BILO: bilobate types; CROS: cross types; POLY: polylobate types; SADD: saddle types. Percentages are calculated on the sum of GSSCs.

I indicate on the figure species whose phytolith production is unusual compared with the general pattern of GSSC production. I also indicate the *Aristida* spp. because their pattern seems restricted to bilobates.

Even if most of the Panicoideae and Ehrhartoideae species produce bilobate and cross types in their leaf epidermis, three species produce rondels in abundance (>50% and up to ~78% in *Leersia hexandra*), and one species (*Sorghastrum stipoides*) mostly produce saddles. The pattern is heterogeneous for the Chloridoideae subfamily because even if the majority of species (11/23) especially produce saddles in their leaf epidermis (>50%), 7/23 and 5/23 species mostly produce rondels or bilobates respectively. With the exception of *Eragrostis pilosa*, all *Eragrostis* species notably produce more than 73% of rondels in their leaf epidermis. At last, even if most of the Aristidoideae species (*Aristida* spp.) mainly produce bilobate in their leaf epidermis, one species (*Stipagrostis uniplumis*) mostly produce rondels.

Compte-tenu de l'absence de correspondance stricte entre la taxonomie et l'écologie des Poaceae, ainsi que des limites d'application du schéma général de production en GSSCs (sur 94 espèces, ~20% ont un profil de production non conventionnel), j'ai choisi d'utiliser une autre approche que celle associant les sous-familles de Poaceae aux grandes catégories de GSSCs (« rondels », bilobés, croix, polylobés et selles) pour interpréter le signal des assemblages de GSSCs retrouvés dans les sols/sédiments.

L'approche utilisée a consisté à identifier les GSSCs qui étaient directement impliqués dans la discrimination des grands ensembles écologiques de Poaceae (hydro-/hélrophytique ou aquatique, mésophytique, et xérophytique), et ce sans considération de la taxonomie. Pour ce faire, j'ai choisi d'exploiter l'étonnante diversité des GSSCs identifiée dans les assemblages des feuilles de Poaceae (42 types pour 94 espèces analysées). De nombreux auteurs ont en effet souligné l'importance d'utiliser une échelle de résolution morphologique des GSSCs plus fine que celle habituellement utilisée (= catégories générales de GSSCs), et ce notamment dans le but de mieux contraindre leur signification environnemental (et/ou taxonomique) (Lu and Liu, 2003b; Fahmy, 2008; Barboni and Bremond, 2009; Neumann et al., 2009). Aussi, je considère que cette approche est plus adaptée aux objectifs de reconstructions environnementales fixés dans ce mémoire, car elle permet d'éviter les biais d'interprétation dû au manque de correspondance stricte entre l'écologie et la taxonomie des Poaceae, puisqu'elle considère toutes les espèces de Poaceae comme des entités écologiquement distinctes. De mon point de vue, l'utilisation de la taxonomie est plus adaptée pour répondre aux problématiques associées à l'évolution des Poaceae (e.g. Strömberg, 2011), ou aux problématiques archéologiques (e.g. Piperno and Pearsall, 1998; Fahmy, 2008; Yost and Blinnikov, 2011). Par exemple, l'appréciation des relations entre les GSSCs et la taxonomie actuelle est indispensable aux études cherchant à définir l'origine des premiers représentants des taxons graminéens actuels dans le registre fossile ancien (e.g. Prasad et al., 2011), ou bien, à une toute autre échelle, à caractériser les pratiques agricoles, alimentaires, ou culturelles des civilisations passées (e.g. Piperno, 2009; Radomski and Neumann, 2009).

IV.2 Les assemblages phytolithiques retrouvés dans les sols/sédiments modernes

IV.2.1 Permettent-ils de tracer la présence des zones lacustres ?

IV.2.1.1 Travail sur un jeu de données partiel : article publié dans *Review of Palaeobotany and Palynology*

Titre et résumé en français

Le signal phytolithique des environnements aquatiques du Tchad, Afrique Centrale

Novello A., Barboni D., Berti-Equille L., Mazur J.-C., Poilecot P.[†], Vignaud P.

Les milieux aquatiques constituent des entités environnementales tout à fait remarquables pour les paléontologues puisqu'ils sont très souvent impliqués dans la préservation des restes faunistiques passées. En outre, ce type d'environnement apparaît occuper une place importante dans les paléoenvironnements mio-pliocènes du Tchad (cf. Introduction). Aussi, dans le but d'apprécier la présence et l'étendue de ces milieux dans les environnements anciens, nous avons cherché à caractériser leur signal phytolithique dans certains environnements modernes d'Afrique tropicale. Pour ce faire, nous avons analysé le contenu en phytolithes de 46 espèces de Poaceae et Cyperaceae, et 26 échantillons de sols/sédiments modernes. Les échantillons ont été prélevés au Tchad (Afrique Centrale), dans les zones phytogéographiques soudanienne et sahélienne définies par White (1983), au niveau d'entités aquatiques temporaires (mares, savanes marécageuses) et permanentes (Lac Tchad), mais aussi dans différents environnements non-aquatiques (e.g. steppe, savane, forêt claire). Au total, nous avons observé et compté séparément 80 types de phytolithes différents parmi lesquels 38 types de GSSCs. Afin d'améliorer la résolution taxonomique et/ou environnementale des phytolithes retrouvés dans les sols, nous avons évalué leur diversité morphologique et abondance relative chez les espèces végétales étudiées. Dans le cas des Poaceae, nous avons utilisé une analyse de « Test-value » pour identifier les cohortes de types de phytolithes qui possèdent un intérêt dans la caractérisation des espèces aux affinités aquatiques, mésophytiques, et xérophytiques.

Nos résultats indiquent que 1) l'abondance des Cyperaceae dans les zones marécageuses peut être déduite de l'abondance des types de phytolithes blocs et allongés, mais pas des phytolithes spécifiques aux Cyperaceae, autrement appelés « hat-shaped », qui se retrouvent très peu représentés dans les sols/sédiments actuels ; 2) l'abondance des espèces de Poaceae aquatiques peut être déduite de la présence et abondance d'une cohorte de huit types de GSSCs (incluant notamment plusieurs types trapézoïdes parmi les catégories des bilobés, croix, et selles) dont les proportions cumulées sont de 42% en moyenne dans les échantillons associés au Lac Tchad, contre seulement de 23% et 14% dans les échantillons provenant respectivement des zones soudanienne et sahélienne. Si le signal

phytolithique associé aux espèces de Poaceae mésophytiques n'apparaît pas clairement différent entre les zones soudanienne et sahélienne, il l'est au contraire pour les espèces de Poaceae xérophytiques. Ainsi, le signal des espèces xérophytiques est caractérisé par une cohorte de cinq types de GSSCs (incluant notamment trois types de selles tabulaires) dont les proportions cumulées sont de 50% dans les échantillons associés aux environnements sahéliens secs, contre seulement 19% dans les échantillons associés aux environnements soudaniens plus humides.

En conclusion, l'exploitation de la diversité morphologique des GSSCs (à la place des grandes catégories de GSSCs seules) permet une meilleure discrimination de la végétation marécageuse associée à des entités lacustres comme le Lac Tchad. Une telle approche apparaît donc appropriée et utile à la reconstitution des paléoenvironnements mio-pliocènes du Tchad afin d'apprécier la part constituée par l'aquatique dans les différents sites fossiles.



Research paper

Phytolith signal of aquatic plants and soils in Chad, Central Africa

Alice Novello^{a,b,*}, Doris Barboni^b, Laure Berti-Equille^{b,c}, Jean-Charles Mazur^b,
Pierre Poilecot^d, Patrick Vignaud^a

^a IPHEP, Institut International de Paléoprimatologie, Paléontologie Humaine: Evolution et Paléoenvironnements, UMR 7262 CNRS-INEE, Université de Poitiers, UFRSFA, 40 avenue du Recteur Pineau, 86022 Poitiers cedex, France

^b CEREGE, Centre Européen de Recherche et d'Enseignement des Géosciences de l'Environnement, UMR 7330 Aix-Marseille Université – CNRS – IRD, BP80, F-13545 Aix-en-Provence cedex 4, France

^c IRD, Institut de Recherche pour le développement, UMR ESPACE DEV, Maison de la Télédétection, 500 avenue Jean-François Breton, F-34093 Montpellier cedex 5, France

^d CIRAD, Centre de coopération International en Recherche Agronomique pour le Développement, Département ES, UR AGIRs, TA C 22/E, Campus International de Baillarguet, 34398 Montpellier cedex 5, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 10 June 2011

Received in revised form 21 March 2012

Accepted 27 March 2012

Available online 6 April 2012

Keywords:

Poaceae

Cyperaceae

lacustrine environments

Lake Chad

silica

Sub-Saharan

ABSTRACT

To identify the phytolith signal of lacustrine environments, which are prone to preserving faunal remains including hominins, we analyzed the phytolith content of 46 grass and sedge species, and of 26 soil and mud samples. The samples were collected in Chad (Central Africa), in the Sudanian and Sahelian phytogeographical zones, near temporary and permanent water-bodies (including Lake Chad) and in grass-dominated biomes on well-drained soils. Altogether, we observed and counted separately 80 different phytolith types, including 38 grass silica short cells (GSSCs). Phytolith type diversity and relative abundances were analyzed in the botanical specimens to improve the phytolith taxonomic resolution. For the Poaceae, we used a value-test analysis to identify significant cohorts of phytoliths to characterize aquatic, mesophytic, and xerophytic species. Our results show that the abundance of Cyperaceae in swampy areas may be deduced from the combined abundance of blocky and elongate phytolith types, but not by the typical silicified Papillae phytoliths, which were barely found preserved in the soil/mud. The abundance of aquatic Poaceae near water-bodies is inferred from the presence and abundance of a cohort of eight GSSC types (including notably several trapeziform GSSCs within the bilobate, cross, and saddle categories), which averages 42% in the mud samples, but only 23% and 14% in the samples from the Sudanian and Sahelian zones, respectively. The characterization is unclear for mesophytic grasses, but obvious for xerophytic grasses whose abundance in the Sahelian grasslands is inferred from the presence and abundance of a cohort of five GSSC types (mainly tabular saddles), which averages 50% in the soil samples from the arid Sahelian zone, and <19% in the more humid Sudanian and swamp samples. In conclusion, considering the full morphological diversity of grass silica short cell phytoliths (rather than just the broad morphological categories) allows greater discrimination of the aquatic environments. Such approach is therefore required for analyzing vegetation distribution at a local scale.

© 2012 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

Lacustrine and fluvial environments are known to be highly favorable for the preservation of faunal fossil remains, including hominin remains (e.g. Vignaud et al., 2002; WoldeGabriel et al., 2009). In the past two decades, more than 18,000 faunal specimens including fossils of *Sahelanthropus tchadensis*, the earliest hominin known thus far dated (ca 7 Ma) (Brunet et al., 2002; Vignaud et al., 2002; Brunet et al., 2005; Lebatard et al., 2008), and *Australopithecus bahregazali* (ca 3.58 Ma) (Brunet et al., 1995; Brunet et al., 1996; Lebatard et al., 2010), were discovered in the Toros-Menalla and Koro-Toro fossiliferous areas in the northern part of Lake Chad basin. Earlier in the 1960s,

some silicified woody elements were also found at several Mio–Pliocene localities, between 15 and 22°N (Coppens and Koeniguer, 1976). These elements include a liana of extant Caesalpiniaceae, large tree trunks (one up to 17 m long and 60 cm diameter) attributed to Mimosaceae, and other remains attributed to various extant families such as Sapindaceae, Rubiaceae, Moraceae and Tamaricaceae. This paleoflora suggests Sahelian and Sudanian vegetation types and climate sometime during the Mio–Pliocene. Other approaches using for example dental mesowears (Blondel et al., 2010), faunal assemblages (e.g. LeFur et al., 2009; Otero et al., 2010), stable isotopes of teeth-enamel (e.g. Zazzo et al., 2000), or sedimentology (Schuster, 2002) also indicate the presence of mosaic environments from grasslands to woodlands, with the presence of swampy areas in the northern part of Chad basin during the Mio–Pliocene. Recent ongoing sedimentological investigations suggest that it is possible to further improve the Mio–Pliocene paleoenvironmental reconstructions of the Chad basin through the

* Corresponding author at: CEREGE, BP80, F-13545 Aix-en-Provence cedex 4, France. Tel.: +33 4 42 97 17 58; fax: +33 4 42 97 17 40.

E-mail address: alice.novello@univ-poitiers.fr (A. Novello).

investigation of plant phytoliths, which were found abundant and well preserved in many geological levels with fossil vertebrate (Barboni and Novello, unpublished data).

Phytoliths are micro-botanical particles (2–200 µm) produced by many terrestrial plants (Piperno, 2006). They are most distinctive among grasses (Poaceae), some domesticated plants, and several other botanical families (Piperno, 2006). Several modern soil studies in Africa showed that phytolith assemblages are reliable vegetation and climate proxies. For example, the relative abundance of grass silica short cells (Poaceae) versus forest indicator phytoliths (mainly globular silica bodies) are used to estimate the vegetation tree cover at low and mid-elevation (Alexandre et al., 1997; Bremond et al., 2005; Barboni et al., 2007; Bremond et al., 2008b). Phytolith assemblages record other aspects of the vegetation such as the relative abundance of short versus tall grasses, which may be interpreted in terms of annual precipitation and water availability (Bremond et al., 2004). In West Africa, if most studies focused on the potential for phytolith assemblages to characterize vegetation zones and climatic gradients at the regional scale (Alexandre et al., 1997; Bremond et al., 2004, 2005; Barboni et al., 2007; Bremond et al., 2008a, 2008b), recent work in Mali has dealt with the potential of phytolith assemblages to characterize local environments at archeological sites (Neumann et al., 2009). This last approach, which requires advanced morphological discrimination of the phytoliths, exploits the great morphological variability of grass silica short cells and other mono- and dicotyledonous phytoliths to identify environmental parameters or improve taxonomical identification of plants (Fahmy, 2008; Barboni and Bremond, 2009; Mercader et al., 2009; Eichhorn et al., 2010; Mercader et al., 2010).

Considering these two different approaches, we carried out a phytolith study of the aquatic vegetation of present-day Lake Chad, as well as of temporary aquatic grasslands and swamps in Chad. The aim of this study is to determine if it is possible to distinguish aquatic from non-aquatic environments based on the phytolith assemblages preserved in the soils. What is the phytolith signal of the water-loving plants associated with the permanent and temporary water bodies in Chad? Are the phytoliths of these helo- and hydrophytic plants well represented

in the soils? Is the phytolith signal of permanent aquatic environments remarkable despite the phytolith redundancy?

2. Environmental settings

Chad is characterized by a strong south to north gradient of increasing aridity. South of 11°N, mean annual precipitation is >800 mm/yr and dry season is <8 months, while north of 14°N, mean annual precipitation is <200 mm/yr and dry season >9–10 months (Lézine et al., 2009). The precipitation regime strongly influences the diversity of landscapes and the regional distribution of vegetation. In Chad, three main phytogeographical zones are distributed from south to north (White, 1983) (Fig. 1). The humid Sudanian zone is covered by undifferentiated woodlands or woodlands with abundant *Isoberlinia* in the south. This zone is more wooded than the Sahelian zone occurring further north, which is covered by wooded grasslands and deciduous bushlands. Yet, both the Sudanian and the Sahelian zones include large “pockets” of grassland mosaics with *Acacia* wooded grasslands, so-called edaphic grasslands. The Saharan zone, which occurs north of 14°N, is almost devoid of vegetation at low altitude (White, 1983) (Fig. 1). Along the south to north gradient of increasing aridity, the height of grasses decreases from 100 to 200 cm in the Sudanian zone, to less than 50 cm in the Sahelian zone (Schmidt et al., 2011). Our field observations indicate that the Panicoideae grasses dominate in the humid south, and Chloridoideae and Aristidoideae dominate in the arid north.

Present-day Lake Chad occupies a large depression (25,000 km² in the 1960s, but <1500 km² in 2000s) (UNEP, 2004). It is located in the Sahelian phytogeographical zone, at the edge of the Saharan desert and is almost exclusively supplied by the Chari-Logone river system draining the humid tropics (Fontes et al., 1970) (Fig. 1). Precipitation, which is highly variable from one year to the other strongly influences lake level fluctuations (Lemoalle and Hourtal, 1996) and vegetation composition and distribution near the lake (Fotius and Lemoalle, 1976; Gaston and Dulieu, 1976). Vegetation associated to Lake Chad is essentially aquatic with abundant herbaceous species from the Poaceae

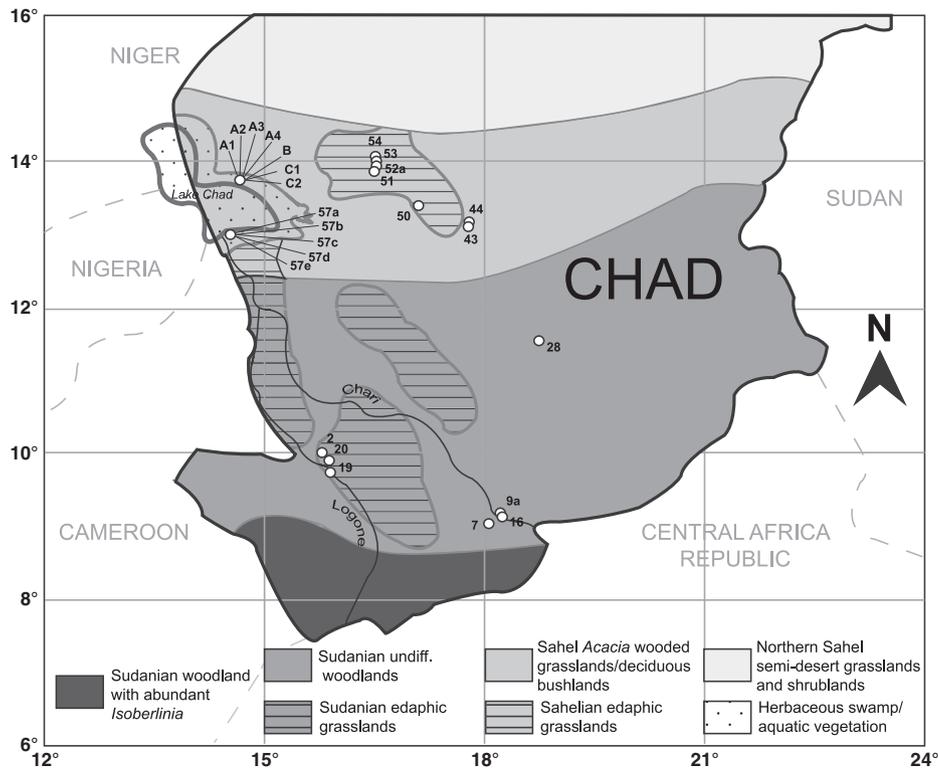


Fig. 1. Location of the soil/mud samples in Chad (Central Africa) and main phytogeographic zones after White (1983).

(essentially the helo- and hydrophytic *Phragmites australis*, *Vossia cuspidata*, *Echinochloa pyramidalis* and *Leersia hexandra*), Cyperaceae (mainly *Cyperus papyrus* and *Cyperus articulatus*) and Typhaceae (*Typha domingensis*) in association with some other aquatics such as the tree *Aeschynomene elaphroxylon* and the Convolvulaceae *Ipomoea aquatica*. Vegetation on the emerged dunes, however, includes various *Acacia* species, the palm *Hyphaene thebaica*, and xerophytic grasses such as *Cenchrus biflorus* and *Panicum turgidum* (Gaston and Dulieu, 1976; Gaston, 1996; Olivry et al., 1996).

3. Material and methods

To identify the phytolith signal of the aquatic plants and vegetation types associated with permanent and temporary water bodies in Central Africa, we analyzed the phytolith content of 26 mud and surface soil samples, and 46 plant samples collected at various locations in Chad between 9°N and 14°N (Table 1, Fig. 1). At Lake Chad location we collected mud samples directly from aquatic swamps and grasslands in the Bol archipelago in the north (samples B, A1 to A4), and near the locality of

Karal in the south (samples 57a to 57e). At Bol, not far from the lake-shore we collected two additional samples on a dune with *Acacias* and *Hyphaene thebaica* (samples C1, C2). Seven other samples were collected in the Sahelian zone, three in temporary swamps (samples 54, 53, 50) and four in *Acacia* wooded grasslands and shrub steppes (samples 52a, 51, 44, 43). We collected another set of seven samples in the Sudanian zone, four in temporary aquatic grasslands (samples 2, 20, 19, 16), and three in tree savannas and woodlands (samples 28, 9a, 7) (Fig. 1).

At each sampling site we made an inventory of the most abundant plants (Table 1), and collected every herbaceous Poaceae and Cyperaceae species that was not already available in the CIRAD herbarium at Montpellier (France). Ten Poaceae and two Cyperaceae species that were not observed in the field, but documented from the Sahelian and Sudanian zones in Chad (César and Lebrun, 2003), were also sampled from the herbarium and included in this study. In total, our dataset includes 46 herbaceous species including eight Cyperaceae, 37 Poaceae, and the Typhaceae *Typha domingensis* (Table 2). Almost half of the dataset is made of hydrophytes (real aquatic plants) and helophytes (marsh plants). Hereafter, helo- and hydrophytes will be referred to as aquatics.

Table 1

Surface soil samples collected in Chad, with species inventories at the sampling sites.

ID	Coordinates	Plant associations/most abundant species	Vegetation physiognomy (Boughey, 1957)
Sahelian edaphic grassland mosaics with <i>Acacia</i> wooded grassland (unit 62)			
54	13°55'18"N, 16°29'00"E, 297 m (a.s.l.)	<i>Acacia nilotica</i> , <i>Cordia sinensis</i> , <i>Blumea cf. adamsii</i> , <i>Cyperus longus</i> , <i>Cyperus difformis</i>	Closed <i>Acacia</i> temporary herb-swamp
53	13°50'46"N, 16°29'25"E, 295 m	<i>Acacia nilotica</i> , <i>Cordia sinensis</i> , <i>Schoenoplectus roylei</i> , <i>Glinus lotoides</i> , <i>Sphenoclea zeylanica</i> , <i>Cyperus difformis</i>	
52a	13°47'31"N, 16°28'40"E, 314 m	<i>Acacia tortilis</i> , <i>Eragrostis tremula</i> , <i>Aristida mutabilis</i> , <i>Panicum turgidum</i> , <i>Cenchrus biflorus</i> , <i>Boerhavia repens</i>	Tree and shrub steppe
51	13°46'34"N, 16°28'30"E, 301 m	<i>Cordia sinensis</i> , <i>Acacia mellifera</i> , <i>Panicum laetum</i> , <i>Dactyloctenium aegyptium</i> , <i>Eragrostis pilosa</i> , <i>Boerhavia repens</i>	Dwarf-shrub steppe
50	13°16'56"N, 16°55'55"E, 305 m	<i>Acacia nilotica</i> , <i>Cyperus longus</i> , <i>Nymphaea lotus</i>	Closed <i>Acacia</i> temporary herb-swamp
Sahel <i>Acacia</i> wooded grasslands and deciduous bushlands (unit 43)			
44	13°03'47"N, 17°44'09"E, 319 m	<i>Calotropis procera</i> , <i>Schoenefeldia gracilis</i> , <i>Schizachyrium exile</i> , <i>Aristida mutabilis</i>	Grass savanna
43	13°01'30"N, 17°43'40"E, 318 m	<i>Indigofera oblongifolia</i> , <i>Schoenefeldia gracilis</i> , <i>Eragrostis tremula</i> , <i>Panicum laetum</i> , <i>Spermacoce radiata</i>	Tree and shrub savanna
Sahelian herbaceous swamp and aquatic vegetation (Lake Chad) (unit 75)			
C1	13°25'51"N, 14°44'03"E, 283 m	<i>Acacia nilotica</i> , <i>Acacia senegalensis</i> , <i>Hyphaene thebaica</i> , <i>Cenchrus biflorus</i> , <i>Dactyloctenium aegyptium</i> , <i>Panicum turgidum</i>	Tree and shrub steppe
C2	13°25'51"N, 14°44'03"E, 283 m		
B	13°26'03"N, 14°44'13"E, 275 m	Lake Chad archipelago (north)	Aquatic grassland and herb swamp
A3	13°25'23"N, 14°44'55"E, 277 m	<i>Aeschynomene elaphroxylon</i> , <i>Ipomoea aquatica</i> , <i>Typha domingensis</i> , <i>Phragmites australis</i> , <i>Vossia cuspidata</i> , <i>Echinochloa pyramidalis</i> , <i>Leersia hexandra</i> , <i>Cyperus articulatus</i> , <i>Cyperus papyrus</i>	
A4	13°25'23"N, 14°44'55"E, 277 m		
A1	13°25'07"N, 14°45'25"E, 269 m		
A2	13°25'07"N, 14°45'25"E, 269 m		
57e	12°56'39"N, 14°35'44"E, 298 m	Lake Chad (south)	
57d	12°55'47"N, 14°36'42"E, 300 m	<i>Aeschynomene elaphroxylon</i> , <i>Ipomoea aquatica</i> , <i>Typha domingensis</i> , <i>Phragmites australis</i> , <i>Vossia cuspidata</i> , <i>Echinochloa pyramidalis</i> , <i>Leersia hexandra</i> , <i>Cyperus articulatus</i>	
57c	12°55'11"N, 14°37'39"E, 299 m		
57b	12°54'49"N, 14°37'45"E, 312 m		
57a	12°54'41"N, 14°37'46"E, ? ^a m		
Sudanian edaphic grassland mosaics with communities of <i>Acacia</i> and broad-leaved trees (unit 63)			
2	9°59'26"N, 15°42'18"E, 360 m	<i>Vetiveria nigriflora</i> , <i>Setaria sphacelata</i> , <i>Panicum fluviicola</i> , <i>Brachiaria jubata</i> ^b , <i>Leersia hexandra</i>	Temporary aquatic grassland
20	9°53'41"N, 15°47'56"E, 355 m	<i>Vetiveria nigriflora</i> , <i>Eragrostis squamata</i> , <i>Brachiaria jubata</i> ^b , <i>Acroceras ampectens</i> , <i>Setaria sphacelata</i>	
19	9°44'03"N, 15°48'43"E, 357 m	<i>Vetiveria nigriflora</i> , <i>Echinochloa pyramidalis</i> , <i>Oryza longistaminata</i> , <i>Panicum fluviicola</i> , <i>Eragrostis squamata</i> , <i>Acroceras ampectens</i> , <i>Brachiaria jubata</i> ^b , <i>Setaria sphacelata</i> , <i>Pycnus macrostachyos</i>	
Sudanian undifferentiated woodlands (unit 29a)			
28	11°31'34"N, 19°10'32"E, 553 m	<i>Anogeissus leiocarpa</i> , <i>Sclerocarya birrea</i> , <i>Balanites aegyptiaca</i> , <i>Hyparrhenia bagirmica</i> , <i>Andropogon gayanus</i>	Tree savanna
9a	9°11'33"N, 18°11'49"E, 367 m	<i>Mitragyna inermis</i> , <i>Daniellia oliveri</i> , <i>Terminalia schimperana</i> , <i>Acacia sieberiana</i> , <i>Combretum collinum</i> , <i>Panicum anabaptistum</i> , <i>Vetiveria nigriflora</i> , <i>Sporobolus cordofanus</i> , <i>Desmodium adscendens</i>	Woodland
16	9°10'50"N, 18°07'59"E, 370 m	<i>Acacia sieberiana</i> , <i>Piliostigma thonningii</i> , <i>Oryza longistaminata</i> , <i>Eragrostis squamata</i> , <i>Setaria sphacelata</i> , <i>Loudetia simplex</i> , <i>Panicum subalbidum</i> , <i>Pycnus macrostachyos</i>	Temporary aquatic grassland
7	9°04'55"N, 18°03'32"E, 434 m	<i>Anogeissus leiocarpa</i> , <i>Khaya senegalensis</i> , <i>Prosopis africana</i> , <i>Cassia obtusifolia</i> , <i>Chamaecrista mimosoide</i> , <i>Digitaria ciliaris</i>	Tree savanna

^a Missing data.

^b Species replaced with *Brachiaria xantholeuca* for phytolith extraction.

Table 2
Plant species collected in Chad or sampled from the CIRAD herbarium (Montpellier, France), along with species photosynthetic pathway and water-requirement. Hy: hydrophytic, He: Helophytic, Me: mesophytic, Xe: xerophytic.

Family and subfamily	Species	C3/C4	Sampling area	Water-Requirement	
Cyperaceae	<i>Cyperus alopecuroides</i> Rottb.	C3	Herbarium specimen no. 42216	Hy	
	<i>Cyperus articulatus</i> L.	C4	13°19'11"N, 14°47'20"E, 274 m	Hy	
	<i>Cyperus difformis</i> L.	C3	11°48'12"N, 15°12'50"E, 318 m	He	
	<i>Cyperus longus</i> L.	C3	13°16'56"N, 16°55'55"E, 305 m	Hy/He	
	<i>Cyperus papyrus</i> ^a L.	C4	13°25'23"N, 14°44'55"E, 277 m	Hy	
	<i>Cyperus pustulatus</i> Vahl	C3	9°13'28"N, 18°07'55"E, 375 m	He	
	<i>Pycnus macrostachyos</i> (Lam.) J. Raynal	C3	Herbarium specimen no. 6394	He	
	<i>Schoenoplectus roylei</i> (Nees) Ovczinn & Czukav.	C3	Herbarium specimen no. 1614	He	
Poaceae	Aristidoideae	<i>Aristida mutabilis</i> Trin. & Rupr.	C4	Herbarium specimen no. 7323	Xe
		<i>Aristida stipoides</i> Lam.	C4	Herbarium specimen no. 3958	Xe
	Arundinoideae	<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin.	C3	13°25'07"N, 14°45'25"E, 269 m	Hy
		Chloridoideae	<i>Chloris pilosa</i> Schumach.	C4	Herbarium specimen no. 4491
	<i>Ctenium elegans</i> Kunth		C4	Herbarium specimen no. 3961	Xe
	<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.		C4	Herbarium specimen no. 5233	Xe
	<i>Dactyloctenium aegyptium</i> (L.) Willd.		C4	Herbarium specimen no. 7114	Xe
	<i>Eragrostis pilosa</i> (L.) P. Beauv.		C4	Herbarium specimen no. 7306	Xe
	<i>Eragrostis squamata</i> (Lam.) Steud.		C4	9°10'50"N, 18°07'59"E, 370 m	He
	<i>Eragrostis tremula</i> Steud.		C4	Herbarium specimen no. 17657	Xe
<i>Schoenefeldia gracilis</i> Kunth	C4		Herbarium specimen no. 7253	Xe	
Ehrhartoideae	<i>Sporobolus cordofanus</i> (Steud.) Coss.	C4	11°31'34"N, 19°10'32"E, 553 m	Me	
	<i>Leersia hexandra</i> Swartz	C3	13°26'02"N, 14°44'E, 271–272 m	Hy	
Panicoideae	<i>Oryza longistaminata</i> A. Chev. & Roehr.	C3	Herbarium specimen no. 6732	Hy/He	
	<i>Acroceras amplexans</i> Stapf	C3	Herbarium specimen no. 7900	He	
	<i>Andropogon gayanus</i> Kunth (var. <i>gayanus</i>)	C4	Herbarium specimen no. 6764	Me	
	<i>Andropogon pseudapricus</i> Stapf	C4	Herbarium specimen no. 7890	Me	
	<i>Brachiaria xantholeuca</i> ^b (Schinz) Stapf	C4	Herbarium specimen no. 7307	Xe	
	<i>Cenchrus biflorus</i> Roxb.	C4	13°25'51"N, 14°44'03"E, 283 m	Xe	
	<i>Digitaria ciliaris</i> ^a (Retz.) Koeler	C4	10°36'27"N, 15°34'00"E, 328 m	Me	
	<i>Diheteropogon amplexans</i> (Nees) Clayton	C4	Herbarium specimen no. 7730	Me	
	<i>Echinochloa pyramidalis</i> (Lam.) Hitchc. & Chase	C4	Herbarium specimen no. 10455	Hy	
	<i>Hyparrhenia bagirmica</i> (Stapf) Stapf	C4	Herbarium specimen no. 7766	Me	
	<i>Hyparrhenia barteri</i> (Hack.) Stapf	C4	9°10'43"N, 17°47'17"E, 439 m	Me	
	<i>Hyperthelia dissoluta</i> (Nees ex Steud.) Clayton	C4	Herbarium specimen no. 42952	Me	
	<i>Loudetia simplex</i> (Nees) Hubb.	C4	Herbarium specimen no. 6757	Me	
	<i>Loudetia togoensis</i> (Pilg.) Hubb.	C4	Herbarium specimen no. 7839	Me	
	<i>Panicum anabaptistum</i> Steud.	C4	Herbarium specimen no. 6039	He	
	<i>Panicum fluviicola</i> Steud.	C4	Herbarium specimen no. 8261	He	
	<i>Panicum laetum</i> Kunth	C4	Herbarium specimen no. 6911	Xe	
	<i>Panicum subalbidum</i> Kunth	C4	Herbarium specimen no. 5811	He	
	<i>Panicum turgidum</i> Forsk.	C4	Herbarium specimen no. 7250	Xe	
	<i>Pennisetum pedicellatum</i> Trin.	C4	Herbarium specimen no. 6533	Me	
<i>Schizachyrium exile</i> ^a (Hochst.) Pilger	C4	Herbarium specimen no. 10747	Xe		
<i>Setaria sphaelata</i> (Schumach.) Moss	C4	Herbarium specimen no. 5802	He		
<i>Vetiveria nigriflora</i> (Benth.) Stapf	C4	Herbarium specimen no. 40837	Hy/He		
<i>Vossia cuspidata</i> (Roxb.) Grill.	C4	Herbarium specimen no. 8354	Hy		
Typhaceae	<i>Typha domingensis</i> ^a Schum. & Thonn	C3	Herbarium specimen no. 13089	Hy	

^a Found totally sterile.

^b Replaces *Brachiaria jubata*.

The two other thirds include mesophytes, that avoid extremes of moisture and drought, and xerophytes, which normally subsist with relatively little moisture (Watson and Dallwitz, 1992 onwards; Poilecot, 1999; César and Lebrun, 2003). In our dataset, several hydrophytes and helophytes among the Cyperaceae and the Poaceae exhibit a C₄ photosynthetic pathway (Watson and Dallwitz, 1992 onwards; Schwartz and Mariotti, 1996) (Table 2). In this study, we consider the Poaceae systematic (subfamilies) based on the molecular phylogenetic analysis by the Grass Phylogeny Working Group (Kellogg, 2001). The modern soil and plant phytolith collection is curated at CEREGE (Aix en Provence, France).

Phytolith extraction from soil and mud samples was done using approximately 10 g of material. Chemical treatment included carbonate dissolution with hydrochloric acid (HCl, 37% overnight), organic matter (OM) oxidation with hydrogen peroxide (H₂O₂ at 33%, at 90 °C), iron removal (with C₆H₅Na₃O₇ and Na₂O₄S₂, H₂O₂), and clay removal by decantation. Finally, densimetric separation with zinc bromide heavy liquid (ZnBr₂) set at d = 2.3 was used to concentrate the silica particles (including phytoliths, diatoms, sponge spicules, etc.). To extract phytoliths from the botanical specimens, we used up to 5 g of thoroughly

washed plant material for the species sampled in the field, but less than 1 g for those sampled in the herbarium. For this study, only leaves were considered. OM was digested by successive nitric/perchloric acid treatments (HNO₃/HClO₄) at 80–90 °C, and completed by digestion with hydrogen peroxide (H₂O₂). We used glycerine as mounting medium to allow the observation of phytoliths in the three dimensions and counting. However, to get good quality photographs of the phytoliths we mounted extra slides with Canada Balsam. Microscopic observations were done at ×400 magnification. We counted a minimum of 400 phytoliths for the soil/mud samples. For some samples, counting was carried out until material was exhausted (Appendix 1). Diatoms and sponge spicules were observed in all sediment samples but not counted. We counted a minimum of 200 phytoliths (including short and long cells) for each plant. However, four specimens were found sterile: *Cyperus papyrus*, *Digitaria ciliaris*, *Schizachyrium exile*, and *Typha domingensis*.

Phytoliths were described and classified according to their 3D morphology, and following the international code of phytolith nomenclature (Madella et al., 2005) (Table 3). We observed and counted separately 38 types of grass silica short cells (GSSCs) (Plate I),

Table 3

Phytolith morphotypes observed in soils (S), Poaceae (POAC) and Cyperaceae (CYPE) specimens from Chad.

Phytolith categories/types and descriptions	Observed in
Grass silica short cells (Poaceae)	
Rondels (conical/cylindrical bodies, with round/oval base, size: \emptyset 8–12 μm (except Ro-8) and $h = 5$ –12 μm (except Ro-7))	
Ro-1 Conical, top truncated, top and base oval	(S), (POAC)
Ro-2 Conical, top keeled/spiked	(S), (POAC)
Ro-3 Conical, top tapering	(S), (POAC)
Ro-4 Cylindric, constricted sides	(S), (POAC)
Ro-5 Cylindric, base and top reniform	(S), (POAC)
Ro-6 Cylindric, base oval, slightly constricted	(S), (POAC)
Ro-7 Cylindric, base/top round/squared with \pm regular outlines ("chimney" or "volcano" bodies), $h = 16$ –20 μm	(S), (POAC)
Ro-8 Oblong, to keeled/truncated, $L \geq 15$ μm	(S)
Trapeziform bodies (six-sided), size: $L = 8$ –10 μm	
Tra-1 Cubic/parallelepipedal bodies	(S), (POAC)
Bilobates (bodies with two lobes connected by a \pm long shank), size: $L = 10$ –25 μm : "short" or $L > 25$ μm : "long", $h \leq 5$ μm : "tabular" or $h > 5$ μm : "trapeziform/parallelepipedal"	
Bi-1 Short, tabular, truncated lobes	(S), (POAC)
Bi-2 Short, tabular, round lobes	(S), (POAC)
Bi-3 Long, tabular, truncated lobes	(S), (POAC)
Bi-4 Long, tabular, round lobes	(S), (POAC)
Bi-5 Long, tabular, concave lobes	(S), (POAC)
Bi-6 Long, tabular, notched lobes	(S), (POAC)
Bi-7 Short, tabular, concave lobes	(S), (POAC)
Bi-8 Short, tabular, notched lobes	(S), (POAC)
Bi-9 Short, tabular, almost equidimensional, round/truncated lobes, missing shank	(S), (POAC)
Bi-10 Parallelepipedal, truncated lobes	(S), (POAC)
Bi-11 Short trapeziform, base bilobate, variable top, $L > h$	(S), (POAC)
Bi-12 Short trapeziform, base constricted in the middle, top squared to vaguely bilobate and slightly concave in side view, bodies with very high trapezoid section, $L \leq h$	(S), (POAC)
Bi-13 Trapeziform, base bilobate with one supplementary lobe, variable top, $L > h$	(S), (POAC)
Bi-14 Trapeziform, base bilobate with \pm concave lobes, variable top, $L > h$	(S), (POAC)
Bi-15 Tabular to parallelepipedal, truncated to round lobes, very long shank (L of shank $> L$ of one lobe) with remarkable swelling	(S), (POAC)
Crosses (equidimensional bodies, 4- or 3-lobed), size: $L = 8$ –12 μm , $h \leq 5$ μm : "tabular" or $h > 5$ μm : "trapeziform"	
Cr-1 Tabular, 3-lobed	(S), (POAC)
Cr-2 Tabular, 4-lobed rounded	(S), (POAC)
Cr-3 Tabular, 4-lobed truncated/angular	(S), (POAC)
Cr-4 Trapeziform, 3-lobed	(S), (POAC)
Cr-5 Trapeziform, 4-lobed, cross top	(S), (POAC)
Cr-6 Trapeziform, 4-lobed, polyhedral/keeled top, $L > h$	(S), (POAC)
Cr-7 Trapeziform, 4-lobed, polyhedral/keeled top ("Eiffel tower"), $L \leq h$	(S), (POAC)
Cr-8 Tabular to parallelepipedal, 4-lobed, loss of axial symmetry, equal opposed lobes	(S), (POAC)
Polylobates (modified bilobates with one to several supplementary lobes on the shank), size: 18–25 μm	
Poly-1 Tabular, 3 to 4 round well-defined lobes	(S), (POAC)
Saddles (bodies with two opposite convex edges and two opposite concave edges in top view, "battles axes with double edges"), size: $L = 8$ –12 μm , $h \leq 5$ μm : "tabular" or $h > 5$ μm : "trapeziform"	
S-1 Tabular, equidimensional convex and concave edges	(S), (POAC)
S-2 Tabular short, convex edges shorter than concave edges	(S), (POAC)
S-3 Tabular long, convex edges longer than concave edges	(S), (POAC)
S-4 Trapeziform equidimensional to long, base oblong, round or vaguely constricted, saddle top, "saddle-rondel" (Strömberg, 2003)	(S), (POAC)
S-5 Trapeziform, base bilobate, top saddle-shaped, "saddle-bilobate" (Strömberg, 2003)	(S), (POAC)
Other phytolith types (non-GSSCs)	
Acicular bodies	
Aci-1 Smooth (50–75 μm)	(S), (POAC), (CYPE)
Aci-2 Smooth, often infilled with black material (40–50 μm)	(S), (POAC)
Aci-3 ^a Smooth, compartmented ("multi-layered trichome" Strömberg, 2003) (30–100 μm)	(S)
Blocky bodies	
Blo-1 Long acicular to oblong, sometimes pinched-point, often infilled with black material (50–75 μm)	(S), (CYPE)
Blo-2 Irregular with non well-defined shape (30–100 μm)	(S), (CYPE)
Blo-3 Parallelepipedal to cubic, granulate (25–100 μm)	(S)
Blo-4 Perfectly cuneiform (bulliform cell) (30–100 μm)	(S), (POAC)
Blo-5 Parallelepipedal with constricted sides, approximately cuneiform (30–100 μm)	(S), (POAC), (CYPE)
Blo-6 Cubic, smooth, often infilled with black material (25–75 μm)	(S)
Blo-7 Parallelepipedal, smooth, often infilled with black material (25–100 μm)	(S), (CYPE)
Blo-8 Parallelepipedal, smooth, crenate margins, often infilled with black material (40–100 μm)	(S), (POAC), (CYPE)
Blo-9 Orbicular to ovate, smooth, slightly curved (10–15 μm)	(S), (CYPE)
Blo-10 Angular, attenuate ends ("sclereid", Neumann et al., 2009; Strömberg, 2003) (45–50 μm)	(S)
Blo-11 ^a Trapeziform ($h = 15$ μm), smooth, long and hexagonal top/base (37 μm)	(CYPE)
Elongate bodies	
El-1 ^a Cylindric, smooth (100–150 μm)	(S)
El-2 Tabular/parallelepipedal bodies, pinched-point (50–75 μm)	(S)
El-3 Tabular/parallelepipedal bodies with smooth, sinuate or echinate margins (50–200 μm)	(S), (POAC), (CYPE)
El-4 Cylindric, laminate, with a median swelling (75–150 μm)	(S)
El-5 ^a Unciform, smooth ("simple solid trichome", Strömberg, 2003)	(S), (POAC)
El-6 Reflexed parallelepipedal, smooth (30–75 μm)	(S), (CYPE)

(continued on next page)

Table 3 (continued)

Phytolith categories/types and descriptions	Observed in
Epidermal silicified structures	
Str-1 ^a Articulated epidermal structure of Cyperaceae-papillae (more than three articulated elements) (100–200 µm)	(S)
Str-2 ^a Articulated epidermal structure of GSSCs (more than three articulated elements) (100–200 µm)	(S)
Sto-1 Silicified stomate (25–50 µm)	(S), (POAC), (CYPE)
Trac-1 Silicified tracheid (50–150 µm)	(S), (POAC), (CYPE)
Globular bodies	
Glo-1 Echininate (Ø 8–17 µm)	(S)
Glo-2 Granulate (Ø 12–17 µm)	(S)
Glo-3 Granulate/tuberculate with small smooth rounded projections and often dark core (Ø 8–15 µm)	(S)
Glo-4 Granulate/tuberculate with a central vacuum (Ø 8–15 µm)	(S)
Glo-5 Psilate (Ø 15–20 µm)	(S), (POAC), (CYPE)
Glo-6 Micro-echinate (Ø 15–20 µm)	(S)
Glo-7 Tuberculate with large smooth rounded projections (Ø 15–20 µm)	(S)
Glo-8 Psilate to sinuate, large and often infilled (30–40 µm)	(S)
Polyhedral bodies	
Pol-1 “Subcylindric, distinctly anisopolar, upper part polygonal prismatic with conical top” (from Eichhorn et al., 2010) (20–30 µm)	(S)
Polyhedral plates	
Pla-1 Irregular articulated pieces, rugulate (“jigsaw”, Strömberg, 2003) (50–75 µm for each piece)	(S)
Pla-2 ^a Rectangular, lacunate (30–40 µm)	(S)
Pla-3 ^a Stellate, psilate (25–30 µm)	(S), (CYPE)
Pla-4 Planar, hexagonal, scorbiculate, cavate in the center (30–35 µm)	(S), (CYPE)
Pla-5 “Sinuous shape, knobby apex, psilate sculpturing, satellites absent = NKXWI” (from Ollendorf, 1992) (15–20 µm)	(S), (CYPE)
Pla-6 “Angular to sub-rounded shape, pointed apex, psilate sculpturing, satellites present = A(R)KXWI” (from Ollendorf, 1992); papillae cell or “hat-shaped” (Piperno, 1988) (10–20 µm)	(S), (CYPE)
Pla-7 ^a “Rounded shape, knobby apex, psilate sculpturing, satellites absent = RPXWI” (from Ollendorf, 1992); papillae cell or “hat-shaped” (Piperno, 1988) (10–15 µm)	(S), (CYPE)
Pla-8 ^a Orbicular, stellate inside (hair base) (Ø 40–60 µm)	(S)
Pla-9 ^a Segmented, psilate (“vertebral column”, Strömberg, 2003) (25–40 µm)	(S), (POAC)
Undefined	
Undescribable phytolith elements, broken or without distinguishable shapes	(S)

^a Not in Plate II.

and 42 non-grass silica short cells (non-GSSCs) (Plate II). Among the GSSCs, we distinguished rondel phytolith types according to their overall shape (circular, cylindrical, oblong), and the shape of their top (keeled, tapering or truncated) (Ro-1 to -8). We found only one type of trapeziform short-cell in the Chad samples (Tra-1). More diversity was observed within the bilobate short cells category, for which we observed and counted separately 15 different types (Bi-1 to -15). Bilobate types were distinguished according their transversal section (tabular, trapeziform, parallelepipedal), the shape of the lobes (truncated, round, concave, notched), and their length. We distinguished cross phytolith types according to their transversal section (tabular, trapeziform), the number of lobes, and the shape of the top (Cr-1 to Cr-8). We observed one type of polylobate (tabular) with three or four lobes (Poly-1). Saddle-shaped phytoliths were distinguished according to their transversal section (tabular, trapeziform), the shape of the base, and the length of the convex edges (S-1 to -5). Among the 42 different types that are non-grass silica short cells (non-GSSCs) (Table 3, Plate II), we distinguished blocky bodies according to their 3-D structure (oblong, cubic, parallelepipedal, cuneiform, orbicular, angular), and their ornamentations (smooth, granulate). Elongate bodies were distinguished according to their transversal section (tabular to parallelepipedal, cylindrical, unciform), and particularities (pinched-point, reflexed, swelling). Globular phytoliths were distinguished according to their ornamentation (e.g. granulate, echinate). Polyhedral bodies (size < 40 µm) include the subcylindric, distinctly anisopolar body with the upper part polygonal prismatic and conical top observed in Commelinaceae species (Eichhorn et al., 2010). Polyhedral plates include the Papillae “hat-shaped” phytoliths observed in Cyperaceae (Ollendorf et al., 1987, 1988; Piperno, 1988; Ollendorf, 1992), and other planar bodies of different shapes (e. g. orbicular, segmented). Finally, we also observed silicified stomata, tracheid bodies, and articulated epidermal silicified structures.

We analyzed the relative abundance of each phytolith type in the Cyperaceae and Poaceae botanical specimens. For the Poaceae, for which the phytolith diversity is the highest, we ran a value-test analysis

(VT) (Lebart et al., 2000) to identify the GSSCs that are statistically the most characteristic for a certain ecological group of grass species. The VT is a criterion used for characterizing a group of observations (here grass species) according to a continuous or categorical variable (here the aquatic, mesophytic, and xerophytic ecological categories). The groups are defined by categories from a discrete variable (GSSC types). The VT analysis compares the values of a descriptive statistic indicator computed on the whole sample, and then computed on a sub-sample related to the group. The value test is calculated as follows,

$$Value\ Test = \mu_g - \mu \frac{\sqrt{\frac{n - n_g}{n - 1} \times \frac{\sigma^2}{n_g}}}{\sigma^2}$$

where μ_g is the mean of the group, μ the mean of the whole dataset, n the size of the group, n_g the size of the whole dataset, and σ^2 the variance (Lebart et al., 2000). We considered that a GSSC type was characteristic of a group of grasses (aquatic, mesophytic, or xerophytic) if the association phytolith-group was exclusive and supported by a significant positive test-value, and if the mean abundance of the phytolith type on the ecological group was > 2% (Appendix 2). We then looked at the abundance of these characteristic cohorts of GSSC types in the soil and mud samples.

We also calculated phytolith ratios such as the D/P ratio of decorated globular phytoliths over GSSCs, which is a measure of the abundance of ligneous indicators versus grasses (Bremond et al., 2008b). The aridity index I_{ph} is the ratio of saddle GSSCs over saddle, bilobate and cross GSSCs (Diester-Haass et al., 1973). It may be used to measure the abundance of C₄ short-grasses (mostly Chloridoideae) over C₄ tall-grasses (mostly Panicoideae) (Bremond et al., 2004). The Fs index is the percentage of silicified bulliform cells over the total phytolith sum that may be used to evaluate grass-water stress (Bremond et al., 2004). The non-parametric test of Mann-Whitney (MW test) was used to detect significant differences in the index mean values between vegetation zones (Sudanian, Sahelian, and Lake Chad).

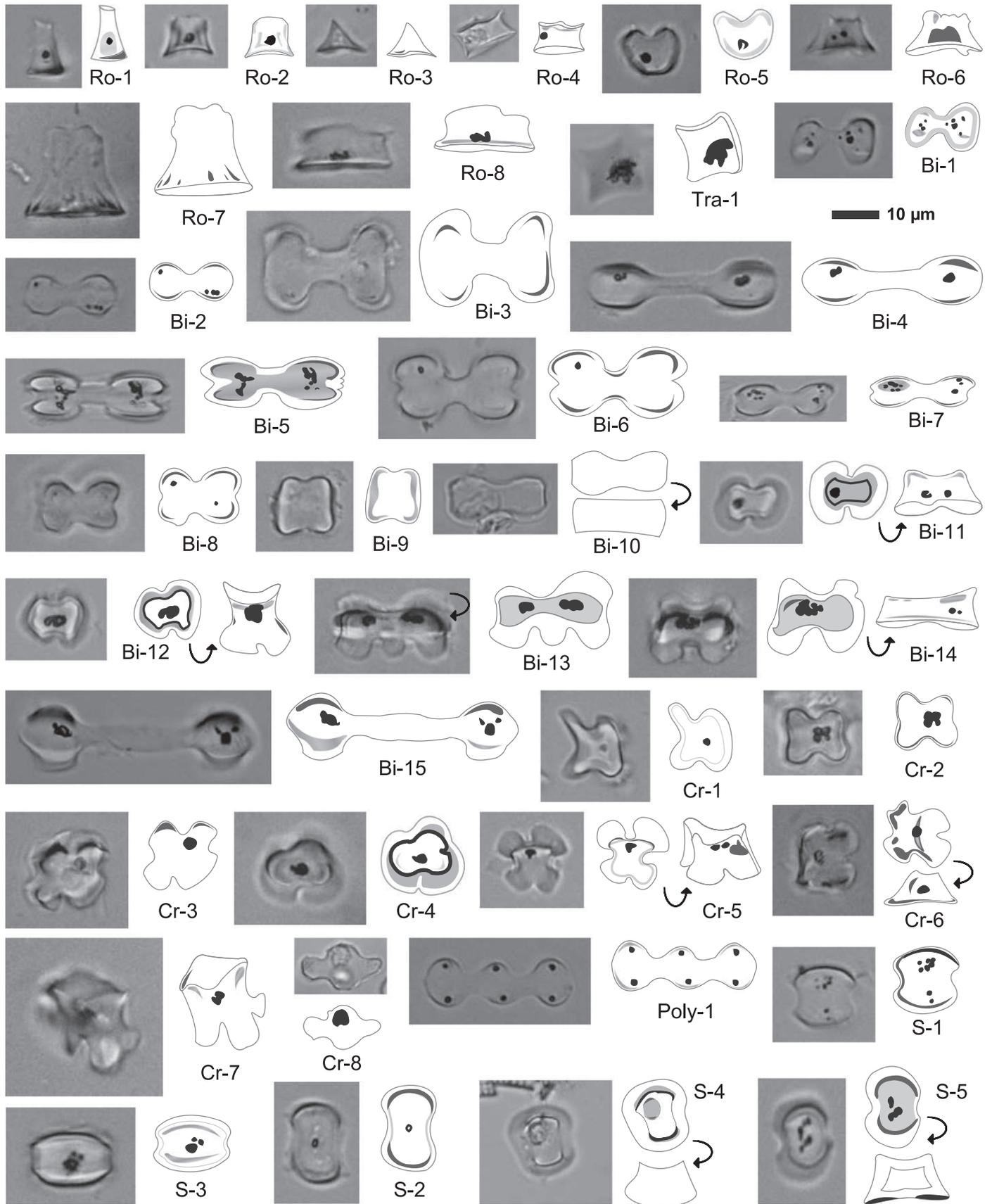


Plate I. Grass silica short cells. Micrographs and drawings of the grass silica short cell types (GSSCs) observed in soils and plant specimens from Chad. See Table 3 for detailed descriptions of the phytolith morphologies. Ro: rondels; Bi: bilobate; Cr: cross; Poly: polylobate; S: saddles.

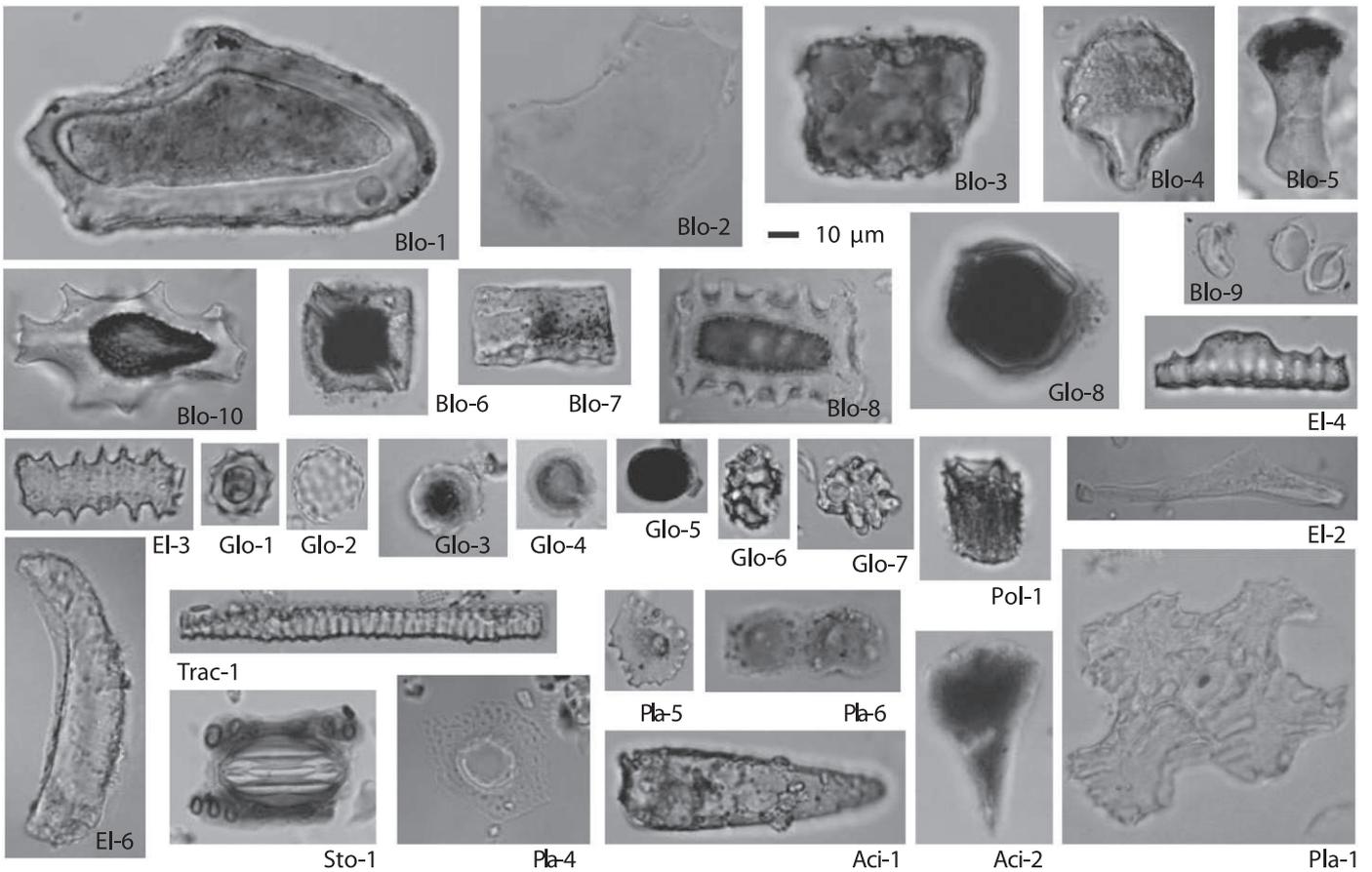


Plate II. Non-grass silica bodies. Micrographs of phytolith types (other than grass silica short cells) observed in soils and plant specimens from Chad. Blo: blocky bodies; EI: elongates; Glo: globular bodies; Pol: polyhedral bodies; Pla: polyhedral plates; Sto: stomata; Trach: tracheid; Aci: acicular bodies.

4. Results

4.1. Phytoliths in the botanical specimens

In the Cyperaceae species, the most represented phytolith types are the elongate tabular with smooth/sinuate edges (EI-3), found in

6 over 7 species, and accounting for up to 37% in some species but absent in *Cyperus difformis*, and the Papillae “hat-shaped” tabular bodies with pointed apex (Pla-6), found in 5 over 7 species, and accounting for 50% to 98% of the total phytolith sum in most species, except *Cyperus articulatus* and *Cyperus alopecuroides* (Fig. 2). *Schoenoplectus roylei* exhibits the greatest diversity of silicified Papillae with three

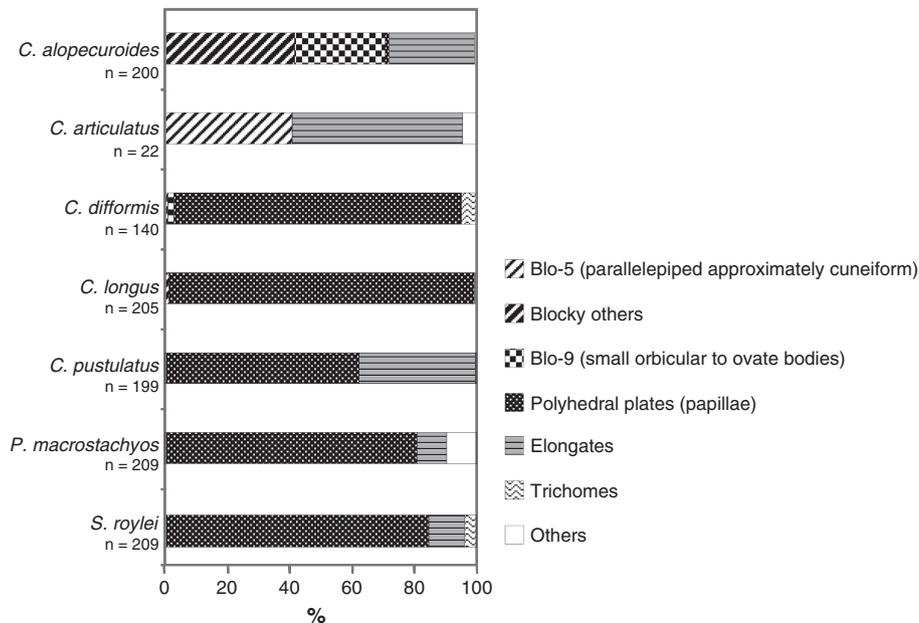


Fig. 2. Relative abundance of phytolith types observed in Cyperaceae.

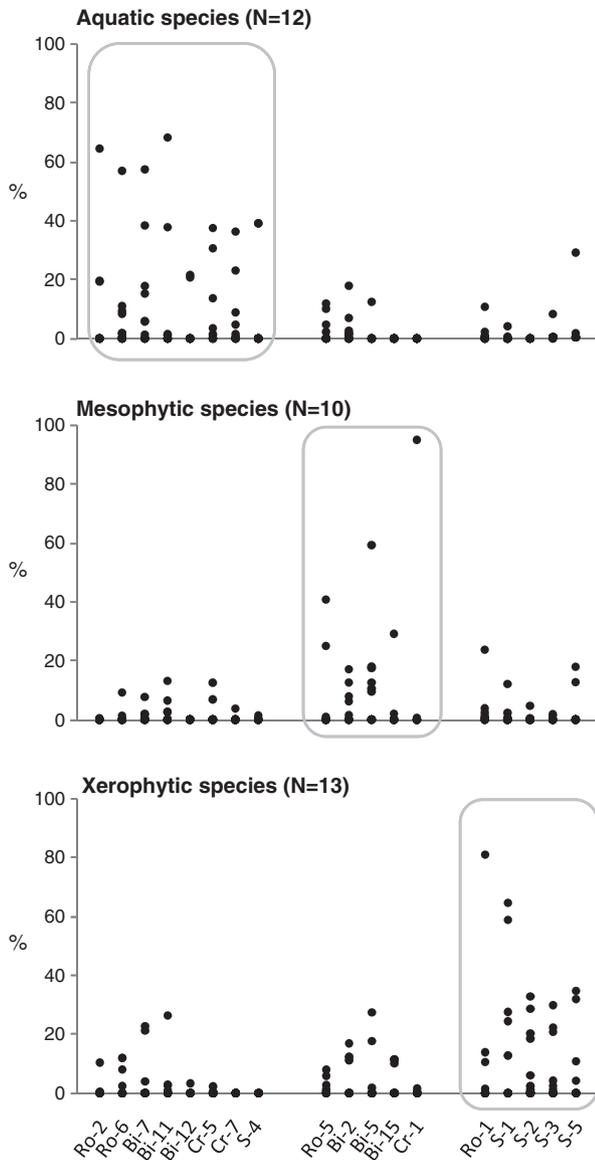


Fig. 3. Cohort of phytolith types (%) identified by the value-test analysis for the aquatic, mesophytic, and xerophytic grass species.

different types present in its leaves (Pla-4, -5, -6 and -7). *Schoenoplectus roylei* also produces globular smooth phytoliths, such as *Pycnus macrostachyos* (Appendix 1). *Cyperus alopecuroides* is the specimen that exhibits the most remarkable phytolith assemblage, with only 27% elongate phytoliths, but 29% blocky bodies with crenate margins (Blo-8), and almost 30% of orbicular smooth bodies (Blo-9), one of the new phytolith types to be attributed to Cyperaceae (Plate II). Four additional phytolith types are also new for Cyperaceae: the large (50–75 μm) acicular to ovoid blocky body (Blo-1), which is often infilled with black material, the reflexed parallelepipedal elongate (El-6), the vaguely cuneiform body (Blo-5) (Plate II), and the polyhedral trapeziform smooth body (Blo-11) (Table 3); Blo-11, however, was only observed once.

In the Poaceae species, silicified short cells (GSSCs) represent 56% to 100% of the silica bodies included in the leaves (Appendix 1). In our dataset, *Echinochloa pyramidalis*, *Pennisetum pedicellatum*, and *Panicum fluviicola* exhibits the highest percentage of long cell phytoliths (acicular and blocky bodies, plus elongates) (25% to 39%). Among the GSSCs, rondels, which occur in 23 out of 35 species, were found most abundant in the Chloridoideae *Eragrostis tremula* (95%), *Eragrostis squamata*

(82%), and *Sporobolus cordofanus* (74%), and in the Ehrhartoideae *Leersia hexandra* (78%); all other grass species had <32% of rondel phytoliths in their epidermis. The most common rondel types are the truncated Ro-1, crescent Ro-5, and truncated with a slightly constricted base Ro-6. The keeled type Ro-2, which occurs in seven grass species, was found most abundant in *L. hexandra* (64%). All rondel phytolith types are $\leq 12 \mu\text{m}$ high, except type Ro-7 (Plate I, Table 3) which was observed only in very low amounts in *P. fluviicola* (Panicoidae) (5% of the GSSC) and *E. tremula* (0.5%). Bilobates, which occur in 30 out of 35 species, were observed in Panicoidae (21/21 sp.), Chloridoideae (5/9 sp.), Aristidoideae (2/2 sp.) and Ehrhartoideae (2/2 sp.). They account for more than 95% of the GSSCs in some Aristidoideae, Panicoidae and Chloridoideae (e.g. *Aristida mutabilis*, *Hyparrhenia barteri*, *Ctenium elegans*). Tabular bilobates with notched, concave, and truncated ends (Bi-8, Bi-7, and Bi-2) are the most common; they occur in 27 over 35 species and may account for more than 50% of the GSSCs in *Oryza longistaminata*, *Acroceras amplexens*, and *E. pyramidalis*. We observed and counted separately several tall trapeziform bilobate types (Bi-11 to -14, height >5–10 μm), which are variants of the *Stipa*-type (Fredlund and Tieszen, 1994). Trapeziform bilobates only occur in some Panicoidae species and in the Aristidoideae *Aristida stipoides*. The greatest percentages of trapeziform bilobates were observed in *Vossia cuspidata*. Two species, *V. cuspidata* and *Vetiveria nigriflora* exclusively produce trapeziform bilobates. Long bilobates (length 26–40 μm , types Bi-3 to -6, and Bi-15) were observed in Panicoidae (10/21 sp.), Aristidoideae (2/2 sp.), and Chloridoideae (2/9 sp.). They account for up to 95% in the Chloridoideae *C. elegans*. Cross phytoliths, which occur in 23 out of 35 species were observed in Panicoidae (20/21 sp.), Ehrhartoideae (2/2 sp.), and Chloridoideae (only *S. cordofanus*). Cross phytoliths are abundant in the Panicoidae *Loudetia simplex* (96%), *V. nigriflora* (62%), and *Panicum subalbidum* (58%). The most common cross types are the tabular type Cr-2 and the trapeziform types Cr-5 to -7. Only trapeziform crosses are found in some Panicoidae such as e.g. *V. nigriflora*, *E. pyramidalis*, and *Panicum turgidum*. Saddle phytoliths, which occur in 18 out of 35 species, were observed in every Chloridoideae species (8/9 sp.), in some Panicoidae (8/21 sp.) and in the Arundinoideae *Phragmites australis*. Saddle phytoliths may account for up to 100% of the GSSC in some Chloridoideae species such as in *Chloris pilosa*, *Dactyloctenium aegyptium*, and *Schoenefeldia gracilis*, and up to 68% in *P. australis*. In *P. australis*, however, we only observed the trapeziform saddles S-4 and S-5 (Plate I, Appendix 1). S-4 may also be called “saddle-topped short trapezoid” (Ollendorf et al., 1988), “plateaued-saddle” (Piperno and Pearsall, 1998) or “saddle-rondel” (Strömberg, 2003), whereas S-5 is equivalent to “saddle-dumbbell” (Strömberg, 2003).

In the Poaceae, silicified long cells (non-GSSCs) such as the tabular elongate bodies (El-3) and acicular hair cells (Aci-1 and -3) were found in most species (up to 31% in *Pennisetum pedicellatum*). Silicified bulliform cells (types Blo-4 and Blo-5) were found in 19/35 species, in low percentages (<14%). The parallelepipedal blocky type with crenate margins Blo-9, which we observed in Cyperaceae, was also observed in nine Poaceae species at <8%. Other non-GSSC types, such as a globular smooth phytolith (Glo-5), stomata (Sto-1), and tracheid silicified elements (Trac-1) were also observed, but in very low proportions (<3%) (Appendix 1).

4.2. Phytolith cohorts for aquatic, mesophytic, and xerophytic grasses

The VT analysis performed on our plant dataset has identified 18 types of GSSCs (out of 38) that preferentially occur in aquatic, mesophytic, and xerophytic Poaceae species (Appendix 2, Fig. 3). It is the cohort of phytolith types (rather than individual types) that is identified as characteristic for the habitat-specific grasses included in our dataset. The cohort of GSSCs associated to the aquatic grasses includes rondel phytoliths (Ro-2, Ro-6), a tabular bilobate with concave ends

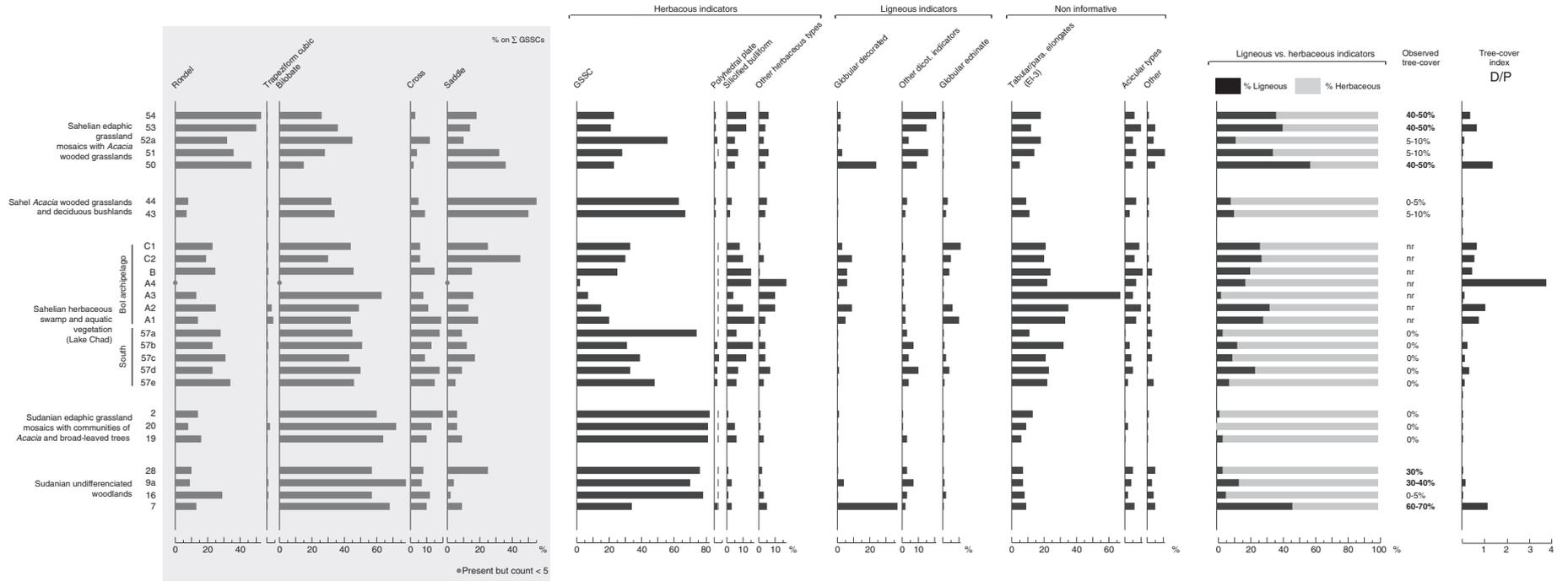


Fig. 4. Phytolith percent diagram of mud/surface soil samples from Chad.

Phytolith indices

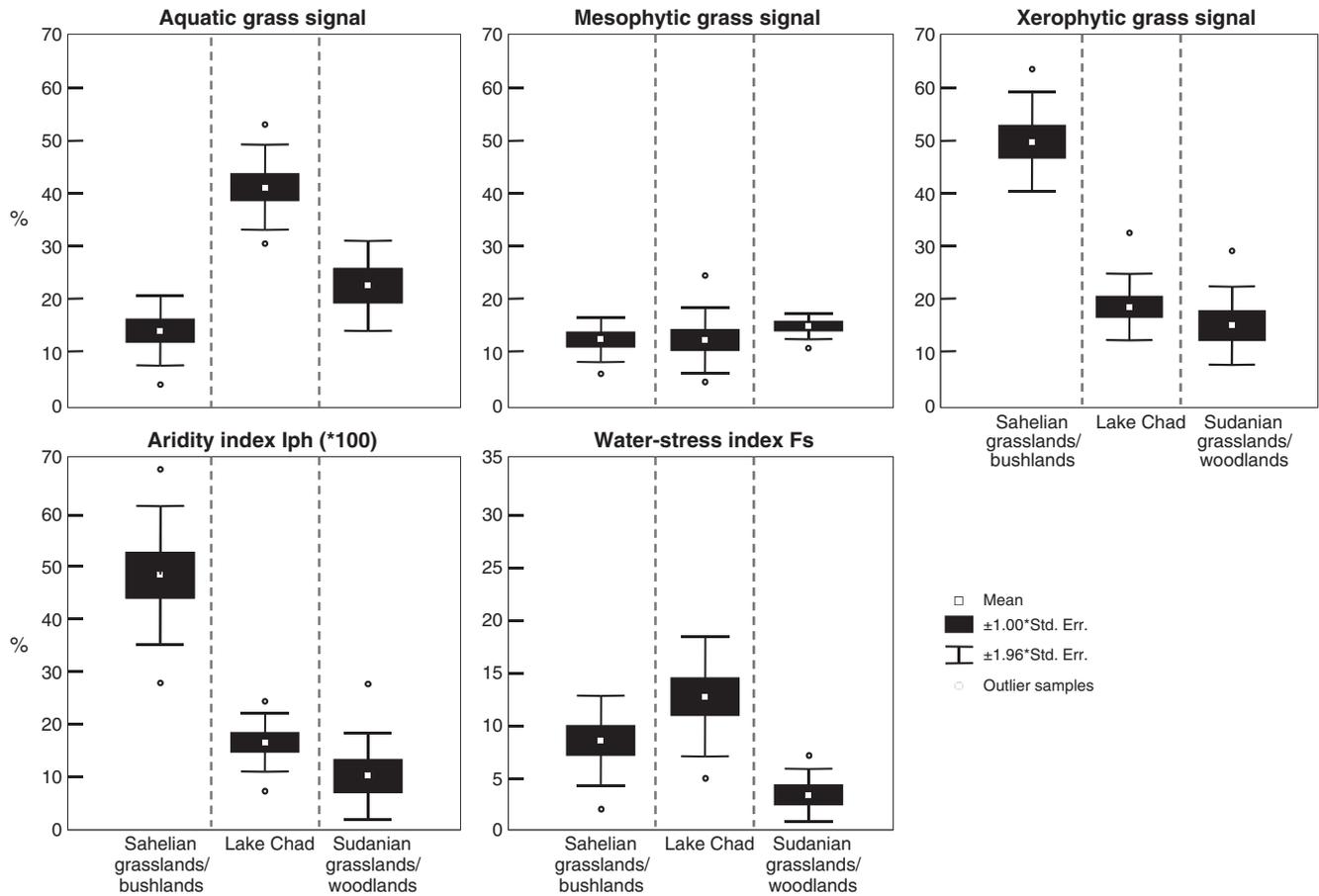


Fig. 5. Comparison between the “aquatic”, “mesophytic”, and “xerophytic” grass signals (%), aridity index (Iph, %) and water stress index (Fs, %) calculated for the mud/surface soil samples from the Sahelian and Sudanian Chadian regions, as well as from Lake Chad. Descriptive statistics as mean values for phytolith indices, standard error of the mean (SE), and 95% confidence interval ($1.96 \pm \text{SE}$) are given.

(Bi-7), trapeziform bilobates (Bi-11, Bi-12), trapeziform crosses (Cr-5, Cr-7), and a trapeziform saddle (S-4). A cohort of five GSSCs was identified as characteristic for mesophytic grasses. It includes the crescent rondel (Ro-5), a short tabular bilobate (Bi-2), long tabular bilobates (Bi-5, Bi-15), and the tabular 3-lobed cross (Cr-1). The cohort of GSSCs associated to the xerophytic grasses includes a rondel type (Ro-1), the tabular saddles (S-1, -2, and -3), and a trapeziform saddle (S-5).

4.3. Taxonomic attributions of the phytolith types in the surface soils and mud samples

We made taxonomical attributions of the phytoliths observed in the soil and mud samples based on observations of our own plant material (Table 2) and the literature. In these surface samples we observed 80 different phytolith types, among which 57 are attributed to herbaceous taxa, 10 to ligneous plants (including palms), and 13 others that we believe are non informative (Fig. 4, Appendix 1). The herbaceous indicator category includes isolated GSSCs plus articulated epidermal structure (Str-2) strictly produced by Poaceae (Twiss et al., 1969; Mulholland, 1989; Mulholland and Rapp, 1992), as well as different blocky types including the silicified cuneiform (Blo-4) and parallelepiped (Blo-5) bulliform cells (Twiss et al., 1969; Kondo et al., 1994). The herbaceous category also includes various blocky (Blo-1, -8, -9 and -11), and elongate (El-6) that we observed in some Poaceae and Cyperaceae species (Appendix 1), the isolated and articulated silicified Papillae from Cyperaceae (Pla-4, -5, -6, -7,

Str-1), a Commelinaceae-type phytolith (Pol-1) (Eichhorn et al., 2010), a globular body type (Glo-6) associated to Marantaceae/Costaceae (Runge, 1999; Strömberg, 2003), and other silica bodies previously described in herbaceous species (El-4, Pla-2, -3, -9) (Runge, 1999; Ball, 2002; Strömberg, 2003; Thorn, 2004; Mercader et al., 2009). The ligneous indicator category includes six decorated globular types (Glo-1, -2, -3, -4, -7, -8) (Scurfield et al., 1974; Piperno, 1988; Kondo et al., 1994; Mercader et al., 2009; Neumann et al., 2009) and some blocky and elongate bodies (Blo-3, -10, El-1, -2) (Runge, 1999; Strömberg, 2003; Mercader et al., 2009). The non-informative category includes silica bodies with various morphologies such as elongates (El-3) (Ball, 2002; Strömberg, 2003; Wallis, 2003), acicular hair cells (Aci-1, -2, -3) (Palmer et al., 1985; Piperno, 1988; Strömberg, 2003; Mercader et al., 2009), globular smooth phytoliths (Glo-5) (Ellis, 1979; Piperno, 1988; Kondo et al., 1994; Strömberg, 2003; Mercader et al., 2009), and other types with uncertain or imprecise assignation (Blo-2, Blo-6, Blo-7, El-5, Sto-1, Trac-1, Pla-1, Pla-8) (Strömberg, 2003; Mercader et al., 2009).

4.4. The phytolith signal of vegetation in the surface soils and mud samples

The general physiognomy of the grass-dominated vegetation we sampled in Chad is well reproduced by the relative abundance of herbaceous and ligneous indicator phytoliths in the soils. Indeed, the abundance of ligneous indicator phytoliths rarely exceeds 30% in the 26 surface soil samples, and D/P values are generally < 1 in agreement with the scarcity of trees and shrubs observed at the sampling sites

(Fig. 4). In four samples (50, 7, A2, A4), however, the decorated globular phytoliths (associated to ligneous dicots) account for more than 10% and D/P is > 1 . In samples 50 and 7, the high D/P values ($D/P > 1$) and relatively high percentages of ligneous indicators (46–57%) are in agreement with the locally dense observed tree cover, which was of 40–50% at the sampling site 50 (a closed-*Acacia* temporary swamp in the Sahelian zone), and of 60–70% at the sampling site 7 (a dense woodland from the Sudanian zone). In sample A4 from the Lake Chad Bol archipelago, the unrealistically high D/P index of 3.75 is most likely biased by the little number of GSSCs and globular phytoliths (20 in total) that could be counted in this sediment rich in non-informative, mainly elongate phytoliths (Appendix 1).

Differences in the grass composition of the vegetation that exists between the arid Sahelian zone ($> 13^{\circ}\text{N}$) and the humid Sudanian zone ($< 10^{\circ}\text{N}$) is expressed by differences in the phytolith assemblages, notably by the GSSCs. Values of phytolith indices Iph and Fs increase along the S–N latitudinal gradient of increasing aridity (Fig. 4). Mean Fs index, which is of 3% for the Sudanian zone, is of 7% for the Sahelian samples. Mean Iph index, which is of 10% for the Sudanian zone, is up to 49% for the Sahelian zone (Fig. 5). These differences between the Sudanian and Sahelian regions (Lake excluded) are significant (test Mann–Whitney, $p < 0.05$).

The swamp and aquatic vegetations sampled in Chad also exhibit different phytolith signals than the vegetations sampled on well-drained soils. The most obvious difference is made by the cohort of GSSCs characteristic for aquatic grasses (Fig. 5), which is significantly more abundant (42% in average) in the Lake Chad samples, than in the Sudanian (ca 23%) and in the Sahelian (ca 14%) samples (test Mann–Whitney, $p < 0.05$), in agreement with the abundance of helo- and hydrophytic grasses at this permanent water-body. Papillae-cells produced by sedges are poorly represented in the soils, where they account for $< 3\%$ even in the Cyperaceae rich-environments of Lake Chad and of other swampy areas in the Sahelian zone (Fig. 4). The mud samples from these Cyperaceae-rich environments were found rich in elongate phytoliths (10–69%) and in silicified bulliform cells (4–16%) (Fig. 4), and relatively poor in GSSCs (2–48%, sample 57a excluded) compared to the samples from the well-drained soils that we sampled in the Sudanian and Sahelian zones ($> 30\%$ to 78%).

The cohorts of GSSCs that we identified using the value-test analysis help to discriminate the aquatic vegetation from the non-aquatic vegetation, and improve the discrimination between the xerophytic-rich Sahelian grasslands and the Sudanian vegetation mosaics and woodlands. Indeed, the abundance of the cohort of phytoliths for xerophytic grasses averages 50% in Sahelian samples, whereas it does not exceed 19% on average in Sudanian and aquatic samples. The cohort identified as characteristic of mesophytic grasses, however, brings little discrimination between the Sudanian, Sahelian, and aquatic zones (Fig. 5). Indeed, the abundance of the cohort of phytoliths for mesophytic grasses averages 15% in all three vegetation zones.

5. Discussion

Our study provides new quantitative phytolith data for seven Cyperaceae species, which confirm the general pattern of phytolith production. We found that most Cyperaceae (5/7 species) produce “hat-shaped” Papillae phytoliths in abundance (Fig. 2), in agreement with previous studies (Ollendorf et al., 1987; Ollendorf, 1992; Bamford et al., 2006). Two species, *Cyperus alopecuroides* and *Cyperus articulatus*, however, mainly produce blocky and elongate silica bodies (Fig. 2). Among the blocky and elongate phytolith types that we observed in the Cyperaceae, only the orbicular smooth Blo-9 type (Plate II) has not been observed elsewhere to our knowledge. Like the elongate phytoliths that are ubiquitous to many plant taxa (Strömberg, 2003), most blocky types found in our botanical specimens of Cyperaceae were also observed in non-Cyperaceae taxa. Type Blo-1, a long (50–75 μm) acicular to oblong silica body, often infilled with black (organic?) material, was observed in the herbaceous

Amaranthaceae *Celosia* spp. (Mercader et al., 2009; Fig. 5a). Types Blo-5 and Blo-8 (Plate II) were observed in several Cyperus species (this study and Ball, 2002), but also in 17 species of Poaceae included in our dataset (Appendix 1). Similarly, the parallelepipedal blocky type Blo-7 (Plate II) that we observed in *C. alopecuroides*, *Cyperus difformis*, and *Schoenoplectus roylei* (Appendix 1), was also observed in some woody species of the Clusiaceae, Ebenaceae, and Fabaceae families (Mercader et al., 2009; Fig. 5). In the mud samples associated to the Cyperaceae rich-environments (corresponding to the temporary Sahelian swamps and Lake Chad) we observed that “hat-shaped” Papillae type phytoliths, typical for Cyperaceae account for $< 3\%$ of the total phytolith sum, even where Cyperaceae constitute mono-specific stands. In agreement with previous observations, Papillae phytoliths are poorly preserved in soils (Alexandre et al., 1997; Barboni et al., 1999; Albert et al., 2006; Finne et al., 2010). Our study shows, however, that on the contrary, blocky and elongate phytolith types may account for up to 87% of the total phytolith sum in mud samples associated to the Cyperaceae rich-environments, whereas their abundance is $< 31\%$ in most samples from well-drained areas. It is worth noting that the phytolith assemblages of Cyperaceae-rich sites exhibit high percentages of elongate and blocky phytoliths, and relatively low percentages of grass silica short cells (Fig. 4). Yet, inferring the presence of Cyperaceae by the absence of evidence is hazardous. Tracing the presence of Cyperaceae in the paleoenvironments is therefore difficult.

Our study also provides new quantitative phytolith data for 35 Poaceae species including two Aristidoideae, one Arundinoideae, nine Chloridoideae, two Ehrhartoideae, and 21 Panicoideae species. Among these, *Phragmites australis* (Arundinoideae), *Cynodon dactylon* and *Dactyloctenium aegyptium* (Chloridoideae), *Leersia hexandra* and *Oryza longistaminata* (Ehrhartoideae), *Acroceras amplexens*, *Brachiaria xantholeuca*, *Cenchrus biflorus*, *Panicum anabaptistum*, *Panicum laetum*, *Panicum subalbidum*, *Pennisetum pedicellatum*, and *Setaria sphacelata* (Panicoideae) have already been studied (Piperno and Pearsall, 1998; Lu and Liu, 2003; Fahmy, 2008; Barboni and Bremond, 2009; Rossouw, 2009; Mercader et al., 2010). Quantitative and qualitative data are available for all these species (Lu and Liu, 2003; Fahmy, 2008; Barboni and Bremond, 2009; Rossouw, 2009; Mercader et al., 2010), except for *D. aegyptium* for which only semi-quantitative data are available (Piperno and Pearsall, 1998). However, the comparisons with our results are sometimes limited because descriptions and classifications of the phytolith types vary from one author to another and are more or less precise. For example, the “bilobate variant 2” category of Rossouw (2009, p. 52) includes several types of bilobates, as well as the tabular cross-shaped phytolith Cr-2 that we distinguished. The comparison is also limited with Fahmy's (2008) study, which exclusively focused on the lobate phytoliths produced by West African species of the Paniceae tribe. Fahmy's (2008) approach, however, allows some morphometric comparisons. For example, our results confirm that *C. biflorus* produces long bilobates ($> 25 \mu\text{m}$); *A. amplexens* and *Panicum* spp. only produce short bilobates ($\leq 25 \mu\text{m}$); *Brachiaria*, *Panicum*, *Pennisetum* and *Setaria* genera produce types Bi-13 and Poly-1 (Table 3, Plate I), so-called “nodular and polylobate” (Fahmy, 2008). We believe, however, that Bi-13 and Poly-1 types cannot be used together on an assemblage as exclusive markers of genera *Brachiaria*, *Panicum*, *Pennisetum* and *Setaria* as suggested (Fahmy, 2008), because we found that such types can also be produced in small amounts by *A. amplexens*, *Hyparrhenia barteri* and *L. hexandra*. Although Fahmy (2008) found that *B. xantholeuca* and *P. pedicellatum* produce bilobates with size $< 20 \mu\text{m}$ and $< 24 \mu\text{m}$, we found that the same species also produce large amounts of $> 25 \mu\text{m}$ -long bilobates (types Bi-4, -5, Plate I) (respectively 24% and 56% of the total GSSC sum). Such intra-specific variation of the bilobate size could be the result of different stages of maturity of the grass individuals, since silica accumulates in the plants from its early stage of development until its death (Sangster and Parry, 1969; Motoruma et al., 2006).

In general, our results confirm the broad pattern of phytolith production for Poaceae (Twiss et al., 1969). Poaceae produce in their epidermis a majority of GSSCs, whose diversity is impressive and difficult

to interpret (e.g. Rovner, 1971). Panicoideae and Aristidoideae species abundantly produce lobate phytoliths in their leaf epidermis, whereas most of Chloridoideae species and *Phragmites australis* (Arundinoideae) abundantly produce saddle phytoliths. Rondels are found to be very redundant in our whole grass dataset. They occur in all the grass subfamilies we studied. Large numbers of rondels (up to 95%) were observed in the genera *Eragrostis* and *Sporobolus* (Chloridoideae) in agreement with previous studies (Bamford et al., 2006; Barboni and Bremond, 2009; Mercader et al., 2010). It was surprising, however, to find up to 78% of rondels in *Leersia hexandra* (Ehrhartoideae) (Appendix 1), while previous studies mention only bilobates in this species (Barboni and Bremond, 2009; Rossouw, 2009). We found that *P. australis* produces both saddle and rondel phytoliths, in agreement with a previous study of coastal environments in southeastern USA (Lu and Liu, 2003), while some authors only observed saddles (Piperno and Pearsall, 1998; Mercader et al., 2010). Lu and Liu (2003) found that the most common rondel types produced by *P. australis* are the “two-horned towers” whereas “flat towers” rarely occur. In comparison, we found mainly conical keeled (Ro-2) and cylindrical reniform rondels (Ro-5) in our specimen of *P. australis* (Plate I, Appendix 1). Yet, all authors agree with the fact that *P. australis* abundantly produces “saddle-rondel” types (S-4). In the specimen we studied, “saddle-rondel” (S-4, Table 3) accounts for ca 39% in the total phytolith assemblage. Despite that, it would be incorrect to consider the “saddle-rondel” type as diagnostic to *P. australis* because it also occurs in small amounts (2%) in the mesophytic species *Sporobolus cordofanus* (Chloridoideae). However, our results show that the co-occurrence of the “saddle-rondel” type (S-4) with other specific types such as the conical rondels Ro-2 and Ro-6, the short-tabular bilobate Bi-7, the short-trapeziform bilobates Bi-11 and -12, and the trapeziform crosses Cr-5 and -7, indicates aquatic environments (Figs. 3 and 5).

All GSSC types that we found present in mud/soil samples from Chad, were also found present in the grass species we studied, except the rondel type Ro-8 (Plate I) with diameter $\geq 15 \mu\text{m}$. Type Ro-8 was observed in 5/7 samples from the Sahelian region, 2/12 samples associated to the Lake Chad, and 2/7 samples from the Sudanian region. Large diameter rondels, such as Ro-8, occur in Pooideae grasses (Barboni and Bremond, 2009; Rossouw, 2009) of the temperate domain (Livingstone and Clayton, 1980). Pooideae are absent from low-altitude regions of Chad, but present in the northern Tibesti (Qu  zel, 1965) and the Adamawa Mountains in Cameroon (Letouzey, 1968). Phytolith input from extra-local vegetations in Lake Chad is possible through the Chari-Logone river system, which is the main supplier of current Lake Chad. These two rivers drain the humid tropics from the Central African Republic and the Adamawa Mountains in northern Cameroon (Fontes et al., 1970). Extra-local input from the northern mountains to the Sahelian and Sudanian regions is also possible by strong winds of Harmattan, which sweep Central and West Africa from the Sahara desert. Yet, a pollen study of surface mud samples from Lake Chad showed that the input of regional pollen from eolian transport is negligible (abundances of *Erica* and *Artemisia* pollen $< 1\%$) compared to the local input (Maley, 1972). Although large diameter rondels ($> 15 \mu\text{m}$) may be found in the epidermis of Pooideae grasses, the most abundant phytolith types produced by those temperate grasses are trapeziform polylobates (also called “crenate”) (Rossouw, 2009). We observed trapeziform polylobates in none of our mud or surface soil samples, and $< 4\%$ of rondels with diameter $> 15 \mu\text{m}$ in only 9 samples. We therefore believe that extra-local input of phytoliths by wind and rivers is most likely insignificant in the surface samples we analyzed.

The abundance of trees/shrubs at several local sites for which we observed a total cover of 30–40% to 60–70% is largely under-estimated by the D/P index ($D/P < 1$). Such discrepancy was also observed for a well-preserved gallery forest in Mali (Neumann et al., 2009). Because grasses are the greatest producers of phytoliths among all living plants (Hodson et al., 2005), GSSCs may be over-represented in soils, as observed in our sample 7 (Fig. 1, Table 1), where GSSCs represent 34% of the total

phytolith assemblage, although Poaceae represent less than 5% of the vegetal cover. Globular decorated phytoliths, which are considered for the D/P index (Alexandre et al., 1997; Bremond et al., 2008b) are just one among the various phytolith types produced by ligneous plants (Mercader et al., 2009). In our samples, the percentage of all ligneous indicators versus the percentage of herbaceous indicators seems to better reflect the observed tree-cover in locally closed environments than the D/P index (Fig. 4). Yet, further investigations of the phytolith signal of ligneous plants require quantitative estimates of the woody and herbaceous cover, which was not the purpose of this paper.

The regional distribution of tall grasses versus short drought-adapted grasses is well reflected by the Iph index. The Iph index does not permit, however, the discrimination of the Lake Chad herbaceous swamps from the Sudanian tall grasslands (Fig. 5). This is not surprising given that these environments are characterized by abundant Panicoideae species, which mainly produce lobate phytoliths in their leaf epidermis. The best discrimination of aquatic vegetation is obtained by the “aquatic” cohort of phytolith types, which abundance averages 42% in the mud samples, but only 23% and 14% in the samples from the Sudanian and Sahelian zones, respectively (Fig. 5). The aquatic grass signal for the Sudanian zone is higher than for the Sahelian zone, most likely because our dataset includes temporary Sudanian aquatic grasslands, for which the grass-cover evolves through the year in relation with water availability (White, 1983, Poilecot, com. pers.). To date, and to our knowledge, few studies have investigated the phytolith signal of modern lacustrine environments in Africa (Finne et al., 2010) and in the world in general (Lu and Liu, 2003; Ghosh et al., 2011). In coastal environments from North America, Lu and Liu (2003) observed that rondels are abundant in coastal wetlands in association with saddle-rondels and bilobates in smaller proportions in agreement with the abundance of *Spartina patens* (Chloridoideae), *Phragmites australis* and different species from the Panicoideae/Ehrhartoideae subfamilies in the vegetation. Although this cohort of phytoliths is comparable with the aquatic cohort of GSSCs we identified, we could not use the data summarized in the diagrams to calculate the “aquatic” index to directly compare with our results in the surface samples from Chad. Ghosh et al. (2011) found that grasses present in the mangrove swamps produce lobate phytoliths in abundance, in contrast to tidal and totally emerged mangrove which are mainly characterized by rondels. Unfortunately, little distinction was made within the main GSSC categories to allow further comparison with our results. Also, although we agree with the fact that phytoliths from all the plant parts will eventually be integrated into the soil after the plant decay, comparisons with other studies require analyzing the phytolith content of leaves, inflorescences, and roots separately. This is crucial also because leaves, roots, and inflorescences of a given species produce different phytolith assemblages (e.g. Mulholland, 1989).

Bulliform phytoliths result from the silicification of bulliform cells, which are present in the leaf epidermis of all monocot orders except the Helobiae (Beal, 1886; Metcalfe, 1960). Bulliform cells are implied in the storage of water. Under excessive heat, they allow the leaves to roll-up to reduce evapotranspiration (Mouli  a, 1994). Bremond et al. (2004) observed that the relative abundance of bulliform phytoliths (or Fs index) increases with increasing aridity in surface soil samples. Indeed, the calculated mean Fs index is of 10% for the Sudanian grasslands and woodlands, 17% for the Sahelian deciduous bushlands, and 35% for the Saharan steppes ($> 19^\circ\text{N}$) (Barboni et al., 2007). We observe the same gradient of increasing Fs index with our Chadian dataset, but Fs values are 3% for the Sudanian grasslands and woodlands, and 7% for the Sahelian deciduous bushlands and grasslands (Fig. 5). Given the homogeneous Fs signal measured in the Sudanian and Sahelian samples from West Africa, it is surprising to not obtain similar Fs values for the Chadian samples also collected in the Sudanian and Sahelian phytogeographical zones. Silicified bulliform cells may be described as regular parallelepipeds, slightly cuneiform parallelepipeds, to perfect cuneiform bodies depending on how close to the

leaf midrib they were formed (Mauseth, 2008, pp. 194–195). As shown recently, parallelepipedal/cubic blocky phytolith types that resemble in shape and size silicified bulliform cells, may occur in diverse ligneous species of the miombo deciduous forests belonging to the Amaranthaceae, Clusiaceae, Fabaceae, or even Ebenaceae families (Mercader et al., 2009, Fig. 5). Hence, we believe that only the cuneiform blocky bodies with pronounced “fan” shapes can be confidently assigned to bulliform cells. A re-examination of the West African samples (Bremond et al., 2008a) would be necessary to check if the high Fs values really relate to high proportions of silicified bulliform phytoliths or to high proportions of non-bulliform blocky phytoliths. In our samples, the silicified cuneiform bulliform cells with pronounced fan shape (types Blo-4, -5) happen to be more abundant in the mud samples from Lake Chad herbaceous swamps (11% in average), than in the soil samples from well-drained areas of the Sahelian or Sudanian zones (3–7% in average) (Fig. 5). This is surprising given that bulliform cells are considered as xeromorphic adaptations (e.g. Esau, 1965; Fahn and Cutler, 1992; Grigore et al., 2010). In an aquatic environment such as Lake Chad, plants permanently have their roots submerged and probably suffer from less water-stress than plants from the surrounding grasslands on well-drained soils. Our results may suggest consequently that low air relative humidity which forces plant transpiration has a greater influence on the silica infilling of bulliform cells than soil water availability in the environmental context of current Lake Chad. This hypothesis is in agreement with an earlier experimental study on some British grasses that highlights the importance of a submerged root system, as well as high transpiration rate for increasing the silicification of bulliform cells (Parry and Smithson, 1964; Sangster and Parry, 1969).

6. Conclusion

Surveys of the phytoliths occurring in plants are required to find specific types that could improve the taxonomical identifications (Piperno and Pearsall, 1998; Neumann et al., 2009). Diagnostic phytolith types at the species or genus level are rare, but the number has increased since plant phytolith reference collections began (Piperno and Pearsall, 1998; Strömberg, 2003; Mercader et al., 2009; Eichhorn et al., 2010; Mercader et al., 2010). Our study on botanical specimens, which represent 11% of the Poaceae species (26% of the genera) and 6% of the Cyperaceae species (15% of the genera) reported in the Flora of Chad (César and Lebrun, 2003), did not allow the discovery of any diagnostic phytoliths for the Poaceae species, genus, or subfamily. For the Cyperaceae, however, we found that the orbicular smooth blocky type Blo-9 (Plate II) is unique to *Cyperus* species. To our knowledge, Blo-9 has not been described elsewhere. Yet, we are reluctant to label this phytolith type diagnostic for *Cyperus* given the inherent problem of phytolith redundancy.

The analysis of botanical specimens, despite being limited to 37 species allowed the investigation of the environmental signal of phytoliths for aquatic, mesophytic, and xerophytic grasses. The joint analysis of plant and soil samples contributes to better constrain the environmental and climatic signal carried by phytolith assemblages. Despite the important phytolith redundancy that we observed in the plant and soil samples from Chad, we found that it is possible to distinguish aquatic from non-aquatic environments based on the phytolith assemblages preserved in the soils. A cohort of eight grass silica short cells, including two rondel types (Ro-2 and Ro-6), one tabular and four trapeziform lobate types (Bi-7, Bi-11, Bi-12, Cr-5, and Cr-7) and the “saddle-rondel” (S-4), which occur preferentially in aquatic grasses, also occur in abundance in mud samples from permanent and temporary water-bodies in Chad. On the contrary, this cohort of grass phytoliths is little represented in the samples from well-drained soils. Despite the abundance of sedges in some aquatic environments, and the abundance of Papillae phytoliths in their

epidermis, the presence and abundance of Cyperaceae are difficult to trace because Papillae phytoliths are poorly preserved in the soils.

In conclusion, our study demonstrates that by exploiting the great morphological diversity of GSSCs present in the Lake Chad phytolith assemblages, it is possible to segregate the aquatic vegetation zones from the non-aquatic grasslands and woodlands, and therefore improve paleoclimatic and paleoenvironmental reconstructions, notably at hominin sites in Chad.

Supplementary related to this article can be found online at doi:10.1016/j.revpalbo.2012.03.010.

Acknowledgments

We thank the Chadian Authorities (Ministère de l'Éducation Nationale de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche, University of Ndjamen, CNAR), the Ministère Français de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche (UFR SFA, University of Poitiers, CNRS-INEE, ANR, Project ANR-09-BLAN-0238, PI's Michel Brunet), the Ministère Français des Affaires Étrangères et Européennes (DCSUR Paris and French Embassy in Ndjamen, Chad; FSP, Project no. 2005-54 of the Franco-Chadian cooperation) and the Région Poitou-Charentes for financial support. We also thank Dr. M. Abderamane (University of Ndjamen) and M. Adoum (CNAR) for collecting the samples at Bol. We are also grateful to J. Maley (ISEM) and I. de Zborowski (CIRAD) for fruitful discussions regarding Chad vegetation and to G. Florent, C. Noël and J. Surault for administrative guidance of the general project. We thank the editor M. Sephenson, K. Neumann, and another anonymous reviewer for their comments and suggestions to improve our manuscript.

References

- Albert, R.M., Bamford, M.K., Cabanes, D., 2006. Taphonomy of phytoliths and macroplants in different soils from Olduvai Gorge (Tanzania) and the application to Plio-Pleistocene palaeoanthropological samples. *Quaternary International* 148, 78–94.
- Alexandre, A., Meunier, J.-D., Lézine, A.-M., Vincens, A., Schwartz, D., 1997. Phytoliths: indicators of grassland dynamics during the late Holocene in intertropical Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 136, 213–229.
- Ball, T.B., 2002. Phytoliths of Dhofar, Oman, Arabia, CD-ROM, Brigham Young University, Provo, UT.
- Bamford, M.K., Albert, R.M., Cabanes, D., 2006. Plio-Pleistocene macroplant fossil remains and phytoliths from Lowermost Bed II in the eastern palaeolake margin of Olduvai Gorge, Tanzania. *Quaternary International* 148, 95–112.
- 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* 158, 29–41.
- Barboni, D., Bonnefille, R., Alexandre, A., Meunier, J.D., 1999. Phytoliths as paleoenvironmental indicators, West Side Middle Awash Valley, Ethiopia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 152, 87–100.
- Barboni, D., Bremond, L., Bonnefille, R., 2007. Comparative study of modern phytolith assemblages from inter-tropical Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 246, 454–470.
- Beal, W.J., 1886. The bulliform or hygroscopic cells of grasses and sedges compared. *Botanical Gazette* XI, 319–326.
- Blondel, C., Merceron, G., Andossa, L., Taisso, M., Hassane, Vignaud, P., Brunet, M., 2010. Dental mesowear analysis of the late Miocene Bovidae from Toros-Menalla (Chad) and early hominid habitats in Central Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 292, 184–191.
- Boughey, A.S., 1957. The physiognomic delimitation of west african vegetation types. *Journal of the West African Science Association* 3, 148–165.
- Bremond, L., Alexandre, A., Peyron, O., Guiot, J., 2004. Grass water stress estimated from phytoliths in West Africa. *Journal of Biogeography* 31, 1–17.
- Bremond, L., Alexandre, A., Hély, C., Guiot, J., 2005. A phytolith index as a proxy of tree cover density in tropical areas: calibration with Leaf Area Index along a forest-savanna transect in southeastern Cameroon. *Global and Planetary Change* 45, 277–293.
- Bremond, L., Alexandre, A., Peyron, O., Guiot, J., 2008a. Definition of grassland biomes from phytoliths in West Africa. *Journal of Biogeography* 35, 2039–2048.
- Bremond, L., Alexandre, A., Wooller, M.J., Hély, C., Williamson, D., Schäfer, P.A., Majule, A., Guiot, J., 2008b. Phytolith indices as proxies of grass subfamilies on East African tropical mountains. *Global and Planetary Change* 61, 209–224.
- Brunet, M., Beauvilain, A., Coppens, Y., Heintz, E., Moutaye, A.H.E., Pilbeam, D., 1995. The first australopithecine 2500 kilometres west of the Rift Valley (Chad). *Nature* 378, 273–275.

- Brunet, M., Beauvilain, A., Geraads, D., Guy, F., Kasser, M., Mackaye, H.T., Maclatchy, M.L., Mouchelin, G., Sudre, J., Vignaud, P., 1996. *Australopithecus bahrelghazali*, une nouvelle espèce d'Hominidé ancien de la région de Koro Toro (Tchad). Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris Série IIa 322, 907–913.
- Brunet, M., Guy, F., Pilbeam, D., Mackaye, H.T., Likius, A., Aounta, D., Beauvilain, A., Blondel, C., Bocherens, H., Boisserie, J.-R., de Bonis, L., Coppens, Y., Dejax, J., Denys, C., Düringer, P., Eisenmann, V., Fanone, G., Fronty, P., Geraads, D., Lehmann, T., Lihoreau, F., Louchart, A., Mahamat, A., Merceron, G., Mouchelin, G., Otero, O., Pelaez-Campomanes, P., De Leon, M.Ponce, Rage, J.-C., Sapanetk, M., Schuster, M., Sudre, J., Tassy, P., Valentin, X., Vignaud, P., Viriot, L., Zazzo, A., Zollikofer, C., 2002. A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature* 418, 145–151.
- Brunet, M., Guy, F., Pilbeam, D., Lieberman, D.E., Likius, A., Mackaye, H.T., de Léon, M.S. Ponce, Zollikofer, C.P.E., Vignaud, P., 2005. New material of the earliest hominid from the Upper Miocene of Chad. *Nature* 434, 752–755.
- César, J., Lebrun, J.-P., 2003. Flore du Tchad. Laboratoire de Recherches Vétérinaires et Zootechniques de Farcha, N'Djaména.
- Coppens, Y., Koeniguer, J.C., 1976. Sur les flores ligneuses disparues Plio-Quaternaires du Tchad et du Niger. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris 265, 1282–1285.
- Diester-Haass, L., Sehrader, H.T., Thiede, T., 1973. Sedimentological and paleoclimatological investigations of two pelagic ooze cores off Cape Barbas, North-West Africa. *Meteor Forschungs-Ergebnisse Reihe C* 16, 19–66.
- Eichhorn, B., Neumann, K., Garnier, A., 2010. Seed phytoliths in West African Commelinaceae and their potential for palaeoecological studies. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 298, 300–310.
- Ellis, R.P., 1979. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. II. The epidermis as seen in surface view. *Bothalia* 12, 641–671.
- Esau, K., 1965. *Plant Anatomy*. John Wiley and Sons, New York. 767 pp.
- Fahmy, A.G., 2008. Diversity of lobate phytoliths in grass leaves from the Sahel region, West tropical Africa: tribe Paniceae. *Journal of Plant Systematics and Evolution* 270, 1–23.
- Fahn, A., Cutler, D.F., 1992. Xerophytes, *Handbuch der Pflanzenanatomie* (band XIII, teil 3). Gebrüder Borntraeger, Berlin, Stuttgart.
- Finne, M., Norstrom, E., Risberg, J., Scott, L., 2010. Siliceous microfossils as late-Quaternary paleo-environmental indicators at Braamhoek wetland, South Africa. *The Holocene* 20, 747–760.
- Fontes, J.C., Maglione, G., Roche, M.A., 1970. Eléments d'hydrologie isotopique dans le bassin du lac Tchad. In *Peaceful Uses of Atomic Energy in Africa*. International Atomic Energy Agency, Vienne, pp. 209–219.
- Fotius, G., Lemoalle, J., 1976. Reconnaissance de l'évolution de la végétation du Lac Tchad entre janvier 1974 et juin 1976. Office de la recherche scientifique et technique outre-mer, N'Djaména.
- Fredlund, G.G., Tieszen, L.T., 1994. Modern phytolith assemblages from the North American Great Plains. *Journal of Biogeography* 21, 321–335.
- Gaston, A., 1996. Agropastoralisme. Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique, Elevage et Médecine Vétérinaire Tropicale. : Atlas d'Élevage du Bassin du Lac Tchad. Centre Technique de Coopération Agricole et Rurale, Wageningen, pp. 39–55.
- Gaston, A., Dulieu, D., 1976. Pâturages naturels du Tchad. Département d'Élevage et Médecine Vétérinaire des Pays Tropicaux, Maison Alfort.
- Ghosh, R., Naskar, M., Bera, S., 2011. Phytolith assemblages of grasses from the Sunderbans, India and their implications for the reconstruction of deltaic environments. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 311, 93–102.
- Grigore, M.-N., Toma, C., Boscaiu, M., 2010. Ecological implications of bulliform cells on halophytes, in salt and water stress natural conditions. *Scientific Annals of Alexandru Ioan Cuza University of Iasi. New Series, Section 2. Vegetal Biology* 56, 5–15.
- Hodson, M.J., White, P.J., Mead, A., Broadley, M.R., 2005. Phylogenetic variation in silicon composition of plants. *Annals of Botany* 96, 1027–1046.
- Kellogg, E.A., 2001. Evolutionary history of the grasses. *Plant Physiology* 125, 1198–1205.
- Kondo, R., Childs, C., Atkinson, I., 1994. Opal Phytoliths of New Zealand. Manaaki Whenua Press, Lincoln. 85 pp.
- Lebart, L., Morineau, A., Piron, M., 2000. *Statistique Exploratoire Multidimensionnelle*. Dunod, pp. 181–184. ed.
- Lebart, A.-E., Bourlès, D.L., Düringer, P., Jolivet, M., Braucher, R., Carcaillet, J., Schuster, M., Arnaud, N., Monié, P., Lihoreau, F., Likius, A., Mackaye, H.T., Vignaud, P., Brunet, M., 2008. Cosmogenic nuclide dating of *Sahelanthropus tchadensis* and *Australopithecus bahrelghazali*: Mio–Pliocene hominids from Chad. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105, 3226–3231.
- Lebart, Anne-Elisabeth, Bourlès, Didier L., Braucher, Régis, Arnold, Maurice, Düringer, Philippe, Jolivet, Marc, Moussa, Abderamane, Deschamps, Pierre, Roquin, Claude, Carcaillet, Julien, Schuster, Mathieu, Lihoreau, Fabrice, Likius, Andossa, Mackaye, Hassan Taïso, Vignaud, Patrick, Brunet, Michel, 2010. Application of the authigenic $^{10}\text{Be}/^{9}\text{Be}$ dating method to continental sediments: reconstruction of the Mio–Pleistocene sedimentary sequence in the early hominid fossiliferous areas of the northern Chad Basin. *Earth and Planetary Science Letters* 297, 57–70.
- LeFur, S., Fara, E., Mackaye, H.T., Vignaud, P., Brunet, M., 2009. The mammal assemblage of the hominid site TM266 (Late Miocene, Chad Basin): ecological structure and paleoenvironmental implications. *Naturwissenschaften* 96, 565–574.
- Lemoalle, J., Hourtal, D., 1996. Eaux de surface. Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique, Elevage et Médecine Vétérinaire Tropicale. : Atlas d'Élevage du Bassin du Lac Tchad. Centre Technique de Coopération Agricole et Rurale, Wageningen, pp. 23–28.
- Letouzey, R., 1968. Etude phytogéographique du Cameroun. *Encyclopedia biologica* n°69. Paul Lechevalier, Paris, p. 511.
- Lézine, A.-M., Watrin, J., Vincens, A., Hély, C., 2009. Are modern pollen data representative of west African vegetation? *Review of Palaeobotany and Palynology* 156, 265–276.
- Livingstone, D.A., Clayton, W.D., 1980. An altitudinal cline in tropical African grass floras and its paleoecological significance. *Quaternary Research* 13, 392–402.
- Lu, H., Liu, K., 2003. Phytoliths of common grasses in the coastal environments of southeastern USA. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 58, 587–600.
- Madella, M., Alexandre, A., Ball, T., 2005. International Code for Phytolith Nomenclature 1.0. *Annals of Botany* 96, 253–260.
- Maley, J., 1972. La sédimentation pollinique actuelle dans la zone du lac Tchad (Afrique Centrale). *Pollen et Spores* 14, 263–307.
- Mauseth, J.D., 2008. In: Crowley, A., Williams, R., Faust, L., Kenney, L. (Eds.), *Plant Anatomy*. Blackburn Press, Caldwell. 576 pp.
- Mercader, J., Bennett, T., Esselmont, C., Simpson, S., Walde, D., 2009. Phytoliths in woody plants from the Miombo woodlands of Mozambique. *Annals of Botany* 104, 91–113.
- Mercader, J., Astudillo, F., Barkworth, M., Bennett, T., Esselmont, C., Kinyanjui, R., Grossman, D.L., Simpson, S., Walde, D., 2010. Poaceae phytoliths from the Niassa Rift, Mozambique. *Journal of Archaeological Science* 1953–1967.
- Metcalfe, C.R., 1960. *Anatomy of the monocotyledons*. In: Metcalfe, C.R. (Ed.), *Anatomy of the Monocotyledons*. Clarendon Press, Oxford. 731 pp.
- Motoruma, H., Fujii, T., Suzuki, M., 2006. Silica deposition in abaxial epidermis before the opening of leaf blades of *Pleioblastus chino* (Poaceae, Bambusoideae). *Annals of Botany* 97, 513–519.
- Mouli, B., 1994. The biomechanics of leaf rolling. *Biomimetics* 2, 267–281.
- Mulholland, S.C., 1989. Phytolith shape frequencies in North Dakota grasses: a comparison to general patterns. *Journal of Archaeological Science* 16, 489–511.
- Mulholland, S.C., Rapp, G., 1992. A morphological classification of grass silicabodies. In: Rapp, G., Mulholland, S.C. (Eds.), *Phytolith Systematics*. Plenum, New York, pp. 65–89.
- Neumann, K., Fahmy, A., Lespez, L., Ballouche, A., Huysecom, E., 2009. The Early Holocene palaeoenvironment of Ounjougou (Mali): phytoliths in a multiproxy context. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 276, 87–106.
- Olivry, J.-C., Chouret, A., Vuitlaume, G., Lemoalle, J., Bricquet, J.-P., 1996. *Hydrologie du lac Tchad*. Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération, Paris.
- Ollendorf, A.L., 1992. Toward a classification scheme of sedge (Cyperaceae) phytoliths. In: Rapp Jr., G., Mulholland, S.C. (Eds.), *Phytolith Systematics*. Plenum Press, New York.
- Ollendorf, A.L., Mulholland, S.C., Rapp Jr., G., 1987. Phytolith from Israeli sedges. *Israel Journal of Botany* 36, 125–132.
- Ollendorf, A.L., Mulholland Jr., S.C., Rapp, G., 1988. Phytolith analysis as a means of plant identification: *Arundo donax* and *Phragmites communis*. *Annals of Botany* 61, 209–214.
- Otero, O., Pinton, A., Mackaye, H.T., Likius, A., Vignaud, P., Brunet, M., 2010. The fish assemblage associated with the Lare Miocene Chadian hominid (Toros-Menalla, Western Djurab) and its palaeoenvironmental significance. *Palaeontographica, Abteilung A: Palaeozoology, Stratigraphy* 292, 21–51.
- Palmer, P.G., Gerbeth-Jones, S., Hutchison, S., 1985. A Scanning Electron Microscope Survey of the Epidermis of East African Grasses, III. *Smithsonian Contributions to Botany*, Washington. 136 pp.
- Parry, D.W., Smithson, F., 1964. Types of opaline silica depositions in the leaves of British grasses. *Annals of Botany* 28, 169–185.
- Piperno, D.R., 1988. *Phytolith Analysis – An Archaeological and Geological Perspective*. Academic Press (Harcourt Brace Jovanovich), New York. 280 pp.
- Piperno, D.R., 2006. *Phytoliths. A Comprehensive Guide for Archaeologists and Paleoecologists*. AltaMira Press, Oxford. (Rowman & Littlefield).
- Piperno, D.R., Pearsall, D.M., 1998. The silica bodies of tropical American grasses: morphology, taxonomy, and implications for grass systematics and fossil phytolith identification. *Smithsonian Contribution to Botany* 85, 1–40.
- Poilecot, P., 1999. *Les Poaceae du Niger*. Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique, Conservatoire et Jardins botaniques de Genève, Union Internationale pour la Conservation de la Nature, vol. 56. Boissiera, Genève, p. 766.
- Quézel, P., 1965. La végétation du Sahara. Du Tchad à la Mauritanie. *Geobotanica Selecta*, 2. Gustaf Fisher Verlag, Stuttgart, p. 333.
- Rossouw, L., 2009. The application of fossil grass-phytolith analysis in the reconstruction of late Cenozoic environments in the South African interior, PhD Thesis. Bloemfontein: University of the Free State.
- Rovner, I., 1971. Potential of opal phytoliths for use in paleoecological reconstruction. *Quaternary Research* 1, 343–359.
- Runge, F., 1999. The opal phytolith inventory of soils in central Africa – quantities, shapes, classification, and spectra. *Review of Palaeobotany and Palynology* 107, 23–53.
- Sangster, A.G., Parry, D.W., 1969. Some factors in relation to bulliform cell silicification in the grass leaf. *Annals of Botany* 33, 315–323.
- Schmidt, M., Thiombiano, A., Zizka, A., König, K., Brunken, U., Zizka, G., 2011. Patterns of plant functional traits in the biogeography of West African grasses (Poaceae). *African Journal of Ecology* 49, 490–500.
- Schuster, M., 2002. *Sédimentologie et paléocologie des séries à vertébrés du paléolac Tchad depuis le Miocène supérieur*, PhD Thesis. Strasbourg: Université Louis-Pasteur.
- Schwartz, D., Mariotti, A., 1996. Le delta 13C des principales graminées et cyperacées du Congo, conséquences pour les études isotopiques des savanes et forêts d'Afrique centrale, Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux.

- Centre National de la Recherche Scientifique, Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer, Paris, pp. 89–92.
- Scurfield, G., Anderson, A., Segnit, E.R., 1974. Silica in woody stems. *Anatomical Journal of Botany* 22, 211–229.
- Strömberg, C. A. E., 2003. The origin and spread of grass-dominated ecosystems during the Tertiary of North America and how it relates to the evolution of hypsodonty in equids, PhD Thesis, Integrative Biology, Berkeley: University of California.
- Thorn, V.C., 2004. An Annotated Bibliography of Phytolith Analysis and Atlas of Selected New Zealand Subantarctic and Subalpine Phytoliths Antarctic Data Series, 29, pp. 1–67.
- Twiss, P.C., Suess, E., Smith, R.M., 1969. Morphology classification of grass phytoliths. *Soil Science Society of America* 33, 109–115.
- UNEP, United Nations Environment Programme, 2004. Lake Chad Basin, Global International Waters Assessment.
- Vignaud, P., Düringer, P., Mackaye, H.T., Likies, A., Blondel, C., Boissier, J.-R., de Bonis, L., Eisenmann, V., Etienne, M.-E., Geraads, Denis, Guy, F., Lehmann, T., Lihoreau, F., Lopez-Martinez, N., Mourer-Chauviré, C., Otero, O., Rage, J.-C., Schuster, M., Viriot, L., Zazzo, A., Brunet, M., 2002. Geology and palaeontology of the Upper Miocene Toros-Menalla hominid locality, Djurab Desert, Northern Chad. *Nature* 418, 152–155.
- Wallis, L., 2003. An overview of leaf phytolith production patterns in selected north-west Australian flora. *Review of Palaeobotany and Palynology* 125, 201–248.
- Watson, L., Dallwitz, M. J., 1992 onwards. GrassBase – the grass genera of the world: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval; including synonyms, morphology, anatomy, physiology, phytochemistry, cytology, classification, pathogens, world and local distribution, and references. Available at: <http://delta-intkey.com/grass/> (accessed January 2012).
- White, F., 1983. The Vegetation Map of Africa, Recherches sur les ressources naturelles. Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer, United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization, Paris. 384.
- WoldeGabriel, G., Ambrose, S.H., Barboni, D., Bonnefille, R., Bremond, L., Currie, B., DeGusta, D., Hart, W.K., Murray, A.M., Renne, P.R., Jolly-Saad, M.C., Stewart, K.M., White, T.D., 2009. The geological, isotopic, botanical, invertebrate, and lower vertebrate surroundings of *Ardipithecus ramidus*. *Science* 326, 65e61–65e65.
- Zazzo, A., Bocherens, H., Brunet, M., Beauvilain, A., Billiou, D., Mackaye, H.T., Vignaud, P., Mariotti, A., 2000. Herbivore paleodiet and paleoenvironmental changes in Chad during the Pliocene using stable isotope ratios of tooth enamel carbonate. *Paleobiology* 26, 294–309.

IV.2.1.2 Approche élargie à l'ensemble du jeu de données

• Démarche analytique

Les conclusions énoncées dans l'article précédent ont été obtenues à partir de l'étude d'un jeu de données préliminaire alors composé de 37 espèces de Poaceae (soit 35 assemblages car 2/37 espèces n'ont pas livré de phytolithes) et 26 échantillons de sols/sédiments modernes. Depuis la soumission et l'acceptation de cet article, ce jeu de données s'est élargi. A l'issue de ce travail de thèse, le jeu de données comprend 98 espèces de Poaceae et 57 échantillons de sols/sédiments modernes. J'ai donc cherché à savoir si les différents types de GSSCs définis dans l'article comme caractéristiques des espèces de Poaceae aquatiques, mésophytiques et xérophytiques étaient de nouveau retrouvés en analysant le jeu de données complet. J'ai ainsi étendu l'analyse de « Test-value » aux assemblages de GSSCs produits par les feuilles de l'ensemble des espèces de Poaceae investiguées. L'analyse s'est appuyée sur 94 assemblages de GSSCs différents puisque 4/98 échantillons s'étaient avérés stériles après extraction (cf. section IV.1, p.75). Les cohortes ou ensembles de GSSCs souligné(e)s par la nouvelle analyse ont ainsi été comparé(e)s à celles définies dans l'article. J'ai ensuite regardé l'abondance de ces cohortes (sous l'appellation de différents indices) dans les assemblages de sols/sédiments modernes, d'abord pour le jeu d'échantillons présenté dans l'article (25/26 échantillons, échantillon A4 exclu car son nombre de GSSCs=4), puis pour le jeu de données complet (56/57 échantillons, échantillon A4 exclu car son nombre de GSSCs=4). Les nouveaux résultats d'analyse ont été comparés à ceux précédemment décrits dans l'article, la question posée étant de savoir si nous arrivions à une meilleure caractérisation (ou sinon similaire) des milieux associés au Lac Tchad ainsi que des environnements soudaniens et sahéliens avec les indices définis sur un jeu de données plus de deux fois plus important. Aussi, pour simplifier les comparaisons, j'ai nommé les premières et nouvelles cohortes de GSSCs comme suit :

- Iaq (« Aquatic grass index ») pour la première cohorte de types définie dans l'article comme associée aux espèces aquatiques, et Iaq° pour la nouvelle cohorte ;
- Ime (« Mesophytic grass index ») : pour la première cohorte de types définie dans l'article comme associée aux espèces mésophytiques, et Ime° pour la nouvelle cohorte ;
- Ixe (« Xerophytic grass index ») : pour la première cohorte de types définie dans l'article comme associée aux espèces xérophytiques, et Ixe° pour la nouvelle cohorte.

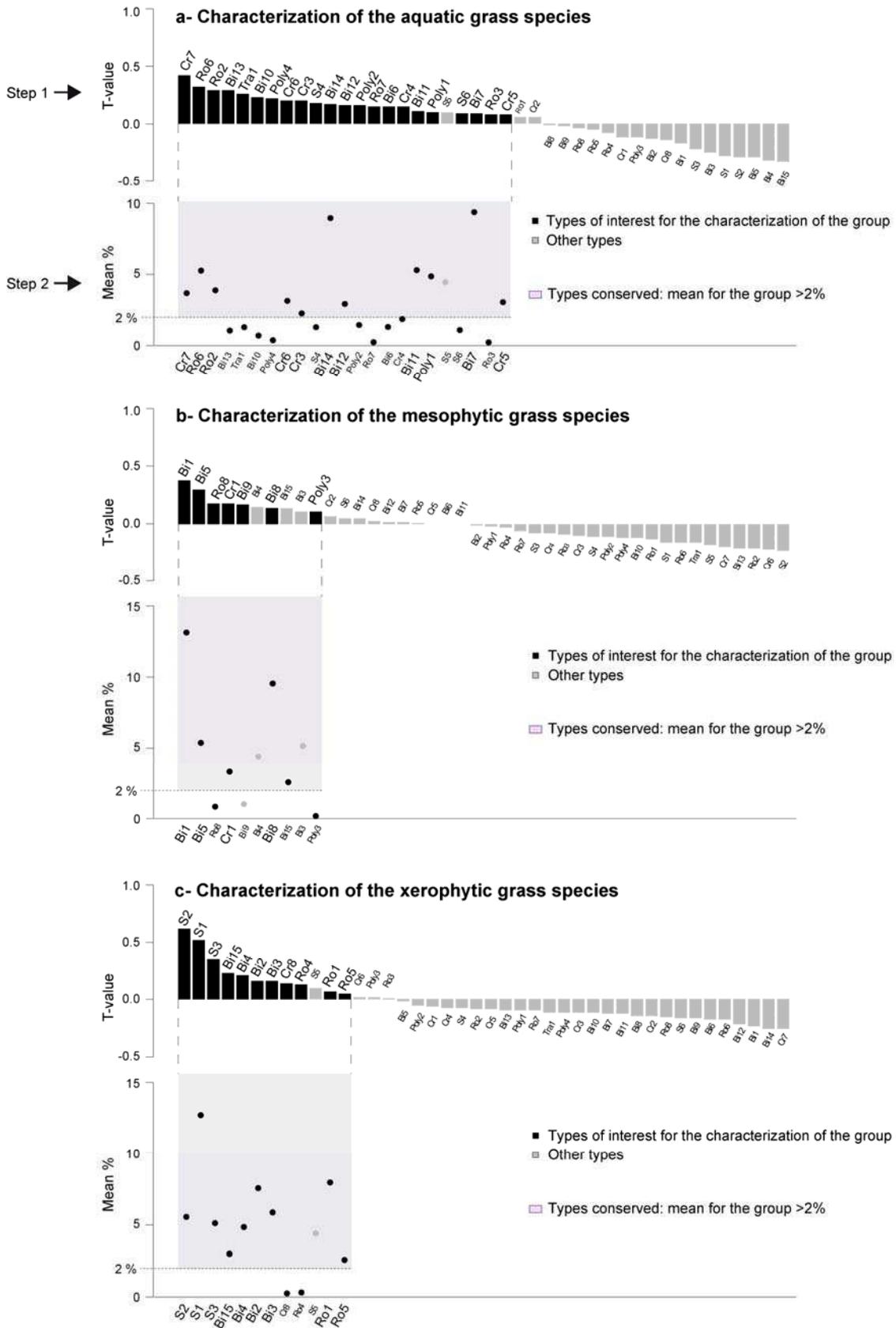


Figure IV-4 New cohorts of GSSC types involved in the characterization of aquatic, mesophytic, and xerophytic grass species. Step 1: selection of the types exhibiting a t-value >0 and unsurpassed for the characterization of the group; Step 2: Elimination of the types that are too poorly represented (<2% in average) in the group.

• Résultats

Nouvelle analyse de « Test-value » sur le jeu de données Poaceae complet

La nouvelle analyse de « Test-value » a permis de mieux contraindre la caractérisation des espèces de Poaceae aquatiques, mésophytiques et xérophytiques, en précisant ou en infirmant les premiers résultats obtenus à partir du jeu de données partiel (Figure IV-4, p.102).

Parmi les grandes catégories de GSSCs, 5/8 types de « rondels », 12/15 types de bilobés, 5/8 types de croix, 1/4 types de polylobés, et 3/7 types de selles présentent un intérêt dans la caractérisation des trois groupes écologiques de Poaceae, ce qui souligne une fois de plus l'importance de travailler à un niveau de résolution morphologique plus accru que celui habituellement employé pour l'étude des GSSCs. La nouvelle cohorte de types de GSSCs mise en évidence pour la caractérisation des espèces aquatiques rassemble sept des huit types déjà pointés par la précédente analyse à savoir les « rondels » Ro2 et Ro6, les bilobés tabulaires Bi7 et trapézoïdes Bi11,-12, et les croix trapézoïdes Cr5 et Cr7, ainsi que quatre nouveaux types (Figure IV-4a, p.102). Parmi les huit types précédemment définis, seul le type S4 n'apparaît plus comme marqueur d'intérêt pour la caractérisation du groupe des espèces aquatiques puisqu'il est produit en moyenne à moins de 2% par les espèces du groupe en question. En effet, et comme déjà mentionné en section III.4 (p.71), un seuil d'abondance de 2% a été choisi pour exclure les types qui étaient produits en trop faible quantité par l'ensemble d'espèces à caractériser pour que l'association soit considérée comme suffisamment robuste. Les nouveaux types d'intérêt pour la caractérisation du groupe correspondent aux types Cr3, Cr6, Bi14 et Poly1. Le type Cr3 correspond aux croix tabulaires à lobes tronqués/anguleux tandis que le type Cr6 rassemble les croix trapézoïdes à sommet polyédrique et dont la taille est définie par le rapport $L > h$. Le type Bi14 correspond aux bilobés trapézoïdes à lobes concaves/encochés, tandis que le type Poly1 correspond aux polylobés tabulaires à 3-4 lobes. La nouvelle cohorte de types de GSSCs mise en évidence pour la caractérisation des espèces mésophytiques rassemble deux des cinq types déjà pointés par la précédente analyse à savoir les bilobés Bi5 et les croix Cr1, ainsi que deux nouveaux types de bilobés tabulaires courts correspondant aux types Bi1 et Bi8 (Figure IV-4b, p.102). Ainsi, les types Ro5, Bi2 et Bi15 n'apparaissent plus comme marqueurs d'intérêt pour la caractérisation du groupe. D'après la nouvelle analyse, ces trois types apparaissent maintenant plus pertinents dans la caractérisation du groupe des espèces xérophytiques. Ainsi, la nouvelle cohorte de types mise en évidence pour caractériser le groupe xérophytique rassemble quatre des cinq types déjà pointés par la précédente analyse à savoir les selles tabulaires S1, S2 et S3, et les « rondels » Ro1, ainsi que cinq nouveaux types correspondant aux bilobés tabulaires courts Bi2 et longs Bi3, Bi4 et Bi15, et aux « rondels » Ro5 (Figure IV-4, p.102). Le type S5 n'apparaît plus comme marqueur d'intérêt pour le groupe en question puisqu'il présente une valeur test comparable à celle observée pour le groupe des espèces aquatiques.

Comparaison du signal des nouvelles/anciennes cohortes de GSSCs dans les assemblages retrouvés dans sols/sédiments modernes

D'après la Figure IV-5 (p.57), les profils d'abondances moyennes obtenus pour l'ensemble des indices sur le jeu d'échantillons partiel (N=25) sont comparables à ceux obtenus sur le jeu complet (N=56). Cela est évident dans le cas du Lac Tchad puisque la totalité des échantillons analysés dans ce mémoire est incluse dans le jeu de données de l'article (9 échantillons au total). Le nombre d'échantillons sahéliens et soudaniens, cependant, est passé de 7 à 9 et de 18 à 29, respectivement entre le jeu partiel et le jeu complet. Les similarités de profils observées entre ces deux jeux d'échantillons suggèrent donc que les anciens et nouveaux indices sont stables.

Si nous nous attachons au jeu de données complet, nous remarquons que le nouvel I_{aq}° offre une bonne discrimination des échantillons de Lac, comparable à celle obtenue avec le premier indice I_{aq} (Figure IV-5, p.57). Aussi, les différences observées entre Lac et environnements sahéliens et Lac et environnements soudaniens sont significatives au seuil de 1%, et ce pour les deux formes d'indice (Table IV-1, p.106). Le nouvel indice I_{me}° , quant à lui, offre une meilleure discrimination des environnements soudaniens, par opposition au premier indice I_{me} qui, rappelons-le, ne conduisait à aucune ségrégation apparente des groupes soudaniens et sahéliens. Ainsi, l' I_{me}° atteint une valeur moyenne de ~23% dans les échantillons soudaniens, contre ~12% et ~11% dans les échantillons sahéliens et de Lac. La différence observée est significative au seuil de 1%. Enfin, la nouvelle forme de l' I_{xe}° conduit à une bonne ségrégation des environnements sahéliens. Aussi, les différences observées entre environnements sahéliens et Lac, ainsi qu'entre environnements sahéliens et soudaniens sont significatives au seuil de 1%, et ce pour les deux formes d'indice.

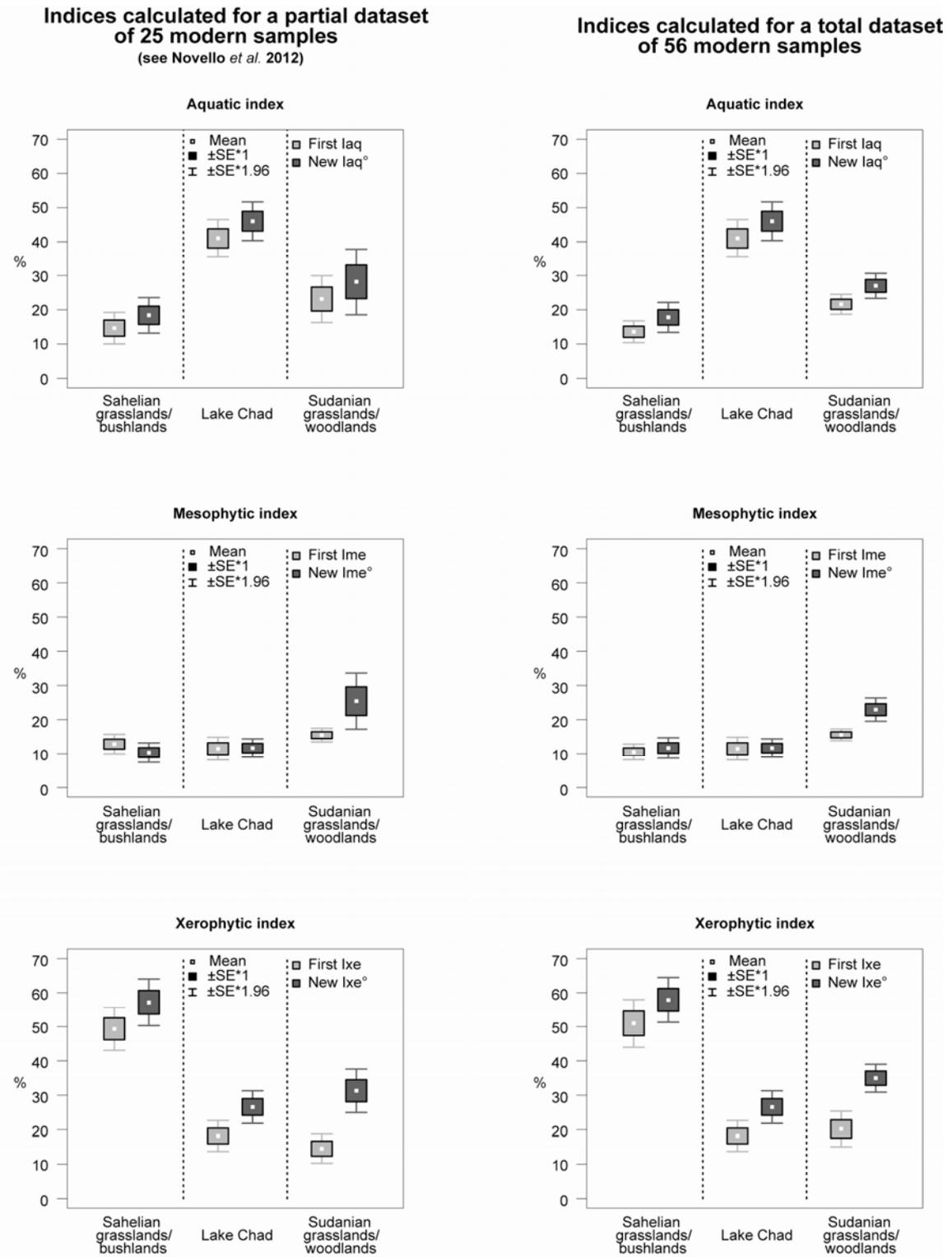


Figure IV-5 Comparison between the first and new GSSC indices calculated for the modern soil/sediment samples from the Sahelian and Sudanian regions, as well as from Lake Chad. Mean percentages, error (SE) and 95% confidence interval of the mean ($SE^*1.96$) are given.

Table IV-1 Results on pairwise comparisons (Tukey's HSD test) of modern group of environments (Sahelian, Sudanian, and Lake Chad) according to mean values of their index signals (first and new indices). The indices which lead to significant differences between group ($p < 0.01$) are indicated for each comparison.

First indices	Sahelian	Lake Chad
Sahelian		
Lake Chad	Iaq, Ixe	
Sudanian	Ixe	Iaq, Ime

New indices	Sahelian	Lake Chad
Sahelian		
Lake Chad	Iaq°, Ixe°	
Sudanian	Ime°, Ixe°	Iaq°, Ime°

IV.2.1.3 Discussion générale et conclusion

Nouvelles cohortes/anciennes cohortes de GSSCs

La nouvelle analyse de « Test-value » a permis de souligner des tendances chez les cohortes de GSSCs obtenues. Par exemple, j'ai constaté que les cohortes de types d'intérêt pour la caractérisation des espèces aquatiques et mésophytiques regroupent principalement des types lobés (9/11 types dans le premier cas, et 4/4 types dans le second), par opposition à la cohorte associée aux espèces xérophytiques qui est la seule à inclure des types selles (3/9 types). De plus, la cohorte associée aux espèces aquatiques regroupe principalement des formes de bilobés et croix à section trapézoïde (6/11 types), tandis que la cohorte associée aux espèces xérophytiques est majoritairement composée de selles tabulaires (3/9 types) et de bilobés tabulaires longs (3/9 types).

La proximité des types lobés avec les espèces à tendance aquatique/mésophytique d'un côté, et celle des types selles avec les espèces à tendance xérophytique de l'autre, avaient déjà été soulignées par Barboni et Bremond (2009) suite à leur étude sur le signal environnemental des GSSCs produites par les Poaceae d'Afrique de l'Est. Aussi, ces tendances ont toujours été largement exploitées par les environmentalistes comme marqueurs de l'aridité des milieux d'Afrique tropicale, notamment au travers de l'indice Iph (Alexandre et al., 1997; Barboni et al., 1999; Bremond et al., 2004; Rossouw and Scott, 2011). Les relations entre formes trapézoïdes (bilobés/croix) et espèces aquatiques, ainsi que bilobés longs ($>25\mu\text{m}$) et espèces xérophytiques, sont au contraire plus inédites car, à ma connaissance, elles n'avaient encore jamais été soulignées dans les études phytolithes-Poaceae. Dans le premier cas, les comparaisons sont limitées d'une part parce que peu d'auteurs ont étudié le signal associé aux espèces de Poaceae aquatiques (Lu and Liu, 2003a; Ghosh et al., 2011), et d'autre part parce que ces derniers n'ont pas utilisé le critère « trapézoïde » comme critère de détermination morphologique. Au contraire, la relation entre bilobés longs et espèces xérophytiques apparaît

évidente si nous examinons les données de longueur de bilobés acquises par Brown (1984) sur les Poaceae des plaines d'Amérique du Nord. Dans son étude, Brown présente les valeurs minimales et maximales de longueur de bilobés mesurées pour 27 espèces de graminées différentes, d'appartenance taxonomique diverse (quatre sous-familles) (Clayton et al., 2006). J'ai ainsi calculé et considéré les valeurs moyennes de longueur de bilobés observées chez chacune des 27 espèces. Parallèlement, j'ai identifié dans son jeu de données les espèces à tendance xérophytique des espèces à tendance aquatique/mésophytique (Watson and Dallwitz, 1992; Barkworth et al., 2003) (Table IV-2, p.107).

Table IV-2 Minimal, maximal, and resulting mean total length of the bilobate types observed in 27 different Poaceae species from North America and studied by Brown (1984). Species producing bilobates with a "long shaft" (length shaft > length lobe) are also indicated. Data from Brown (underlined in grey) are compiled with taxonomical (subfamily) and ecological (water-requirement) data from the literature (Watson and Dallwitz, 1992; Barkworth et al., 2003; Clayton et al., 2006). ARIS: Aristidoideae; CHLO: Chloridoideae; DANT: Danthoioideae; PANI: Panicoideae; Xe: xerophytic; Oth: other water-requirement (aquatic or mesophytic)

Subfamily	Species	Total length (µm)			"Long shaft"	Water-Requirement
		Min	Max	Mean		
ARIS	<i>Aristida desmantha</i>	25	51	38.0	x	Xe
ARIS	<i>Aristida fendleriana</i>	11	35	23.0	x	Xe
ARIS	<i>Aristida longestia</i>	24	45	34.5	x	Xe
ARIS	<i>Aristida longestia robusta</i>	22	76	49.0	x	Xe
ARIS	<i>Aristida purpurea</i>	40	40	40.0	x	Xe
ARIS	<i>Aristida tuberculosa</i>	18	25	21.5	x	Xe
ARIS	<i>Aristida wrightii</i>	28	83	55.5	x	Xe
CHLO	<i>Hilaria jamesii</i>	20	32	26.0		Xe
CHLO	<i>Munroa squarrosa</i>	10	30	20.0	x	Xe
CHLO	<i>Tridens buckleyanus</i>	17	30	23.5	x	Oth
CHLO	<i>Tridens flavus chapmanii</i>	10	20	15.0		Oth
CHLO	<i>Tridens strictus</i>	11	16	13.5		Oth
DANT	<i>Danthonia parryi</i>	12	31	21.5	x	Xe
DANT	<i>Danthonia spicata</i>	11	20	15.5		Xe
PANI	<i>Andropogon gerardii</i>	25	45	35.0		Xe
PANI	<i>Andropogon hallii</i>	28	48	38.0		Xe
PANI	<i>Bothriochloa saccharoides</i>	13	28	20.5		Oth
PANI	<i>Cenchrus longispinus</i>	15	43	29.0		Xe
PANI	<i>Digitaria sanguinalis</i>	15	27	21.0	x	Oth
PANI	<i>Echinochloa crusgalli</i>	10	17	13.5		Oth
PANI	<i>P. setaceum ciliatifolium</i>	10	15	12.5		Oth
PANI	<i>Panicum virgatum</i>	20	33	26.5		Oth
PANI	<i>Paspalum floridanum</i>	18	42	30.0		Xe
PANI	<i>Schizachyrium scoparium</i>	15	45	30.0	x	Xe
PANI	<i>Setaria glauca</i>	9	21	15.0		Oth
PANI	<i>Sorghastrum nutans</i>	17	40	28.5		Oth
PANI	<i>Sorghum halepense</i>	11	31	21.0		Oth

La Figure IV-6 (p.108), qui offre une synthèse des résultats de Brown, souligne parfaitement le différentiel de longueur existant entre les bilobés produits par les espèces xérophytiques (11/27 espèces) et les bilobés produits par les autres espèces (16/27 espèces). En outre, la limite de taille que j'utilise (25µm) va dans le sens la différence observée. Cependant, même si ce résultat conforte la tendance générale mise en évidence à partir des Poaceae d'Afrique subsaharienne, il ne permet pas de

préciser si le différentiel de longueur de bilobés observé entre les espèces xérophytiques et les autres espèces est principalement expliqué par les types de bilobés tabulaires longs pointés par l'analyse de « Test-value » (Bi3, Bi4 et Bi15) (Figure IV-3, p.81).

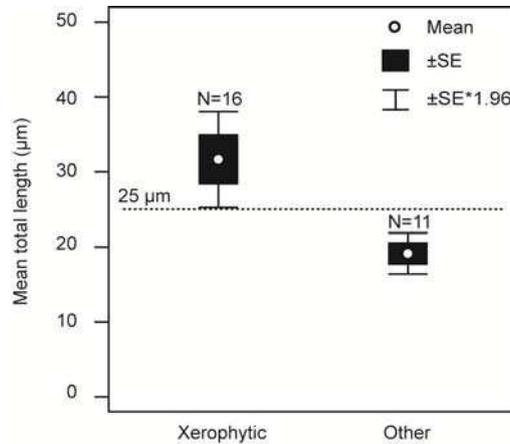


Figure IV-6 Mean total length of bilobates observed in xerophytic grass species, and other (aquatic or mesophytic) grass species (data from Brown, 1984). Number of grass species (N), mean for the group, error (SE) and 95% confidence interval of the mean ($SE \times 1.96$) are indicated. Xerophytic species produce in average longer bilobates than aquatic/mesophytic species. Brown's data notably support the limit of bilobate length ($25\mu\text{m}$) that I use for differentiating “long” bilobates from “short” bilobates.

Les données de Fahmy (2008) ne vérifient ni la relation entre bilobés longs à lobes tronqués/arrondis et espèces xérophytiques, ni la tendance générale observée entre bilobés longs au sens large et espèces xérophytiques. En effet, sur l'ensemble des espèces produisant des bilobés longs à lobes ronds ou tronqués et dont la longueur dépasse les $>25\mu\text{m}$ (11 espèces), seules deux espèces sont à affinité xérophytique (*Cenchrus biflorus* et *Cenchrus ciliaris*), tandis que les neuf autres sont à affinité mésophytique (Watson and Dallwitz, 1992; Poilecot, 1999). Plus largement, sur 14 espèces produisant des bilobés longs (tous types confondus), seules deux sont encore une fois à affinité xérophytique (*Cenchrus biflorus* et *Cenchrus ciliaris*) (Watson and Dallwitz, 1992; Poilecot, 1999). Néanmoins, il apparaît difficile de valider ou invalider l'ensemble de mes résultats à partir des données de Fahmy (2008). En effet, le jeu de données qu'il propose est à la fois taxonomiquement et écologiquement restreint puisqu'il ne concerne que des espèces de la tribu des Paniceae, et rassemble une majorité d'espèces aux affinités mésophytiques (sur les 47/66 espèces dont l'écologie est documentée, moins de 20% sont à tendance xérophytique) (Watson and Dallwitz, 1992; Poilecot, 1999). De plus, aucune donnée d'abondance ne vient appuyer l'ensemble des résultats d'occurrence qu'il présente, alors que mes conclusions s'appuient à la fois sur des données d'occurrence et d'abondance. Ainsi, il serait plus adapté de discuter de nos résultats sur un jeu de données de Poaceae taxonomiquement et écologiquement plus large, et qui prendrait en considération l'abondance relative des différents types de phytolithes observés chez chacune des espèces.

A défaut du lien observé entre bilobés longs et espèces xérophytiques, certains auteurs avaient suggéré l'existence d'une relation entre la longueur de la connexion chez les bilobés et l'écologie des graminées (Lu and Liu, 2003b; Barboni and Bremond, 2009). Ces derniers ont en effet observé que les bilobés à connexion longue ($L_{\text{connexion}} > L_{\text{lobe}}$, Lu and Liu, 2003b) étaient produits majoritairement par les espèces xérophytiques. Les données de Brown (1984) vérifient cette observation, puisque 10/16 espèces xérophytiques d'Amérique du Nord produisent des bilobés à connexion longue, contre seulement 2/11 espèces aquatiques/mésophytiques (Table IV-2, p.107). Je n'ai pas mesuré la longueur de la connexion des bilobés dans les assemblages par manque de temps, et aussi parce que mes choix de reconnaissance s'étaient arrêtés sur d'autres critères morphologiques (Table III-1, p.60). Je ne dispose donc d'aucune donnée qualitative ou quantitative appuyant la relation entre bilobés à connexion longue et espèces xérophytiques. Néanmoins, compte-tenu de mon expérience de comptage des assemblages de Poaceae, je soupçonne l'existence d'une corrélation entre la longueur de la connexion et la longueur totale des bilobés. Aussi, lorsque j'ai examiné l'ensemble des mesures effectuées par Fahmy (2008), j'ai observé l'existence d'une corrélation significative entre les longueurs totales des bilobés et de leurs connexions (Figure IV-7, p.109). Par la suite, il serait donc intéressant d'appliquer la mesure des connexions de bilobés à l'ensemble des espèces de Poaceae étudiées dans ce mémoire, afin d'estimer quel critère de taille entre la longueur totale, la longueur de la connexion, ou le rapport entre les deux, apparaît le plus déterminant dans la caractérisation des espèces xérophytiques.

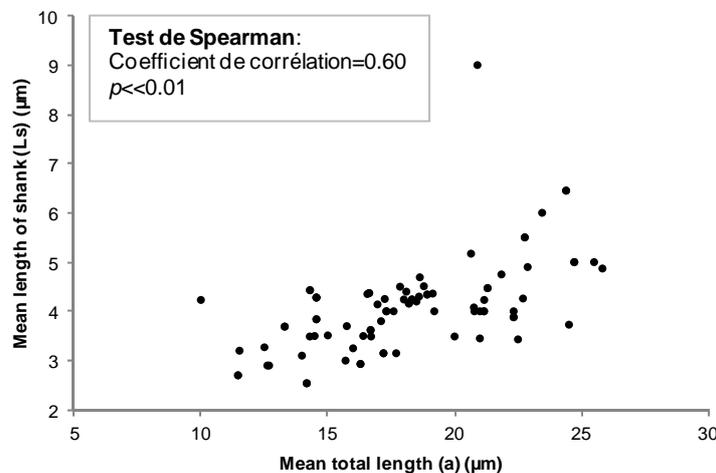


Figure IV-7 Scatter plot between the mean total length of bilobates produced by 58 Paniceae species of West tropical Africa, and their mean length of shank (calculated using the data of Fahmy, 2008). Spearman's correlation test supports a positive relationship between the length of bilobate-shank and the total length of bilobates.

Discrimination du Lac Tchad et des grands domaines phytogéographiques : premiers vs. nouveaux indices

Le nouvel indice Iaq° conduit à une bonne caractérisation du milieu de Lac, semblable à celle qui avait pu être observée avec le premier indice Iaq. De la même façon, le nouvel indice Ixe° conduit à une excellente caractérisation des environnements sahéliens, comparable à celle obtenue avec le premier Ixe. Ces deux résultats laissent supposer que l'ensemble des types de GSSCs associé aux premiers indices Iaq et Ixe et repris dans la définition des nouveaux Iaq° et Ixe°, semble suffire à la caractérisation du milieu de Lac et des environnements sahéliens actuels. Les types « rondels » Ro2,-6, les bilobés tabulaires Bi7 et trapézoïdes Bi11,-12, ainsi que les croix Cr5,-7 marquent ainsi très bien le milieu de Lac, tandis que les types selles tabulaires S-1,-2,-3 et « rondels » Ro1 marquent très bien à eux seuls les environnements sahéliens. Cependant, il apparaît justifié de considérer les nouveaux types pointés par l'analyse puisque ces derniers viennent conforter l'ensemble des différences observées en premier lieu. Dans le cas du groupe mésophytique, au contraire, la nouvelle analyse a révélé une cohorte de types dont la constitution de base manque clairement d'unité avec la première (2/5 types seulement confirmés). Cette dernière, néanmoins, conduit à une différenciation significative des environnements sahéliens et soudaniens. Par conséquent, il est probable que le premier indice Ime révélé dans l'article ait été mal défini compte-tenu du faible jeu de données utilisé. En outre, cela permettrait d'expliquer la faible significativité du signal associé à ce dernier dans les assemblages de sols/sédiments modernes (Table IV-1, p.106).

En résumé, l'ensemble des nouveaux indices apparaît donc mieux marquer les trois grands ensembles environnementaux : Lac Tchad, sahélien et soudanien, que les précédents indices définis dans l'article, en conduisant notamment à une différenciation plus accrue des environnements soudaniens. De plus, les nouveaux indices apparaissent plus robustes puisqu'ils ont été définis à partir d'un jeu de données constitué de 94 assemblages, relatifs à 94 espèces de Poaceae différentes. Notamment, ce dernier rassemble ~71% (57/80) des espèces de Poaceae identifiées sur les sites modernes explorés au Tchad, et 37 espèces supplémentaires largement représentées en Afrique subsaharienne. Compte-tenu de ces résultats, ce sont donc les nouveaux indices Iaq°, Ime° et Ixe° qui seront préférentiellement utilisés pour tracer le signal environnemental des Poaceae.

Compléments par rapport à l'indice d'aridité Iph

Dans l'article présenté p.83, nous avons émis l'hypothèse que les apports très lointains des montagnes de l'Adamaoua du nord Cameroun ou des montagnes du Sahara (Tibesti) (Figure I-1, p.29) semblaient insignifiants dans les sédiments du Lac Tchad, car nous n'avions pas trouvé de GSSCs marqueurs des végétations d'altitude dans ces mêmes sédiments. Cependant, n'avions pas précisément discuté des apports probables des végétations des domaines sahélien et soudanien s'étendant à proximité du Lac. Je propose donc d'aborder cette discussion en comparant le signal de l'indice Iph à celui des nouveaux indices Iaq°, Ime°, et Ixe° dans les sédiments du Lac Tchad.

D'après la Figure IV-8 (p.112), le profil des valeurs d'Iph des échantillons du Lac Tchad se superpose au profil des valeurs d'Iph des échantillons de la zone soudanienne. Malgré cette proximité, il apparaît néanmoins très risqué de conclure à un signal ou des apports exclusivement soudaniens puisque l'indice Iph ne permet pas de distinguer la part de signal associée à la végétation aquatique/marécageuse du Lac, de celle associée à la végétation régionale soudanienne. En effet, l'indice Iph est basé sur le différentiel entre espèces de milieux secs (jugées principalement Chloridoideae) et espèces de milieux humides (jugées principalement Panicoideae) au sens large (Alexandre et al., 1997; Bremond et al., 2004; Bremond et al., 2008b), et regroupe ainsi sous une même étiquette écologique les espèces à affinités aquatiques/marécageuses (hydro-/hélrophytiques) et les espèces mésophytiques.

Les nouveaux indices, à la différence de l'Iph, permettent d'une part d'isoler la part de signal local graminéen enregistré par les sédiments du Lac (indice Iaq°), et d'autre part de marquer le signal des végétations strictement non lacustres (indices Ime° et Ixe°). Compte-tenu de l'aptitude des indices Ime° et Ixe° à différencier les environnements soudaniens humides des environnements sahéliens secs, j'ai donc choisi d'utiliser le rapport suivant : $(Ixe° / (Ixe° + Ime°)) * 100$ pour essayer d'apprécier les influences régionales enregistrées par le Lac. Le nouvel indice résultant de cette combinaison est nommé Ixe-me° (Figure IV-8, p.112).

Le Lac Tchad est caractérisé par un indice Ixe-me° moyen de ~70%, dont la valeur est intermédiaire entre celle obtenue pour les environnements du domaine sahélien (83%), et celle obtenue pour les environnements du domaine soudanien (~60%) (Figure IV-8, p.112). L'observation d'une signature régionale non marquée chez les échantillons de Lac, à défaut d'une signature régionale clairement définie (soit sahélienne, soit soudanienne), pourrait être expliquée par une mixité des apports associés aux végétations soudanienne et sahélienne au niveau du Lac.

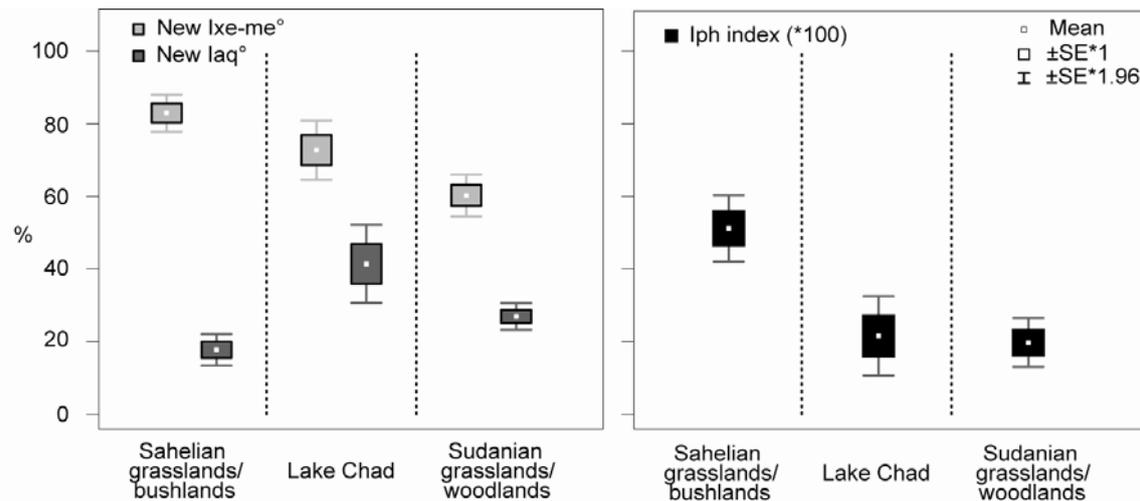


Figure IV-8 Comparisons between the new GSSCs indices (Iaq° et combined Ixe-me°) and the Iph index calculated for the modern soil/sediment samples from the Sahelian and Sudanian regions, as well as from Lake Chad. Mean percentages, error (SE) and 95% confidence interval of the mean (SE*1.96) are given.

Les apports du domaine soudanien sont possibles par l'intermédiaire du Chari, dont les eaux drainent toute la partie méridionale soudanienne du Tchad (Figure I-1, p.29), mais également par le vent de mousson (Maley, 1972). Les apports du domaine sahélien peuvent être véhiculés par le vent du nord-est (Harmattan) (Maley, 1972), ou être enregistré par les sédiments du Lac lors des phases d'assèchement ou de montée en eau du Lac (Lemoalle and Hourtal, 1996). En effet, puisque le lac est situé en domaine sahélien et est entouré d'environnements dominés par les Poaceae adaptés aux milieux secs (section IV.2.2), il est possible que cette végétation gagne du terrain sur le lac lors des phases d'assèchement prolongé de ce dernier. Inversement, il est possible que les eaux du Lac charrient des sédiments des végétations « sèches » alentours lors de ses montées en eau. Ce scénario est tout à fait envisageable au niveau de l'archipel de Bol puisque les eaux du Lac sont en cet endroit précis parsemées de petites îles dont la végétation est typiquement sahélienne et composée exclusivement de Poaceae xérophytiques, alors que les eaux du lac abritent une végétation exclusivement aquatique (Gaston and Dulieu, 1976; Gaston, 1996; Olivry et al., 1996). Compte-tenu de la configuration de la végétation au niveau de l'archipel de Bol, je m'attendais donc à ce que le signal Ixe-me° des échantillons prélevés au niveau de l'archipel soit plus élevé que ceux prélevés au niveau du sud du Lac. Hors, j'ai constaté qu'il n'existait aucune différence significative (Test de Mann-Whitney, $p=0.2$) entre le signal de l'Ixe-me° dans les sédiments prélevés au niveau de l'archipel de Bol du Lac (~69%), et les sédiments prélevés au niveau du sud du Lac (~70%). Ceci est d'autant plus surprenant que les échantillons du sud du Lac ont été prélevés dans une zone située plus près de l'embouchure du Chari que la zone d'échantillonnage de l'archipel de Bol. En effet, au cours de ces analyses polliniques sur les sédiments actuels du lac Tchad, Maley (1972) avait constaté que les apports des végétations typiquement soudaniennes étaient clairement identifiables dans les échantillons prélevés à proximité de l'embouchure du Chari. Dans le cas des phytolithes, les apports

extra-locaux des domaines soudaniens et sahéliens apparaissent homogènes entre le sud du Lac et la zone de l'archipel.

A ce stade, l'étude de nouveaux échantillons modernes associée au Lac Tchad apparaît nécessaire pour compléter ces observations et alimenter la discussion. A l'image de ce qu'à réaliser Maley (1972), il serait intéressant de réaliser une campagne d'échantillonnage des sédiments du Lac en différentes stations couvrant la totalité de l'étendue sud-nord du Lac.

IV.2.2 Permettent-ils de tracer les différents types de milieux explorés au Tchad ?

IV.2.2.1 Les associations écologiques de graminées

• Démarche analytique

Les grands domaines phytogéographiques sahélien et soudanien (White, 1983) utilisés précédemment ont été définis à partir des aires de répartition de certains taxons ou associations de taxons végétaux à l'échelle régionale. Comme indiqué en section I.3 (p.34), les limites de ces grands domaines se superposent à certaines limites climatiques identifiées sur les cartes de PANN ou DSL par exemple. Ainsi, la dichotomie sahélienne-soudanienne est exclusivement climatique, et ne tient pas compte des autres contraintes environnementales à l'origine de la distribution des végétations. Les associations végétales reconnues par White (1983), au contraire, intègrent dans leurs définitions certaines de ces contraintes (structure du milieu, propriétés du sol), puisqu'elles correspondent à des niveaux descriptifs plus fins que les niveaux sahélien et soudanien. Le domaine soudanien, par exemple, est caractérisé au Tchad par trois types d'associations végétales distinctes : les prairies édaphiques, les forêts claires indifférenciées, et les forêts claires à *Isoberlinia*. Néanmoins, ces associations végétales ne tiennent pas (ou peu) compte dans leur définition de la distribution des associations de Poaceae, alors que les Poaceae sont présentes sur la quasi-totalité des sites modernes explorés au Tchad (43/44 sites), et participent amplement à la formation du tapis herbacé des milieux de savanes (23 sites), ou des prairies aquatiques temporaires (7 sites) par exemple. De plus, sur la totalité des sites explorés, 80 espèces de graminées différentes ont été décrites. A l'échelle des sols, les Poaceae sont aussi les principaux contributeurs des assemblages de phytolithes retrouvés. En effet, les cellules courtes silicifiées de graminées (GSSCs) sont retrouvés dans ~ 98% des assemblages (un seul échantillon pseudo-stérile en GSSCs), et constituent de 30 à 88% des assemblages dans 43/57 cas.

Dans le but de caractériser la signature environnementale des assemblages de GSSCs retrouvés dans les sols/sédiments du Tchad, les objectifs du travail présenté ci-après ont été de : 1) définir les différents milieux explorés au Tchad en fonction de leur composition en graminées, 2) apprécier la distribution des associations écologiques de graminées en fonction des types de végétation de White, 3) identifier les principales contraintes influant sur la distribution des associations écologiques de graminées à l'échelle du Tchad.

Afin d'assurer une caractérisation juste de l'environnement par les phytolithes, j'ai choisi de définir les associations de graminées présentes sur chaque site en termes de composition écologique, et non taxonomique. Cette composition a été évaluée à partir de la méthode des scores, présentée en section III.4.2 (p.71). Trois groupes d'affinités écologiques ont été distingués pour le calcul des scores : les espèces « aquatiques », les espèces « mésophytiques », et les espèces « xérophytiques ». Ces affinités écologiques sont définies d'après un ensemble de caractéristiques propres aux graminées

(système racinaire, stratégie de reproduction...), qui traduisent les besoins en eau et/ou les seuils de tolérance hydrique et hygrométrique supportées par ces espèces. Les scores, traduits en pourcentages, permettent d'évaluer l'abondance relative des affinités écologiques « aquatique », « mésophytique » et « xérophytique » sur chacun des différents sites rencontrés. Même si aucune information précise sur l'abondance des graminées n'est disponible pour le site aquatique Bol-1 de la zone d'archipel du Lac, ce dernier a tout de même été considéré dans l'analyse des scores (section II.2.4.3, p.53). En effet, les espèces de graminées observées sur ce site concordent avec celles observées dans les parties marécageuses du sud du Lac et associées au site 57 (ex. *Vossia cuspidata*, *Leersia hexandra*, *Phragmites australis*). En outre, 100% de ces espèces possèdent une affinité aquatique. J'ai donc considéré que la composition du site de Bol-1 était similaire à celle rencontrée sur le site 57 du sud du Lac Tchad. Même si l'abondance des espèces aquatiques rencontrées doit varier en réalité d'un site à l'autre, ce fait ne biaisera pas le calcul des scores, puisque ce dernier est basé uniquement sur l'affinité écologique des espèces qui elle apparaît stable d'un site à l'autre. Au contraire, les sites de dune C1 et C2 ont eux été exclus de l'analyse car leur flore graminéenne reste trop peu documentée. Le site 50, dépourvu de graminées, a également été exclu de l'analyse. La composition graminéenne a donc été évaluée pour 41/44 sites modernes. A partir des données de composition écologique obtenues, une ACP couplée à une analyse de cluster a été réalisée dans le but d'apprécier les affinités écologiques des graminées qui sont les plus représentées sur chacun des sites.

Après avoir travaillé uniquement à l'échelle floristique, je me suis intéressée dans un second temps au signal des assemblages de phytolithes retrouvés dans les sols/sédiments modernes. Puisque les indices phytolithiques I_{aq}° , I_{me}° et I_{xe}° ont été établis sur la base des affinités écologiques de 94 espèces de Poaceae d'Afrique subsaharienne (section IV.2.1.2, p.101), ces derniers ont été utilisés comme marqueurs potentiels des différences de composition graminéenne observées entre les sites modernes. Autrement dit, la question est de savoir si le signal phytolithique enregistré dans les sols des différents sites est conforme aux différentes associations écologiques de Poaceae rencontrés sur ces mêmes sites. Les différents indices I_{aq}° , I_{me}° , I_{xe}° ont donc été calculés dans les assemblages associés aux 41 sites utilisés précédemment (N=53) (l'échantillon A4 du site de Bol-1 n'a pas été considéré car il est quasi-stérile en cellules courtes). Le signal des indices a d'abord été apprécié pour chaque assemblage, puis pour les assemblages classés d'après le profil dominant de leur flore graminéenne. Une analyse de cluster a finalement été appliquée à l'ensemble des assemblages pour valider le potentiel des trois indices I_{aq}° , I_{me}° , et I_{xe}° à discriminer les principales associations écologiques de graminées observées sur les sites étudiés.

• Résultats

La composition graminéenne des sites modernes

Abondance des espèces aquatiques, mésophytiques et xérophytiques sur les différents sites

Le calcul des scores montre que les compositions en graminées des sites sont très disparates d'un point de vue écologique (Figure IV-9, p.116).

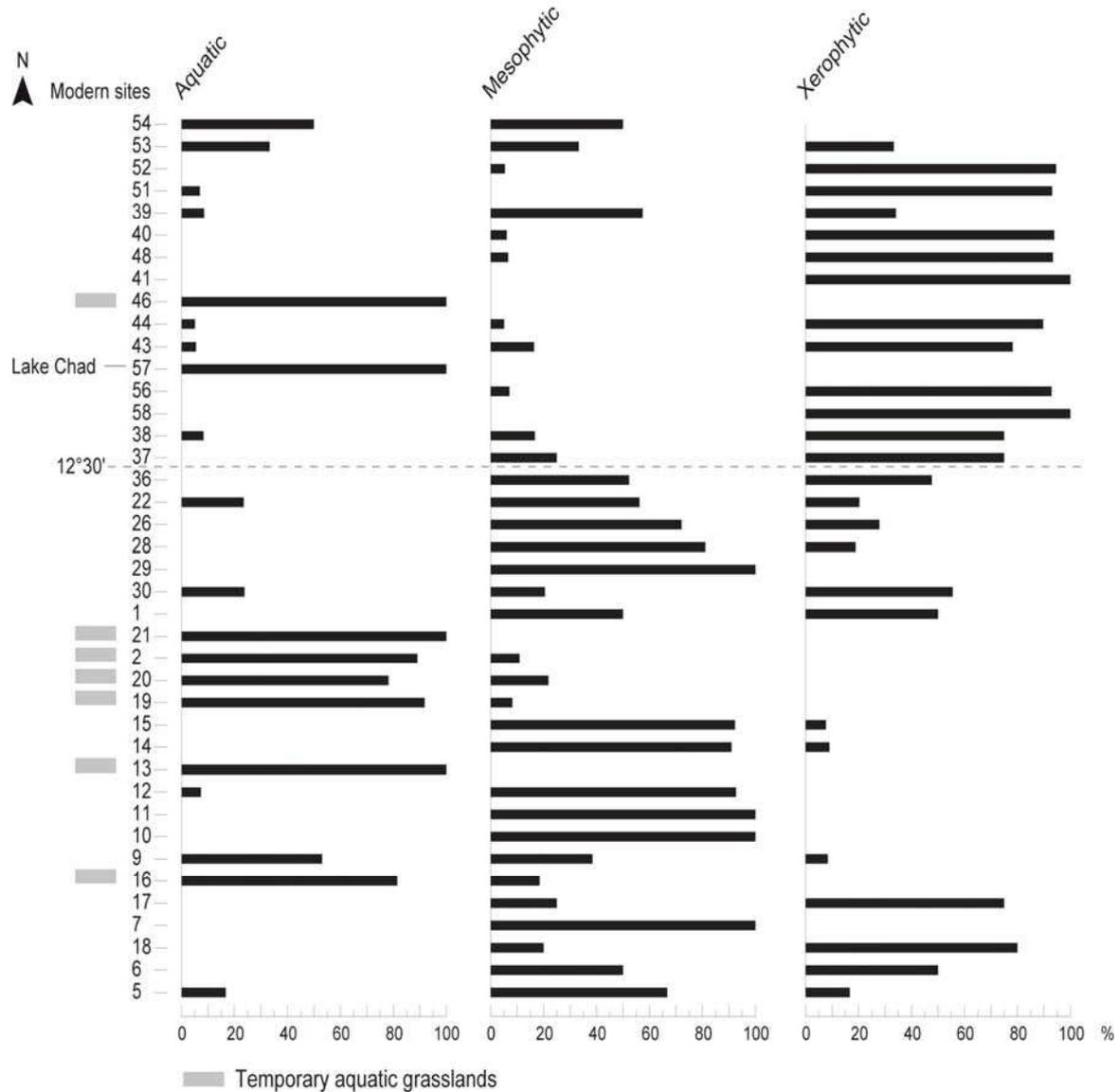


Figure IV-9 Scores (%) of grass ecological affinities at the 40 modern sampling sites in Chad. Scores were calculated using our botanical data of abundance/dominance at all modern sites except for sites of Lake Chad archipelago and for site 50 because in the first case no data of abundance/dominance (A/D) are available, and in the second case no grass species had been observed on the site. Ecological grass composition largely varies from a site to another. Some sites have a strict grass composition, while others have a mixed grass composition dominated or not by an ecological type of grasses. Note that the distribution of mesophytic and xerophytic grasses roughly follows a latitudinal gradient, while aquatic grasses are punctually abundant at some sites (e.g. in temporary aquatic grasslands and in the permanent aquatic grassland and herb swamp of Lake Chad).

Certains sites possèdent une composition graminéenne stricte (exemple des sites 13, 29, et 41, qui possèdent un tapis graminéen composé à 100% d'espèces aquatiques ou mésophytiques ou xérophytiques respectivement), tandis que d'autres ont une composition graminéenne mixte, avec ou sans type écologique dominant. Par exemple, le site 26 possède un tapis graminéen composé à ~72% d'espèces mésophytiques et à ~28% d'espèces xérophytiques, tandis que le site 53 possède un tapis graminéen mixte composé de 1/3 d'espèces aquatiques, 1/3 d'espèces mésophytiques, et 1/3 d'espèces xérophytiques. La distribution des types écologiques mésophytique et xérophytique est grossièrement inverse sur l'échelle latitudinale puisque la majorité des sites composés de plus de 50% d'espèces xérophytiques se situe au-delà de 12°30', tandis que la majorité des sites composés de plus de 50% d'espèces mésophytiques se situe en deçà de cette limite. Ces tendances ne sont cependant pas linéaires puisque certains sites méridionaux (sites 17, 18 notamment) sont caractérisés par des abondances d'espèces xérophytiques comparables à celles observées pour la plupart des sites situés au-delà de 12°30'N. Parallèlement, aucune relation n'est perceptible entre l'abondance des espèces aquatiques et la latitude, puisque le type écologique aquatique apparaît de façon ponctuelle sur l'échelle latitudinale.

L'ACP-cluster permet d'appréhender les similarités de composition graminéenne entre sites et de déterminer les principaux types d'associations écologiques retrouvés parmi les sites (Figure IV-10, p.118). L'axe 1 de l'ACP explique ~55% de la variance associée au jeu de données et discrimine les sites en fonction de leur richesse en Poaceae xérophytiques, tandis que l'axe 2, qui explique ~45% de la variance associée au jeu de données, discrimine les sites en fonction de leur différentiel de composition en espèces aquatiques et mésophytiques (Figure IV-10a, p.118) Autrement dit, le pôle négatif de l'axe 1 est défini par les sites riches en espèces xérophytiques, tandis que le pôle positif de l'axe 1 est défini par les sites riches en espèces mésophytiques (pôle négatif de l'axe 2) ou aquatiques (pôle positif de l'axe 1). L'analyse de cluster différencie quatre groupes principaux parmi les sites (Figure IV-10b, p.118), chaque groupe pouvant être défini par un profil particulier de composition en graminées (Figure IV-11, p.119). Le groupe A est constitué de 13 sites dont le profil graminéen est composé de 75 à 100% d'espèces xérophytiques (autrement appelé « xerophytic ++ »). Ce groupe rassemble la totalité des sites associés au type steppe (2/2 sites), neuf des 23 sites de type savane, et un des deux sites de type forêt claire (site 17) (Figure IV-11, p.119). Le groupe B correspond à un ensemble de huit sites dont le profil graminéen est à tendance aquatique. Il rassemble la totalité des prairies aquatiques temporaires (7/7 sites) ainsi que le milieu de prairie marécageuse et aquatique associé au Lac Tchad (Figure IV-11, p.119). Compte-tenu du caractère éphémère des prairies aquatiques sur l'année, ce type d'environnement est défini à part de celui du Lac Tchad. Le Lac est caractérisé par un assemblage graminéen composé à 100% d'espèces aquatiques, tandis que les prairies aquatiques temporaires sont caractérisées par un assemblage mixte et éphémère, qui inclut 75-100% d'espèces aquatiques et jusqu'à 25% d'espèces mésophytiques. L'environnement de Lac est

alors associé au profil aquatique, et les environnements de prairies aquatiques temporaires au profil semi-aquatique.

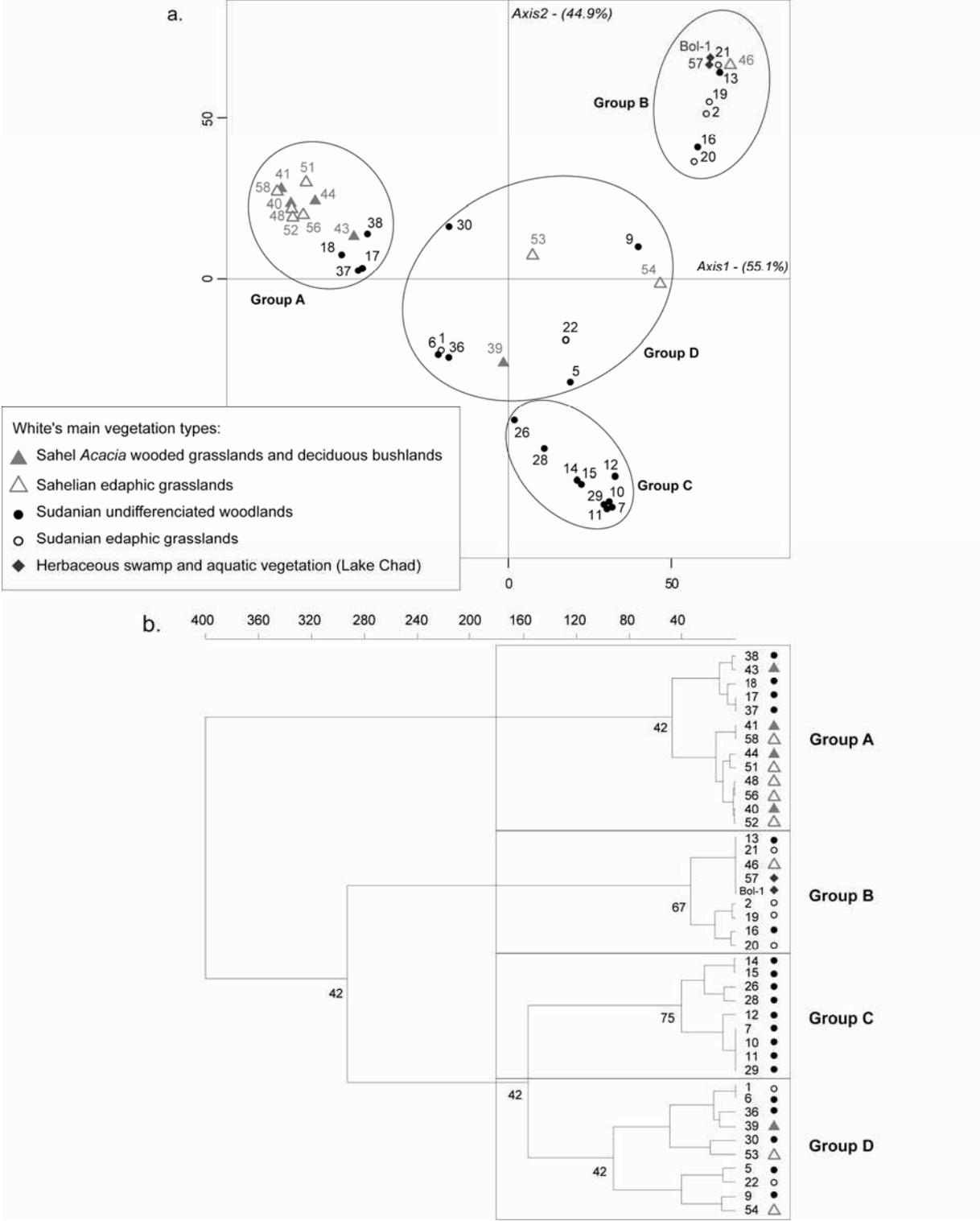


Figure IV-10 Results of the PCA-cluster analysis between modern sites (N=41) and their relative abundance in aquatic, mesophytic and xerophytic grass species. Data of abundance (%) used for the analysis were obtained from score calculation. a. PCA scattering of modern sites and layout of the main groups defined from the associated cluster analysis. b. Clustering analysis (Ward's method) performed on the PCA individuals coordinates. Bootstrap values are indicated for each group.

Le groupe D est constitué de neuf sites dont le profil graminéen est caractérisé par 75 à 100% d'espèces mésophytiques (« mesophytic ++ »). Ce groupe rassemble huit des 23 sites de type savane, et un des deux sites de type forêt claire (site 7) (Figure IV-11, p.119). Le groupe C, enfin, correspond à un ensemble de dix sites dont le profil graminéen peut être qualifié d'intermédiaire compte-tenu de son hétérogénéité. En effet, ce groupe est défini par un assemblage graminéen constitué de 30 à 70% d'espèces mésophytiques, et jusqu'à ~50-55% d'espèces xérophytiques ou aquatiques. Il rassemble la totalité des sites de type patch boisé à *Acacia* (2/2 sites) et de type palmeraie (3/3 sites), ainsi que les cinq sites restants de type savane (trois de type savane arboré/arbustive et deux de type savane boisée) (Figure IV-11, p.119).

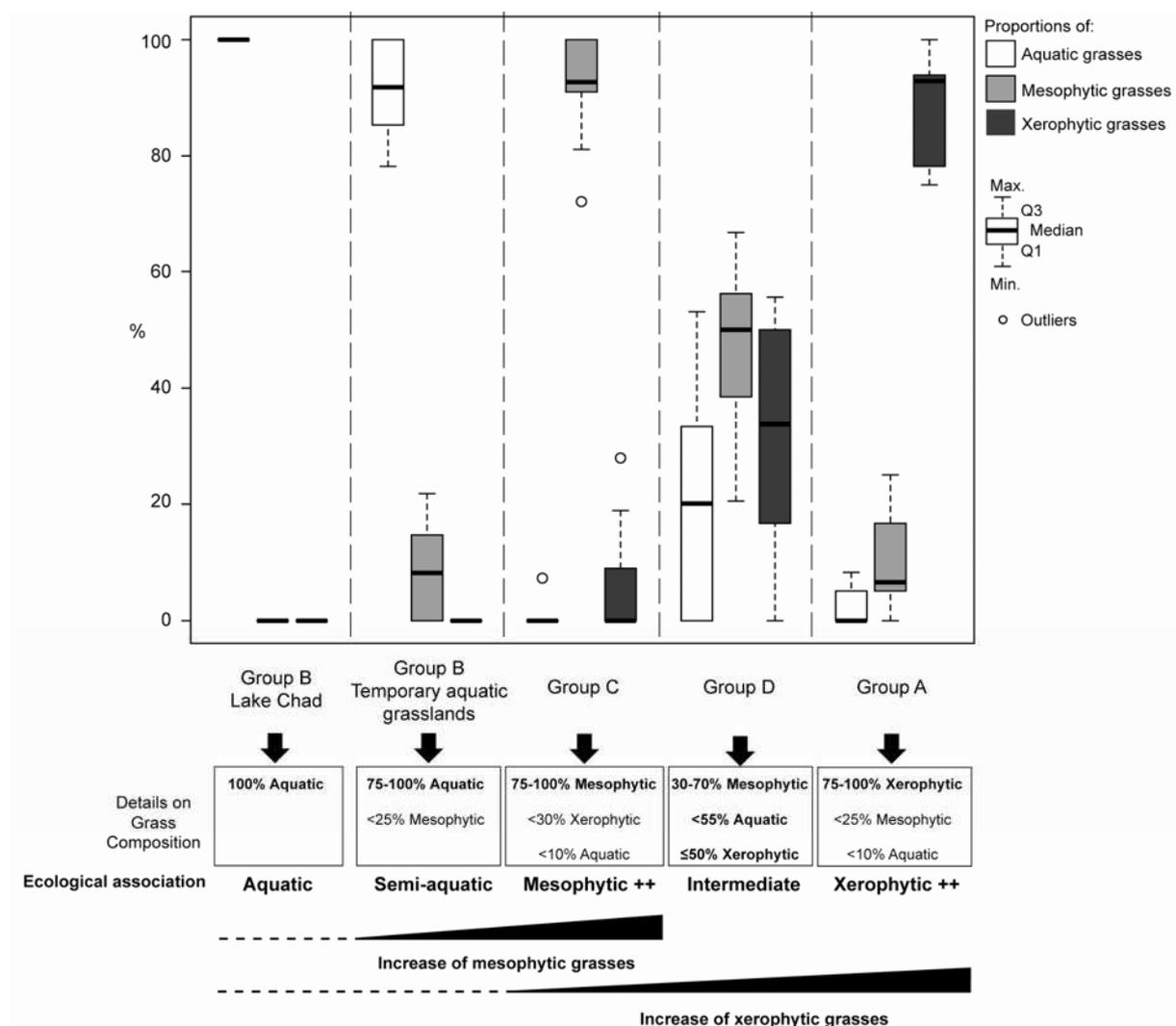


Figure IV-11 Details on grass composition of the different associations defined after the PCA-cluster analysis. Data of abundance (%) presented here were obtained from score calculation. Previous Group 2 was split into two sub-groups referring to Lake Chad on the one side, and temporary aquatic grasslands on the other side. Mesophytic ++ defines the group of sites characterized by abundant mesophytic grass species, and Xerophytic ++ defines the group of sites characterized by abundant xerophytic grass species.

Distribution géographique des associations de Poaceae et comparaison aux types de végétation de White (1983)

La totalité des sites à dominante mésophytique se situe en domaine soudanien, tandis que ~76% (9/13 sites) des sites à dominante xérophytique se situent en domaine sahélien (Figure IV-12, p.120). Parmi les quatre sites à dominante xérophytique observés en domaine soudanien, deux sont notamment très proches de la limite sahélo-soudanienne (sites 37 et 38). De plus, la majorité des sites de composition semi-aquatique (6/7 sites) et intermédiaire (7/10 sites) appartient au domaine soudanien. Parmi les quatre sites de composition semi-aquatique ou intermédiaire observés en domaine sahélien, trois sont notamment situés en zone édaphique (sites 54, 53 et 46).

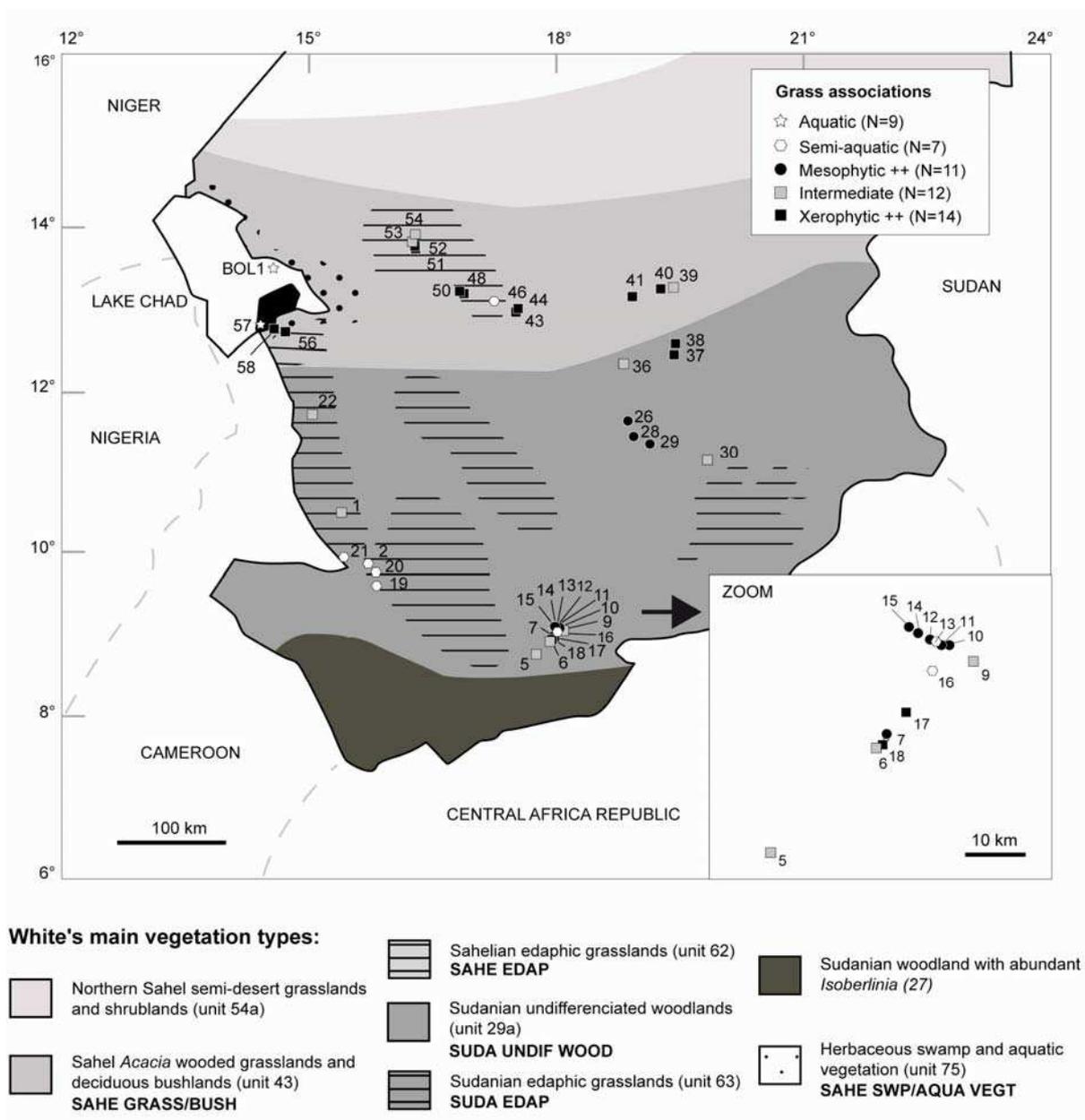


Figure IV-12 Distribution of modern sites according to their grass associations and comparison with the limits of White's main vegetation types.

Contexte climatique associé aux différentes associations écologiques de graminées

La correspondance entre sites à dominance xérophytique et domaine sahélien d'un côté, et sites à dominance mésophytique, semi-aquatique ou intermédiaire et domaine soudanien de l'autre, suggère que la distribution des associations de graminées semble principalement contrainte par le climat. Cette hypothèse est justifiée lorsqu'on examine les caractéristiques climatiques des sites à dominante mésophytique ou xérophytique, et les sites de type semi-aquatique (Figure IV-13, p.122). En effet, la totalité des sites constitués de 75 à 100% d'espèces mésophytiques sont définis par un contexte climatique de type humide, caractérisé par des taux de précipitations annuelles (PANN) et d'humidité relatif annuel (HR) élevés (PANN : 733-965 mm/an et HR : 46-58%), ainsi qu'une longueur de saison sèche (DSL) courte, comprise entre 6 et 8 mois. Parallèlement, la grande majorité des sites de composition semi-aquatique (6/7 sites) est caractérisée par un profil climatique de type humide, proche de celui observé pour les sites à dominante mésophytique (PANN : 852-954 mm/an ; HR : 50-57% ; DSL : 7 mois). Seul le site 46 est caractérisé par des valeurs de PANN (419 mm/an) et HR (40%) plus faibles, et une DSL plus élevée (9 mois). Ainsi, le site 46 possède des caractéristiques climatiques proches de celles observées pour la majorité des sites constitués de 75 à 100% d'espèces xérophytiques (11/13 sites). Ces derniers sont en effet définis par un contexte climatique de type sec, caractérisé par des taux de PANN et HR faibles (PANN : 307-529 mm/an et HR : 38-42%), et une DSL longue, comprise entre 8 et 10 mois. Seuls les sites 17 et 18 ne possèdent aucune unité climatique avec le reste du groupe à dominance xérophytique, puisqu'ils possèdent des valeurs de PANN (965 mm/an), HR (58%) et DSL (6 mois) comparables à celles observées chez le groupe à dominante mésophytique.

A la différence des sites précédents, les sites de composition intermédiaire ne possèdent pas de profil climatique concis, puisqu'ils sont caractérisés par des valeurs de PANN (289 à 965 mm/an), HR (37 à 58%) et DSL (6 à 10 mois) très hétérogènes. Dans le détail, cinq sites de composition intermédiaire (sites 5, 6, 9, 1 et 30) possèdent des caractéristiques climatiques proches de celles des sites à dominante mésophytique, tandis que trois sites (sites 39, 53 et 54) possèdent des caractéristiques climatiques proches de celles des sites à dominante xérophytique. Les sites 22 et 36, enfin, sont définis par des valeurs de PANN et HR intermédiaires entre celles observées pour les sites à dominante mésophytique d'un côté, et les sites à dominante xérophytique de l'autre.

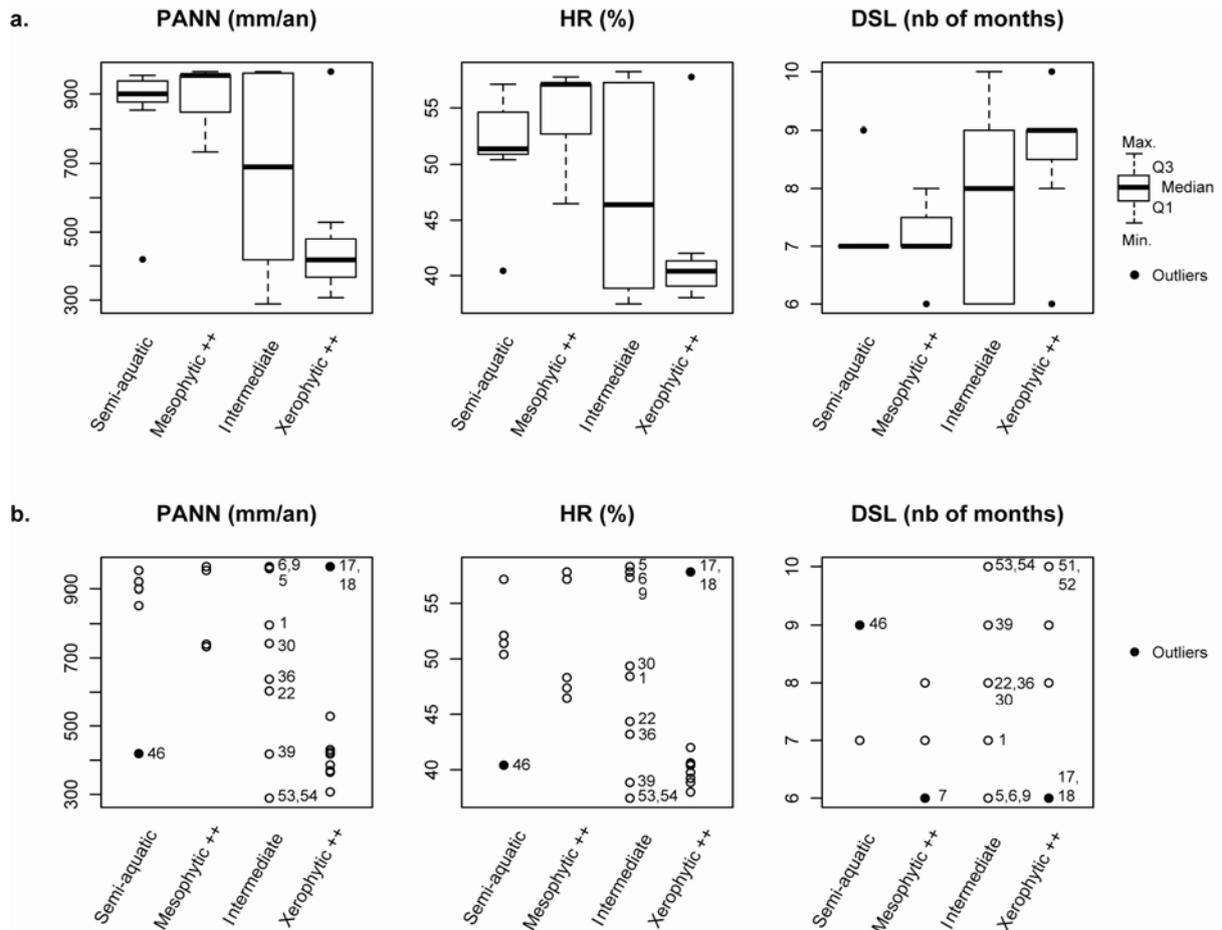


Figure IV-13 Mean annual precipitation (PANN), mean annual relative humidity (HR) and length of the dry season (DSL) observed for the main ecological grass associations defined in Chad (data from CRU, New et al. 2002) from botanical data. a. General pattern (Box-plots); b. Details of the climatic values associated with each site. The climatic pattern of Lake Chad is non-represented here but can be considered as equal to that of the xerophytic ++ grass association. Of course there is no correspondence between the grass association of Lake Chad and climate.

Le signal des indices phytolithiques I_{aq}° , I_{me}° et I_{xe}° dans les sols/sédiments des sites modernes

Après avoir étudié les associations écologiques de graminées rencontrées sur les différents sites du Tchad, c'est le signal des assemblages de phytolithes retrouvés dans les sols/sédiments modernes qui a été étudié dans cette partie.

Evolution du signal des indices sur l'échelle latitudinale

Sur une échelle latitudinale, deux paliers sont perceptibles dans la distribution des valeurs des indices I_{me}° et I_{xe}° (échantillons de Lac exclus). Le premier palier intervient autour de $11^{\circ}37'N$ (entre les sites 26 et 28), et concerne l'indice I_{me}° . En-dessous de cette latitude, la majorité des échantillons (21/24) est caractérisée par des valeurs d' $I_{me}^{\circ} \geq 17.7\%$, tandis qu'au-dessus de cette latitude, la majorité des échantillons (14/21) est caractérisée par des valeurs d' $I_{me}^{\circ} < 17.7\%$.

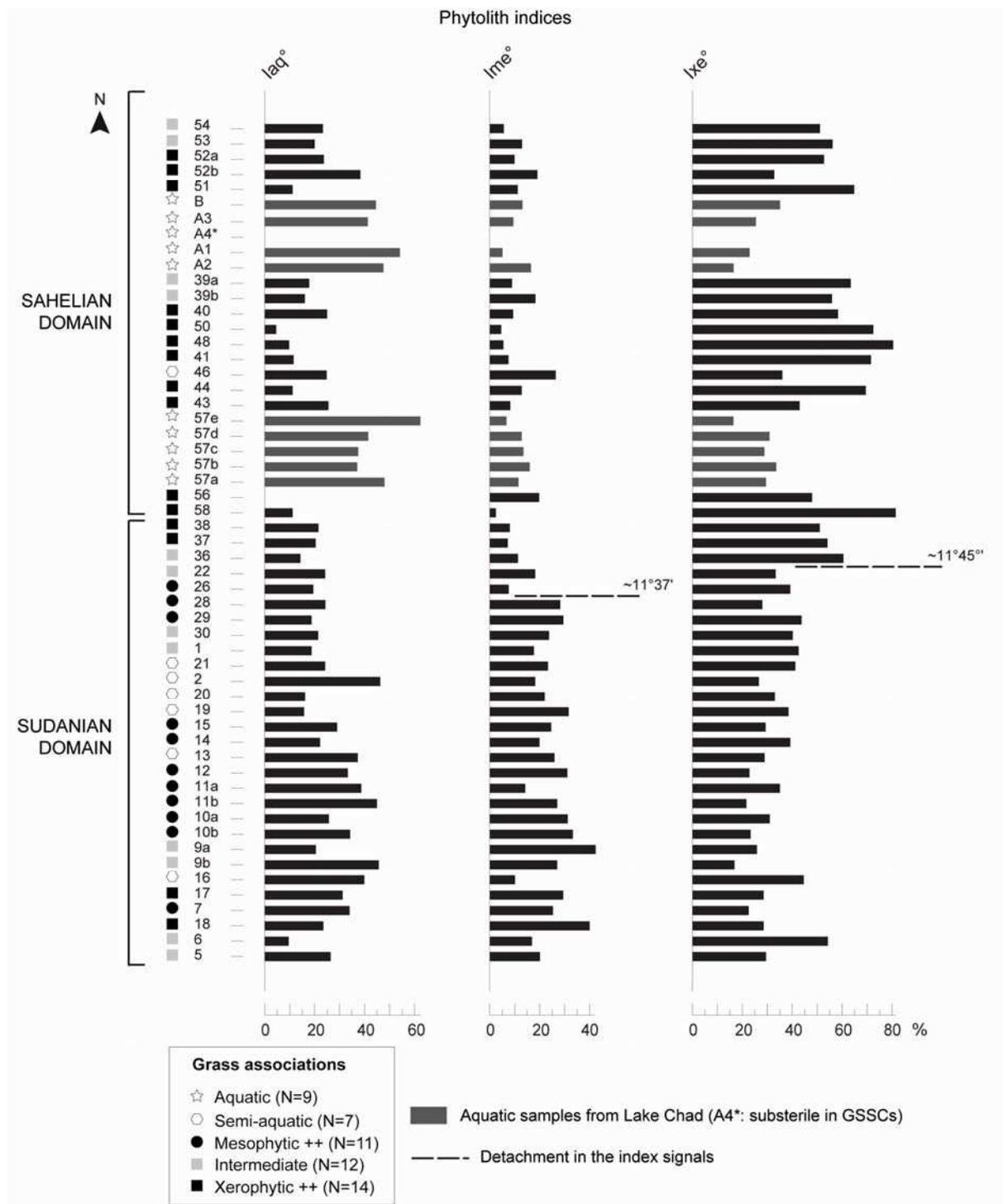


Figure IV-14 Signal of the phytolith indices Iaq°, Ime°, and Ixe° in modern soils/sediments from Chad. On a latitudinal scale, two main steps can be seen in the distribution of the Ime° and Ixe° indices respectively (samples from Lac Chad excluded). The first step occurs at ~11°37'N (between sites 26 and 28), and for the Ime° index. Below this latitude, most of samples (21/24) are characterized by high Ime° values (≥17.7%), whereas above this latitude, most of samples (14/21) are characterized by low Ime° values (<17.7%). The second step occurs at ~11°45'N (between sites 22 and 36), and the Ixe° index. Below this latitude, most of samples (16/19) are characterized by low Ixe° values (<47%), while above this latitude, most of samples (25/26) are characterized by high Ixe° values (≥47%). Also, even if these steps occur separately, they are very close in a latitudinal scale. Note, however, that their positions are slightly below the sahelo-sudanian limit defined by White (1983). In parallel, the Iaq° index reached its maximum values in Lake Chad samples (37 to 62%) and rarely exceed 37% of other samples from Chad (only in 6/45 samples).

Le deuxième palier intervient autour de 11°45'N (entre les sites 22 et 36), et concerne l'indice I_{xe}° . En dessous de cette latitude, la majorité des échantillons (16/19) est caractérisée par des valeurs d' $I_{xe}^{\circ} < 47\%$, tandis qu'au-dessus de cette latitude, la majorité des échantillons (25/26) est caractérisée par des valeurs d' $I_{xe}^{\circ} \geq 47\%$. Aussi, même si ces paliers interviennent séparément, ils restent très proches sur l'échelle latitudinale. Notamment, leurs positions latitudinales sont légèrement en-deçà de la limite sahélo-soudanienne définie par White (1983). Sans surprise, l'indice I_{aq}° atteint quant à lui ses valeurs maximales au niveau du Lac Tchad (37 à 62%) et dépasse rarement les 37% chez les autres échantillons du Tchad (seulement chez 6/45 échantillons).

Les indices permettent-ils de retrouver les associations écologiques de graminées rencontrées sur les différents sites ?

L'indice I_{aq}° atteint une valeur moyenne de $\sim 46\%$ chez le groupe de composition exclusivement aquatique (Lac Tchad), contre des valeurs moyennes comprises entre ~ 19 et $\sim 30\%$ chez les autres groupes de sites (Figure IV-15, p.124).

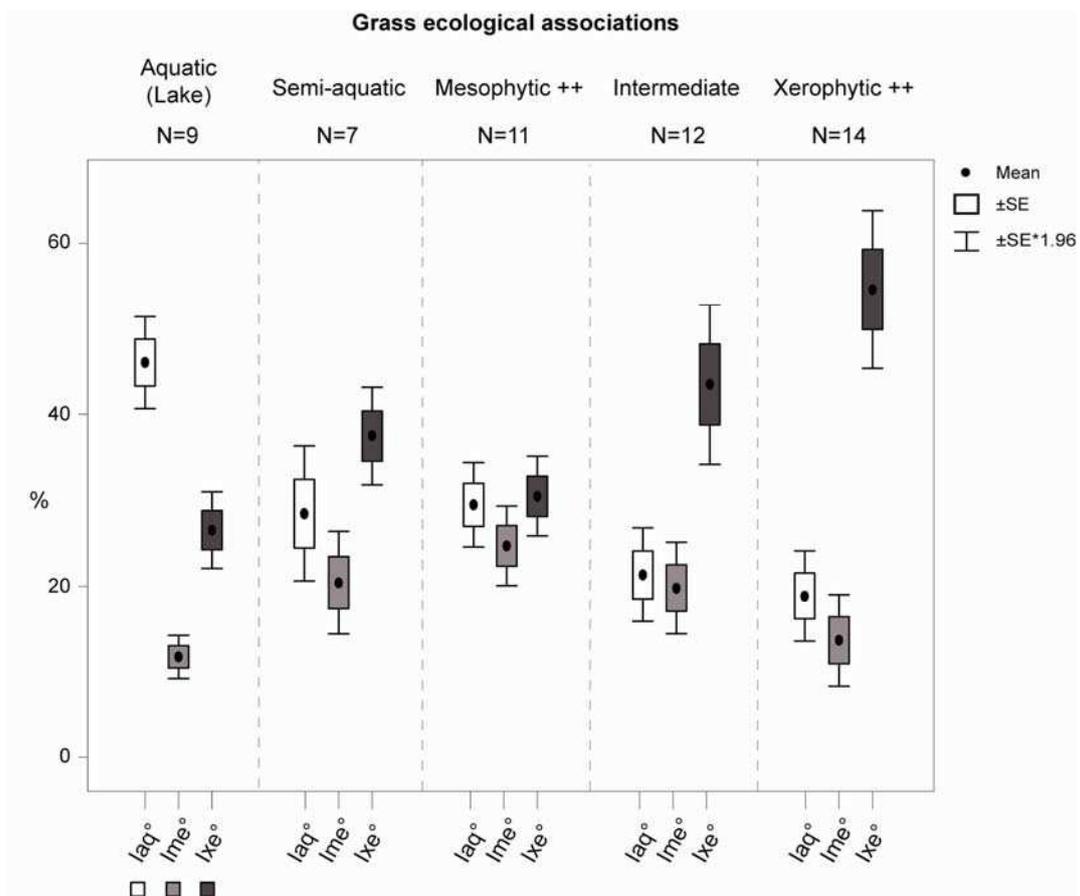


Figure IV-15 Descriptive statistics of the different grass indices I_{aq}° , I_{me}° and I_{xe}° calculated for each group of modern sites: aquatic, semi-aquatic, mesophytic ++, intermediate, and xerophytic ++. Mean values, standard error of the mean (SE) and 95% confidence interval of the mean ($SE \times 1.96$) are given. N: number of samples. This figure shows the correspondence between grass phytolith indices calculated from soil phytolith assemblages, and types of grass associations observed on sites.

L'indice I_{me}° , quant à lui, atteint une valeur moyenne de ~25% pour les sites à dominante mésophytique, de ~20% pour les sites de composition semi-aquatique et intermédiaire, et de ~12 et ~14% pour les sites aquatiques et les sites à dominante xérophytique respectivement. Enfin, l'indice I_{xe}° atteint une valeur moyenne de ~55% pour les sites à dominante xérophytique, de ~44 et ~38% pour les sites de composition intermédiaire et semi-aquatique, et de ~31 et ~27% pour les sites aquatiques et les sites à dominante mésophytique respectivement.

Le signal de l'indice I_{aq}° pour les sites aquatiques (Lac Tchad) est significativement différent (seuil de 5%) de celui obtenu chez les autres sites (Table IV-3, p.125). Les différences observées pour l'indice I_{me}° sont significatives entre les sites à dominante mésophytique et les sites aquatiques, ainsi qu'entre les sites à dominante mésophytique et les sites à dominante xérophytique. Les différences observées pour l'indice I_{xe}° sont significatives entre les sites aquatiques et les sites à dominante xérophytique, ainsi qu'entre les sites à dominante mésophytique et les sites à dominante xérophytique. Chez les sites de composition semi-aquatique ou intermédiaire, le profil des valeurs moyennes des différents indices manque clairement d'unité par rapport aux autres groupes de sites. Pour preuve, aucune différence significative n'est observée dans les valeurs des indices I_{me}° , et I_{xe}° entre les sites de type semi-aquatique et les autres groupes de sites. Parallèlement, aucune différence significative n'est observée dans les valeurs des indices I_{aq}° et I_{me}° entre les sites de composition intermédiaire et les autres groupes de sites. Seules les valeurs de l'indice I_{xe}° sont statistiquement différentes entre les sites de composition intermédiaire et les sites aquatiques.

Table IV-3 Results on pairwise comparisons (Tukey's HSD test) of environmental groups according to the grass index signal of their phytolith assemblages. The indices which lead to significant difference between pairwise ($p < 0.05$) are given.

	Aquatic	Semi-aquatic	Mesophytic ++	Inter
Aquatic				
Semi-aquatic	I_{aq}°			
Mesophytic ++	$I_{aq}^{\circ}, I_{me}^{\circ}$	-		
Intermediate	$I_{aq}^{\circ}, I_{xe}^{\circ}$	-	-	
Xerophytic ++	$I_{aq}^{\circ}, I_{xe}^{\circ}$	-	$I_{me}^{\circ}, I_{xe}^{\circ}$	-

L'analyse de cluster montre que la combinaison des indices I_{aq}° , I_{me}° , et I_{xe}° permet de retrouver ~70 à 100% des groupes aquatique, semi-aquatique, à dominante mésophytique et à dominante xérophytique, et de séparer les assemblages des sites de composition graminéenne intermédiaire en deux ensembles. La majorité des échantillons des sites à dominante xérophytique (~79%, 11/14 éch.) se distingue de la totalité des échantillons du Lac Tchad, ou des sites de composition semi-aquatique ou à dominante mésophytique. De plus, la totalité des échantillons du Lac Tchad (9/9 éch.) se retrouvent dans un ensemble distinct de celui rassemblant la majorité des sites à dominance mésophytique (~70%, 9/13 éch.) ou semi-aquatique (~71%, 5/7 éch.). Enfin, ~60% (6/10) des échantillons prélevés sur les sites de composition intermédiaire ont un signal proche de celui

observé pour la majorité des sites à dominante xérophytique, tandis que les 40% (4/10) restants ont un signal proche de celui observé pour la majorité des sites à dominante mésophytique. Ce dernier résultat explique donc le manque d'unité observé précédemment dans le signal des indices chez les sites de composition intermédiaire. Parallèlement, si les sites semi-aquatiques n'apparaissent pas posséder de signal distinct, c'est parce que ces derniers ont un signal proche des sites à dominante mésophytique, et de certains sites de composition intermédiaire.

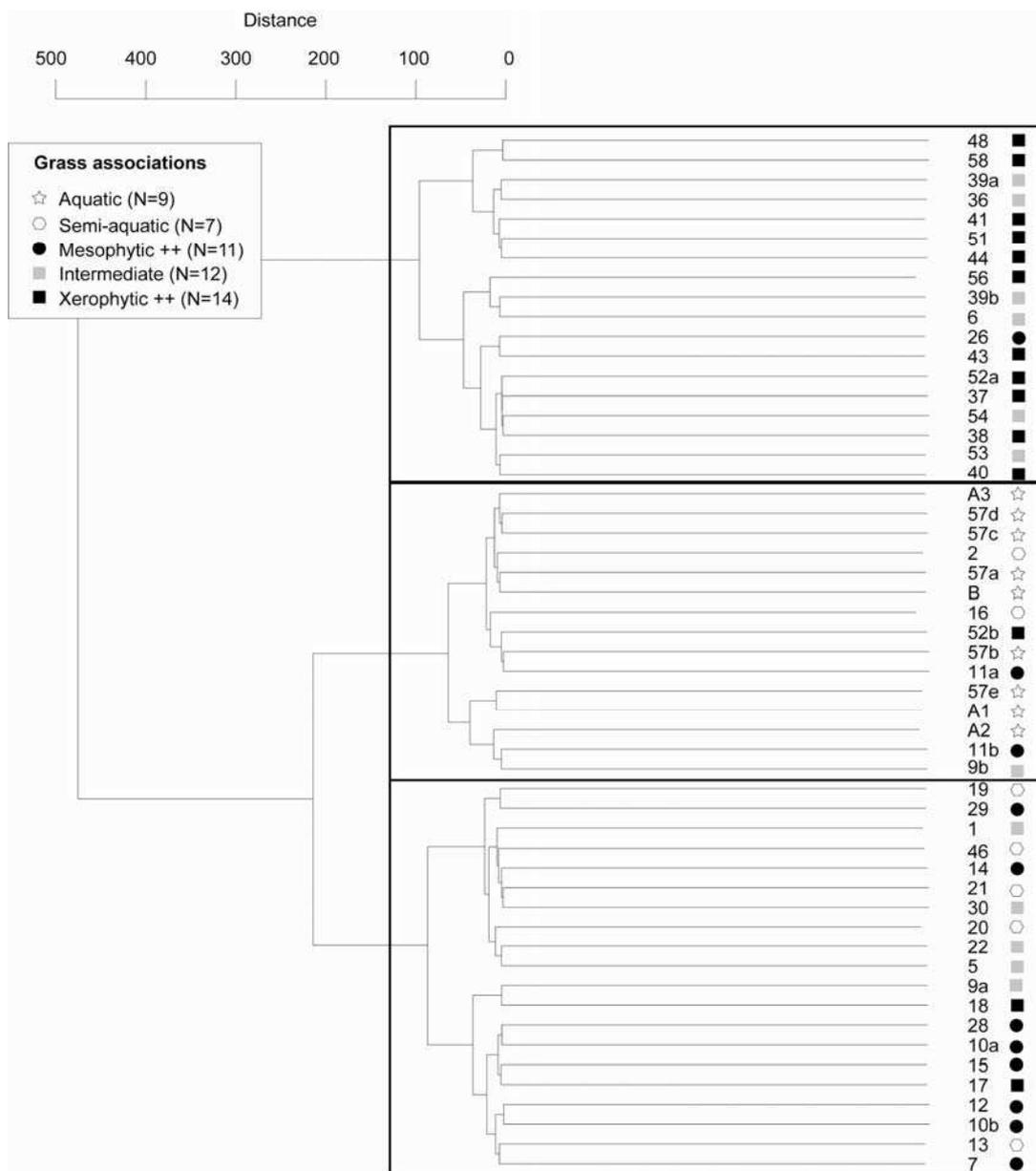


Figure IV-16 Clustering analysis (Ward's method) performed on the I_{aq}° , I_{me}° , and I_{xe}° index values of the different modern assemblages. Grass association mapping was realized *a posteriori*. This analysis indicates that the combination of I_{aq}° , I_{me}° and I_{xe}° grass phytolith indices allows to find ~70-100% of the aquatic, semi-aquatic, mesophytic ++, and xerophytic ++ grass associations. Note that phytolith assemblages from sites of intermediate grass association split into two groups: the first is closed to the semi-aquatic/mesophytic ++ grass associations, whereas the second is closed to the xerophytic ++ grass association.

IV.2.2.2 La physionomie de la végétation

• Démarche analytique

La structure du milieu est un trait important des environnements dans la mesure où elle conditionne largement la répartition des espèces animales. A l'échelle paléontologique, la reconstruction des propriétés physionomiques des végétations permet notamment de discuter de la présence/absence, et/ou distribution de certains taxons fossiles. Dans le cas des sites à Hominines anciens, la densité ligneuse et/ou le degré d'ouverture/fermeture de la végétation constituent des propriétés importantes des milieux dans la mesure où elles ont été souvent invoquées pour expliquer l'émergence de la bipédie (voir Kingston, 2007 pour plus de détails).

Dans le but de contraindre mes interprétations des assemblages phytolithiques fossiles, j'ai voulu évaluer dans cette partie le potentiel des phytolithes à caractériser la structure des végétations actuelles présentes au Tchad. Autrement dit, existe-t-il des différences entre les assemblages phytolithiques retrouvés dans les sols/sédiments des milieux de forêt claire, savane, ou steppe par exemple ? Si oui, quelles sont ces différences ? Aussi, est-ce que la densité de couverture ligneuse présente sur les sites est facilement appréciable à partir des assemblages de phytolithes ?

Le signal des assemblages de phytolithes retrouvés dans les sols/sédiments modernes a été appréhendé suivant trois approches distinctes :

1- En utilisant la valeur morphologique générale des phytolithes comme marqueur des différents types physionomiques de végétation. Les huit grandes catégories morphologiques de phytolithes distinguées dans la classification ont donc été utilisées : les GSSCs (« grass silica short cells » ou cellules courtes de graminées), les phytolithes aciculaires, en blocs, allongés, globulaires, les structures épidermiques silicifiées, les corps et les plaques polyédriques (Table III-1, p.59). Une analyse en composante principale (ACP) a été réalisée dans le but de caractériser les principales catégories morphologiques de phytolithes impliquées dans la ségrégation des assemblages. Les proportions respectives des principales catégories morphologiques de phytolithes impliquées dans l'ACP ont ensuite été appréciées pour les différents types physionomiques de végétation rencontrés au Tchad à partir de représentation en boîtes à moustaches (« box-plots »). Un test de comparaison a finalement permis de valider/invalider les différences observées entre groupes.

2- En utilisant la valeur taxonomique/environnementale de chacun des types de phytolithes comme marqueur des différents types physionomiques de végétation, ou de la densité de couverture ligneuse. En effet, mêmes si certaines catégories morphologiques de phytolithes sont exclusivement (cas des GSSCs) ou principalement (cas des formes globulaires) produites par un type de plantes particulier (Poaceae ou espèces ligneuses respectivement dans ces deux exemples), certaines

catégories morphologiques ne possèdent pas d'identité taxonomique claire (cas des phytolithes en blocs qui peuvent être produits à la fois par des espèces herbacées et ligneuses). Ainsi, après avoir défini quels types de phytolithes parmi les catégories aciculaires, en bloc, allongées, globulaires, corps et plaques polyédriques étaient principalement produits par les espèces herbacées, ligneuses (surtout arbres/arbustes) ou les deux (types à caractère ubiquiste), j'ai regardé si ce nouveau niveau de résolution permettait d'améliorer la discrimination des différents types physiologiques de végétation rencontrés au Tchad. Pour cela, les abondances relatives des phytolithes « indicateurs d'herbacées », « indicateurs de ligneux » et à caractère ubiquiste dans les assemblages ont été appréciées à partir d'un diagramme ternaire. J'ai également observé si l'abondance des phytolithes définis comme « indicateurs de ligneux » permettait de caractériser la densité de couverture ligneuse observée sur l'ensemble des sites explorés. La valeur taxonomique/environnementale des phytolithes a été définie à partir de mes travaux d'observation des assemblages de Poaceae et Cyperaceae étudiés dans ce mémoire, mais surtout à partir des travaux d'extraction, d'observation et de description des assemblages de phytolithes produits par les plantes et trouvés disponibles dans la littérature (Parry and Smithson, 1964; Scurfield et al., 1974; Piperno, 1988; Ollendorf, 1992; Kondo et al., 1994; Bowdery et al., 2001; Ball, 2002; Strömberg, 2003; Thorn, 2004; Bamford et al., 2006; Albert et al., 2009; Mercader et al., 2009; Eichhorn et al., 2010). Le modèle d'assignation que je propose doit donc être vu comme un essai, puisqu'il est limité aux connaissances actuelles sur les assemblages de phytolithes produits par les plantes. Cette démarche d'assignation rejoint celle initialement développée par Strömberg (2004; 2007) pour la reconstruction des paléoenvironnements cénozoïques d'Amérique du Nord ou d'Asie Mineure, et reprise pour la reconstruction de paléoenvironnements holocène (Neumann et al., 2009) et pliocène d'Afrique tropicale (Barboni et al., 2010).

3- En utilisant différents proxies « phytolithes » comme marqueurs de la densité de couverture ligneuse. Ces proxies correspondent aux phytolithes globulaires (%), à l'indice D/P° , et aux phytolithes « indicateurs de ligneux » (déjà mentionné dans le paragraphe précédent). Différents pourcentages de phytolithes globulaires ont été calculés : un rassemblant tous les types de globulaires (décorés et lisses), un rassemblant les types de globulaires décorés seuls (épineux compris), et un dernier rassemblant les types de globulaires décorés, épineux exclus. Les globulaires décorés sont principalement produits par les espèces ligneuses dicotylédones (Scurfield et al., 1974; Kondo et al., 1994; Bowdery et al., 2001; Strömberg, 2003; Bamford et al., 2006; Albert et al., 2009; Mercader et al., 2009), tandis que les globulaires épineux sont principalement produits par la famille des Arecaceae (palmiers). Les globulaires lisses, quant à eux, sont produits à la fois par des espèces herbacées et ligneuses (Piperno, 1988; Kondo et al., 1994; Mercader et al., 2009), mais sont toujours présents en abondance dans les milieux forestiers (Runge, 1999; Barboni et al., 2007). L'indice D/P° (Bremond et al., 2008b) correspond au ratio du nombre de phytolithes globulaires granuleux (produits principalement par les espèces ligneuses dicotylédones) sur le nombre de GSSCs (exclusivement

produits par les graminées). L'indice D/P a été proposé pour la première fois par Alexandre et al. (1997) comme indicateur de la densité du couvert arboré dans les milieux d'Afrique tropicale. Dans sa première version, cet indice correspondait au ratio de l'ensemble des phytolithes globulaires, sur la somme des phytolithes GSSCs, bulliformes, aciculaires et allongés. La dernière version de l'indice utilisé ici (D/P°) n'intègre pas les phytolithes bulliformes, aciculaires et allongés, dont la production peut être contrainte par l'environnement (Bremond et al., 2008b).

• Résultats

Comparaison des assemblages en fonction des catégories morphologiques de phytolithes

Les deux premiers axes de l'ACP expliquent ~92.3% de la variance associée au jeu de données. L'axe 1 possède le plus fort poids, avec ~73.5% de variance expliquée, contre 18.8% pour l'axe 2 (Figure IV-17, p.130). L'axe 1 oppose les assemblages riches en GSSCs, des assemblages pauvres en GSSCs et caractérisés par des proportions de « cellules longues » (ex. phytolithes allongés, blocs, aciculaires) ou de phytolithes globulaires en moyenne plus élevées (Figure IV-17, p.130). L'axe 1 mesure donc la proportion relative de GSSCs dans les assemblages phytolithiques. En outre, la variable « GSSCs » est très bien représentée sur l'axe 1 puisque sa valeur de contribution est au moins deux fois plus élevée (0.877) que la valeur de contribution moyenne observée (0.354) (Table IV-4, p.131). Les variables « phytolithes en blocs » et « globulaires » sont également assez bien représentées sur l'axe 1 puisque leurs valeurs de contribution absolues (0.302 et 0.298 respectivement) sont proches de la moyenne observée (0.354). Les autres variables phytolithiques, quant à elles, participent peu (phytolithes allongés et aciculaires) voire pas du tout (structures épidermiques silicifiées, corps et plaques polyédriques) à la formation de l'axe 1 (Table IV-4, p.131). La distribution des échantillons sur l'axe 1 dépend donc principalement de leur proportion respective de GSSCs, blocs et globulaires. Les plus fortes valeurs de contribution à l'axe 1 concernent la totalité des échantillons des zones boisées temporairement marécageuses (éch. 50, 53, et 54) et des prairies aquatiques temporaires (éch. 2, 13, 16, 19, 20, 21 et 46), ainsi que sept échantillons de savane (éch. 56, 58, 26, 28, 10a, 10b et 6), cinq échantillons associés aux marécages à couvert herbacé mixte du Lac Tchad (éch. A1, A2, A3, A4, B), et trois échantillons de palmeraies (éch. 39a, 39b et 22) (Table IV-4, p.131).

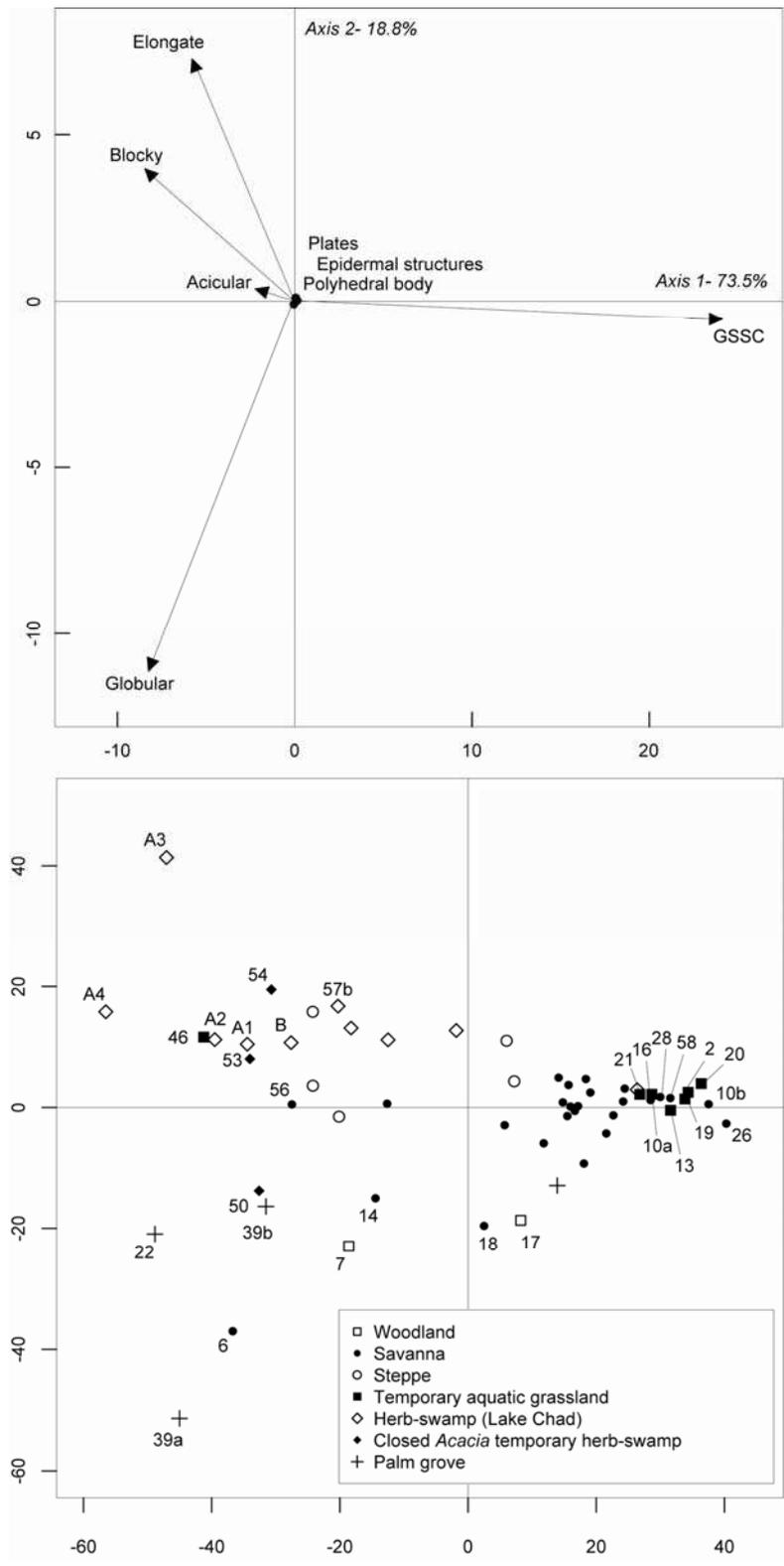


Figure IV-17 Scatter plot of the modern soil samples and of all phytolith types (main morphological categories) resulting from the PCA. The two first axes explain ~92.3% of the variance explaining. IDs sample on the scatter plot correspond to samples which contribute the most to axes (see Table IV-4, p.131 for details). Distribution of assemblages is mostly influenced by their respective proportions of GSSC, globular, elongate and blocky types (see Table IV-4 for contribution values of phytolith variables on axes). Axis 1 discriminates temporary aquatic grasslands and most of savannas (positive pole) from other environments (negative pole), whereas axis 2 discriminates swamp vegetation (Lake Chad), closed *Acacia* herb-swamp, and steppes from palm groves, woodlands and some savannas.

Table IV-4 Contribution of phytolith variables (a) and phytolith assemblages (b) on axes 1 and 2 of the PCA (Figure IV-17, p.130). Contribution values that exceed the mean value of contributions are considered as strong (see calculation above), and are indicated in bold. Note that contribution values of blocky and globular phytolith variables on axis 1 on the one hand, and of blocky on axis 2 on the second hand, are high even if they not exceed the mean value of contributions.

a. Contributions (=loadings) of the 8 phytolith variables (ujk) on axes 1 and 2

Phytolith variables	Axis 1	Axis 2
GSSC	0.877	-0.042
Acicular	-0.067	0.022
Blocky	-0.302	0.280
Elongate	-0.215	0.534
Epidermal structures	0.005	0.002
Globular	-0.298	-0.796
Polyhedral body	-0.002	-0.007
Polyhedral plates	0.002	0.007

Strong contributions are considered for:

$$|ujk| > 1/\sqrt{p}$$

where k: axis (1 or 2)

j: variable

p: number of variables

Here: $1/\sqrt{p}=0.354$

b. Contributions (=scores) of the 57 phytolith assemblages (cik) on axes 1 and 2

Sites	Axis 1	Axis 2	Sites	Axis 1	Axis 2
54	-30.673	19.472	37	22.693	-1.317
53	-34.028	8.003	36	17.171	0.211
52a	7.227	4.313	22	-48.849	-20.943
52b	6.043	10.993	26	40.307	-2.683
51	-24.213	15.802	28	30.008	1.721
B	-27.596	10.705	29	18.407	4.693
C1	-20.102	-1.531	30	24.212	0.958
C2	-24.192	3.568	1	14.810	0.816
A3	-47.040	41.366	21	26.807	2.152
A4	-56.506	15.811	2	36.389	3.939
A1	-34.432	10.442	20	34.351	2.483
A2	-39.498	11.209	19	33.836	1.368
39a	-45.012	-51.352	15	18.090	-9.284
39b	-31.526	-16.366	14	-14.416	-15.023
40	11.826	-5.923	13	28.684	2.171
50	-32.585	-13.763	12	15.703	3.694
48	-12.612	0.605	11a	16.673	-0.576
41	15.996	0.119	11b	14.148	4.909
46	-41.217	11.622	10a	28.494	1.198
44	15.506	-1.430	10b	37.537	0.524
43	19.104	2.438	9a	21.588	-4.311
57e	-1.837	12.710	9b	5.741	-2.941
57d	-18.245	13.119	16	31.607	-0.483
57c	-12.480	11.168	17	8.220	-18.665
57b	-20.280	16.735	7	-18.594	-22.978
57a	26.400	2.932	18	2.523	-19.604
56	-27.455	0.488	6	-36.678	-37.026
58	31.582	1.538	5	13.925	-12.893
38	24.457	3.099			

Strong contributions are considered for:

$$|cik| > \sqrt{\lambda_k}$$

where k: axis (1 or 2)

i: site

λ : eigenvalue

Here:

$$\sqrt{\lambda_1}=27.325$$

$$\sqrt{\lambda_2}=13.812$$

Parmi les principaux contributeurs à l'axe 1, les prairies aquatiques temporaires ainsi que les échantillons de savane se distribuent dans la partie positive de l'axe 1, et s'opposent ainsi aux échantillons des zones boisées temporairement marécageuses, des prairies marécageuses/aquatiques de l'archipel de Bol (nord du Lac Tchad), et des palmeraies (Figure IV-17, p.130). L'axe 2 oppose les assemblages riches en « cellules longues » (ex. phytolithes allongés, blocs, aciculaires), des assemblages riches en globulaires (Figure IV-17, p.130). L'axe 2 mesure donc les proportions relatives de « cellules longues », et globulaires dans les assemblages phytolithiques. Les variables « phytolithes allongés » et « globulaires » sont très bien représentées sur l'axe 2 puisque leurs valeurs de contribution absolues (0.534 et 0.796 respectivement) dépassent de loin la valeur de contribution moyenne observée (0.354) (Table IV-4, p.131). La variable « phytolithes en blocs » est également assez bien représentée sur l'axe 2 puisque sa valeur de contribution (0.280) est proche de la moyenne observée (Table IV-4, p.131). Les autres variables phytolithiques, quant à elles, ne participent que très peu ou pas à la formation de l'axe 2 (Table IV-4, p.131). Les plus fortes valeurs de contribution à l'axe 2 concernent la totalité des échantillons associés aux forêts claires (éch. 7 et 17), trois échantillons de savane (éch. 6, 14 et 18), trois échantillons de marécages (éch. A1, A2, A3, A4 et 57b), un échantillon de palmeraie (éch. 39a), et un échantillon de zone boisée temporairement marécageuse (éch. 50) (Table IV-4, p.131). Parmi les principaux contributeurs à l'axe 2 cités précédemment, les prairies marécageuses et aquatiques ainsi que les zones boisées temporairement marécageuses se distribuent dans la partie positive de l'axe 2, et s'opposent ainsi aux échantillons de savane, forêt claire, et palmeraie (Figure IV-17, p.130).

D'après la Figure IV-18 (p.133), la plupart des prairies aquatiques temporaires et des milieux de savane sont caractérisés par des proportions de GSSCs élevées, comprises entre ~74 et ~82%, et ~54 et ~87% respectivement. Au contraire, les zones boisées temporairement marécageuses sont caractérisées par des proportions de GSSCs faibles, comprises entre ~20 et ~23%, tandis que les zones marécageuses du Lac Tchad, et les palmeraies, sont caractérisées par des proportions de GSSCs à première vue assez hétérogènes (comprises entre ~2 et ~74%, et ~8 et ~64% respectivement). Le pourcentage de GSSCs est cependant <33% chez la moitié des échantillons associés au Lac Tchad, et <14% chez la moitié des échantillons de palmeraies. Parallèlement, les forêts claires et steppes sont caractérisées par des proportions de GSSCs intermédiaires, comprises entre 34 et 58%, et 30 et 57% respectivement.

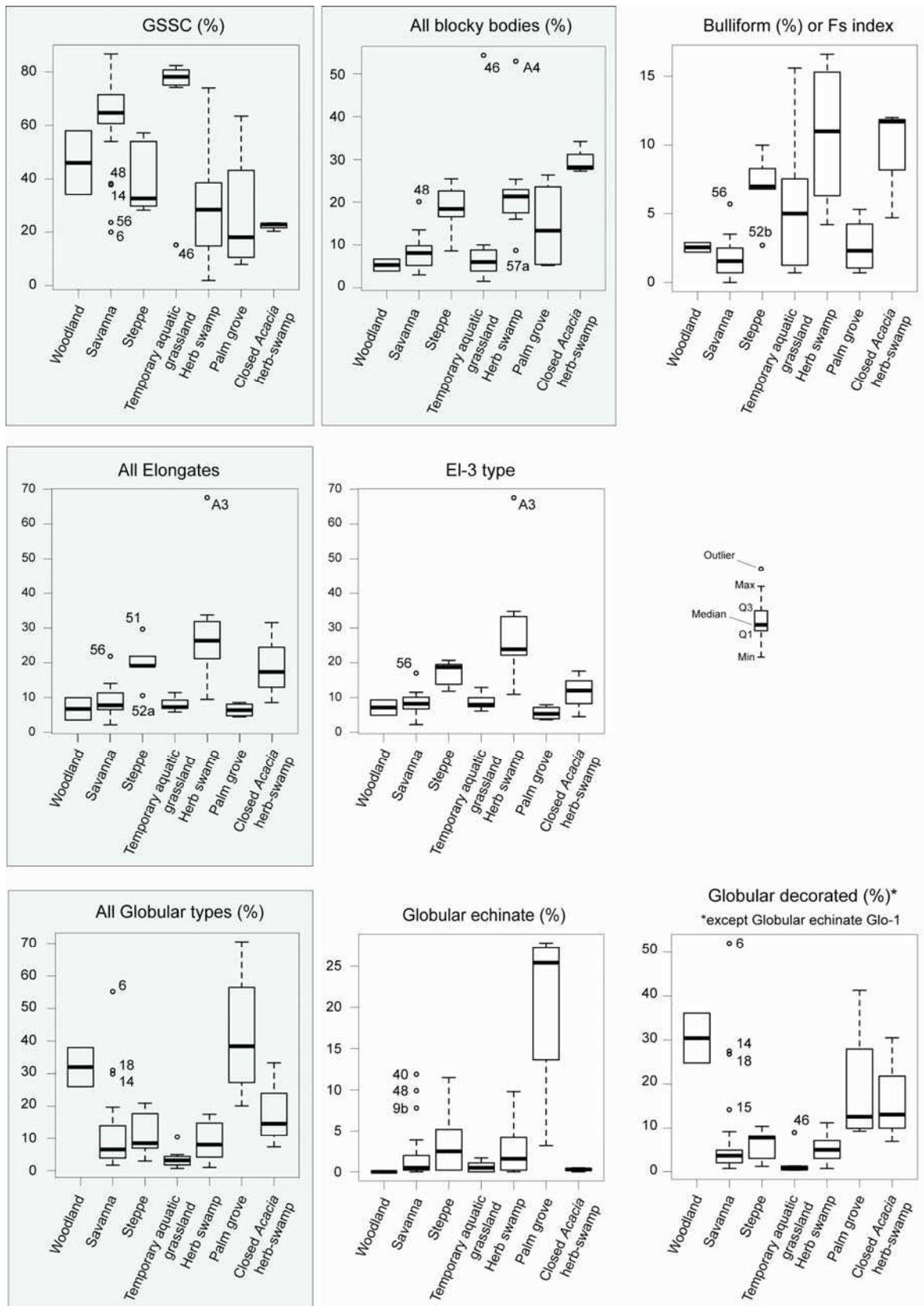


Figure IV-18 Abundance pattern (%) of the main phytolith categories implied on the distribution of phytolith assemblages (see PCA and table of contributions on p.130 and p.131). Main phytolith categories are presented in grey. Details of abundance are also given for some types belonging to the blocky types (bulliform: Blo4,-5 types), elongate types (EI3 type) and globular types (globular echinate: Glo1, and other globular decorated: Glo2,-3,-4,-7,-8,-9).

Les proportions de GSSCs sont significativement différentes (au seuil $p=0.05$) entre les échantillons de savane et les échantillons de marécages du Lac Tchad, entre les échantillons des prairies aquatiques temporaires et ceux associés au Lac Tchad, et entre les échantillons des prairies aquatiques temporaires et ceux associés aux palmeraies (Table IV-5, p.134).

Table IV-5 Results on pairwise comparisons (multiple comparison test after Kruskal-Wallis) of modern types of vegetation according to their phytolith signals. The phytolith categories which lead to significant differences between group ($p<0.05$) are indicated at each comparison.

	Woodland	Savanna	Steppe	Temporary aquatic grassland	Herb swamp (Lake Chad)	Palm grove
Woodland (N=2)						
Savanna (N=23)	-					
Steppe (N=5)	-	-				
Temporary aquatic grassland (N=7)	Glo. decorated	-	-			
Herb swamp (Lake Chad) (N=10)	-	GSSC, Blocky bodies (Bulliform), Elongate (El-3 type),	-	GSSC, Elongate (El-3 type)		
Palm grove (N=4)	Glo. echinate	-	El-3 type	GSSC, Globular (Glo. decorated)	Elongate (El-3 type)	
Temporary Closed-swamp (N=3)	-	Blocky bodies	-	Glo. decorated	-	-

Les zones boisées temporairement marécageuses, ainsi que la plupart des échantillons associés aux marécages du Lac Tchad sont caractérisées par des proportions de blocs élevées, comprises entre 27 et 34%, et 16 et 25% respectivement (Figure IV-18, p.133). Chez un échantillon particulier du Lac Tchad (éch. A4), les blocs atteignent même près de 53%. Les blocs sont également bien représentés chez les milieux de steppe ($\geq 16\%$ chez 4/5 éch.) et certaines palmeraies ($\geq 21\%$ chez la moitié des éch.). Au contraire, les forêts claires, savanes et prairies aquatiques temporaires sont caractérisées par des proportions de blocs faibles et $\leq 13.5\%$ (sauf exceptions : éch. 48 et 46). Au sein des blocs, les bulliformes ne dépassent pas 6% dans les échantillons de forêt claire, savane, et palmeraie (Figure IV-18, p.133). Au contraire, les bulliformes sont $>6\%$ chez la plupart des échantillons de steppe, du Lac Tchad (où elles atteignant près de $\sim 17\%$), et des zones boisées temporairement marécageuses. Les bulliformes atteignent également les valeurs de ~ 9 et $\sim 16\%$ chez deux échantillons de prairie aquatique temporaire (éch. 46 et 21). Les proportions de phytolithes en blocs, ou bulliformes, sont significativement différentes entre les échantillons de savane et les échantillons du Lac Tchad (Table IV-5, p.134). Les proportions de phytolithes en blocs sont également significativement différentes

entre les échantillons de savane et les échantillons des zones boisées temporairement marécageuses (Table IV-5, p.134).

Les phytolithes allongés, quant à eux, sont bien représentés chez la plupart des échantillons du Lac Tchad ($\geq 23\%$ chez $\frac{3}{4}$ des éch.) et des milieux de steppe ($\geq 21\%$ chez $\frac{3}{4}$ des éch.), et chez un échantillon de zone boisée temporairement marécageuse (éch. 54 : 33%) (Figure IV-18, p.133). Au contraire, les autres milieux sont caractérisés par des proportions de phytolithes allongés faibles et ne dépassant pas les 16% (sauf exception : site 56). Parmi les phytolithes allongés, les phytolithes allongés tabulaires/parallélépipèdes de type El-3 atteignent des proportions $\geq 21\%$ chez une grande majorité des échantillons associés au Lac Tchad (9/10 éch.), contre des valeurs strictement $< 21\%$ chez les autres échantillons (Figure IV-18, p.133). Les proportions de phytolithes allongés dans leur ensemble, ou du type allongé El-3, sont significativement différentes entre les échantillons du Lac Tchad et les échantillons de savane, les échantillons de prairie aquatique temporaire, et les échantillons de palmeraie (Table IV-5, p.134). Les proportions du type allongé El-3 sont également significativement différentes entre les milieux de steppe et de palmeraie (Table IV-5, p.134).

Les proportions de globulaires sont $\geq 26\%$ chez la totalité des échantillons de forêt claire, et les $\frac{3}{4}$ des palmeraies, et atteignent près de 33% dans un échantillon des zones boisées temporairement marécageuses (Figure IV-18, p.133). Au contraire, les autres milieux sont caractérisés par des proportions de globulaires faibles et ne dépassant pas les 21% (sauf exceptions : éch. 6, 14 et 18). Les phytolithes globulaires épineux sont présents à plus de 24% chez les $\frac{3}{4}$ des échantillons de palmeraies contre moins de 12% chez l'ensemble des autres groupes (Figure IV-18, p.133). Les phytolithes globulaires décorés (autres qu'épineux) représentent 25 et 36% des deux assemblages de forêt claire, et constituent finalement les seuls types globulaires présents dans ces échantillons (Figure IV-18, p.133). Les phytolithes globulaires décorés sont également abondants chez trois échantillons de savane (éch. 6, 14, et 18 : $\sim 27\%$, $\sim 28\%$, et $\sim 52\%$), chez un échantillon de palmeraie (éch. 39a : $\sim 41\%$), et chez un échantillon de zone boisée temporairement marécageuse (éch. 50 : $\sim 31\%$). Chez les autres échantillons, au contraire, la proportion de phytolithes globulaires décorés ne dépasse pas 15%. Les tests de comparaison montrent que les proportions de phytolithes globulaires, ou de phytolithes globulaires décorés, sont significativement différentes entre les échantillons de palmeraie et les échantillons de prairie aquatique temporaire (Table IV-5, p.134). Les proportions de phytolithes globulaires décorés sont également significativement différentes entre les échantillons des zones boisées marécageuses et les échantillons du Lac Tchad, ainsi qu'entre les échantillons de forêt claire et de prairie aquatiques temporaire. Les proportions de phytolithes globulaires épineux, enfin, sont statistiquement différentes entre les échantillons de forêt claire et de palmeraie (Table IV-5, p.134).

Signification taxonomique/environnementale des phytolithes non-GSSCs

La procédure détaillée d'assignation taxonomique et/ou environnementale des phytolithes est disponible en Table IV-6 (p.137). Cette dernière a permis de classer la totalité des phytolithes on-GSSCs en trois ensembles majeurs, à savoir :

- Les types indicateurs d'espèces herbacées
- Les types indicateurs d'espèces ligneuses
- Les types ubiquistes, c'est-à-dire produits par un ensemble hétérogène d'espèces (ou sans origine connue dans quelques cas)

Les types indicateurs d'espèces herbacées regroupent principalement des phytolithes en blocs (six types : Blo1,-4,-5,-8,-9,-11) et des plaques polyédriques (neuf types : Pla2,-3,-4,-5,-6,-7,-9,-10,-11), plus cinq autres types appartenant aux catégories des allongés (El6), structures épidermiques (Str1,-2), globulaires (Glo6) et corps polyédriques (Pol1). Au contraire, les types indicateurs d'espèces ligneuses regroupent principalement des phytolithes globulaires (sept types : Glo1,-2,-3,-4,-7,-8), plus quelques types blocs (deux types : Blo3,-10) et allongés (deux types : El1,-2). Les types ubiquistes, enfin, regroupent l'ensemble des phytolithes aciculaires (Aci1,-2,-3), trois types blocs (Blo2,-6,-7), deux types allongés (El3,-5), deux types de structure épidermique (Str1,-2), deux types de plaque polyédrique (Pla1,-8), et deux types de globulaire (Glo5,-9).

Environmental significance of the 45 non-GSSCs observed on modern and fossil soil/sediment samples from Chad. Environmental significance is based on the plant material we analyzed (98 Poaceae species, and height Cyperaceae species), and on previous phytolith studies led on African and non-African taxa. GRASS: Poaceae species; CYPE: Cyperaceae species; COMM: Commelinaceae species; HERB: Herbaceous species; LIGN: "Ligneous" species, i.e. mostly trees and shrubs (>2m-height). UBIQUIST designed types with unclear or non-strictly origin.

ID type	Observed in:	Already observed in African taxa	Already observed in other taxa	Taxonomical/environmental significance (attempt of assignation)
Acicular bodies				
Aci1	GRASS, CYPE	Diverse LIGN and HERB species (Bamford et al. 2006; Mercader et al. 2009, Fig. 3ad,-ah,-as; Mercader et al. 2010, ex. on Fig. 3,5)	Diverse HERB and LIGN species (Strömberg, 2003, ex. on Fig. 4.9,10)	UBIQUIST
Aci2	GRASS	-	-	UBIQUIST ^a
Aci3		HERB: <i>Celosia</i> spp. (Amaranthaceae), <i>Pleiotaxis</i> spp. (Mercader et al. 2009, Fig. 3ar,-at)	LIGN: <i>Fagus</i> sp. (Fagaceae) (Strömberg, 2003, ex on Fig. 4.5h)	UBIQUIST
Blocky bodies				
Blo1	CYPE	HERB: <i>Celosia</i> spp. (Amaranthaceae) (Mercader et al. 2009, Fig. 5a)	-	HERB
Blo2	GRASS, CYPE	-	Diverse LIGN and HERB species ("paranchymatous/mesophyll/epidermal ground mass bodies", Strömberg, 2003, ex. on Fig. 4,5,6)	UBIQUIST
Blo3		LIGN: <i>Crossopteryx febrifuga</i> (Rubiaceae) (Mercader et al. 2009, Fig. 6m)	-	LIGN
Blo4	GRASS	GRASS: diverse species (Bamford et al. 2006; Mercader et al., 2010, Fig.4.12)	GRASS: <i>Chusquea</i> sp. (Strömberg, 2003, Fig. 4.15k) and other species (e.g. Kondo et al. 1994; Parry & Smithson 1964)	HERB (GRASS)
Blo5	GRASS, CYPE	GRASS: <i>Melinis ambigua</i> (Mercader et al. 2010, Fig. 3.17)	CYPE: <i>Cyperus</i> sp. (Ball, 2002, slide 325)	HERB (GRASS, CYPE)
Blo6		HERB: <i>Solanum panuriforme</i> (Solanaceae); LIGN: <i>Annona senegalensis</i> , <i>Piliostigma reticulatum</i> (Annonaceae), <i>Brachystegia</i> spp. (Fabaceae) (Mercader et al. 2009, Fig. 5j-l)	GRASS: <i>Chasmanthium</i> sp., and LIGN: <i>Chamaerops</i> sp. (Arecaceae) (Strömberg, 2003, Fig. 4.15a-b)	UBIQUIST
Blo7	CYPE	HERB: <i>Celosia</i> spp. (Amaranthaceae); LIGN: <i>Pterocarpus angolensis/tinctorius</i> (Fabaceae), <i>Psorospermum febrifugum</i> (Clusiaceae), <i>Euclea crispa</i> (Ebenaceae) (Mercader et al. 2009, Fig. 5c-h)	-	UBIQUIST
Blo8	GRASS, CYPE	-	CYPE: <i>Cyperus</i> sp. (Ball, 2002, slides 176, 376)	HERB (GRASS, CYPE)
Blo9	CYPE	-	-	HERB (CYPE)
Blo10		LIGN: <i>Uapaca nitida</i> (Euphorbiaceae) (Mercader et al. 2009, Fig. 5q)	LIGN: <i>Magnolia</i> sp. (Magnoliaceae) and <i>Chamaerops</i> sp. (Arecaceae) (Strömberg, 2003, Fig. 4.13j, Fig. 4.14e,-i), and other species (Piperno, 1988)	LIGN
Blo11	CYPE	-	-	HERB (CYPE)

ID type	Observed in:	Already observed in African taxa	Already observed in other taxa	Taxonomical/environmental significance (attempt of assignation)
Elongate bodies				
EI1		HERB: <i>Achyranthes spicata</i> (Amaranthaceae); LIGN: <i>Dichrostachys cinerea</i> , <i>Acacia</i> spp. (Fabaceae), <i>Balanites aegyptiaca</i> (Balanitaceae) (Bamford et al. 2006; Mercader et al. 2009, Fig. 2a)	-	LIGN*
EI2		LIGN: <i>Albizia anthelmintica</i> (Fabaceae) (Mercader et al. 2009, Fig. 6d)	GRASS: <i>Nassella</i> sp.; LIGN: <i>Picea</i> sp. (Pinaceae) and <i>Magnolia</i> sp. (Magnoliaceae) (Strömberg, 2003, Fig. 4.12b-c, Fig. 4.14h)	LIGN*
EI3	GRASS, CYPE	Diverse GRASS, CYPE and LIGN species (Bamford et al. 2006; Mercader et al. 2009, ex. on Fig. 2,6; Mercader et al. 2010, ex. on Fig. 2,3,4,5)	Diverse HERB and LIGN species (Strömberg, 2003, ex. on Fig. 4.12)	UBIQUIST
EI4	GRASS	-	GRASS: <i>Chinochloa antartica</i> (Thorn, 2004, associated plate)	HERB (GRASS)
EI5	GRASS	LIGN: Arecaceae species (Albert et al. 2009)	HERB: <i>Equisetum</i> sp. (Equisetaceae); GRASS <i>Nassella</i> sp. (Strömberg, 2003, Fig. 4.10b-c)	UBIQUIST
EI6	CYPE	-	CYPE: <i>Juncellus laevigatus</i> (Ball, 2002, slide 282)	HERB (CYPE)
Epidermal silicified structures				
Str1	GRASS	GRASS: diverse species (Mercader et al. 2010, ex. on Fig.2,3,4)	-	HERB (GRASS)
Str2	CYPE	-	CYPE: diverse species (Ball, 2002, ex. on slides 433, 416)	HERB (CYPE)
Sto1	GRASS, CYPE	Diverse GRASS species ; LIGN: Arecaceae species (Bamford et al. 2006, Fig. 2m; Mercader et al. 2009, Fig. 4h)	Diverse HERB and LIGN species (Strömberg, 2003, ex. on Fig. 4.6)	UBIQUIST
Trac1	GRASS, CYPE	HERB: <i>Achyranthes spicata</i> (Amaranthaceae); LIGN: <i>Combretum imberbe</i> (Combretaceae), Arecaceae species, <i>Acacia</i> spp. (Fabaceae), <i>Balanites aegyptiaca</i> (Balanitaceae) (Bamford et al. 2006; Mercader et al. 2009, Fig. 3a)	Diverse HERB and LIGN species (Strömberg, 2003, ex. on Fig. 4.8-9)	UBIQUIST
Globular bodies				
Glo1		LIGN: Arecaceae species (Albert et al. 2009; Bamford et al. 2006, Fig. 2i-j,-l; Mercader et al. 2009, Fig. 3c-d)	LIGN: <i>Trachicarpus</i> sp. (Arecaceae) (Strömberg, 2003, Fig. 4.11a-b)	LIGN
Glo2		LIGN: <i>Acacia</i> spp. (Fabaceae), <i>Balanites aegyptiaca</i> (Balanitaceae), <i>Elephantorrhiza goetzei</i> (Fabaceae), <i>Protea angolensis</i> (Proteaceae), <i>Pterocarpus angolensis</i> (Fabaceae) (Bamford et al. 2006; Mercader et al. 2009, Fig. 3o,-q,-u)	LIGN species (Scurfield, 1974; Kondo et al. 1994; Bowdery et al. 2001)	LIGN
Glo3		-	Already oserved in modern soils from West Africa and attributed to LIGN taxa (Neumann, 2009)	LIGN
Glo4		-	-	LIGN ^b

ID type	Observed in:	Already observed in African taxa	Already observed in other taxa	Taxonomical/environmental significance (attempt of assignment)
Glo5	GRASS, CYPE	LIGN: <i>Brachystegia</i> spp. (Fabaceae) (Mercader et al. 2009, Fig. 3p)	Diverse HERB and LIGN species (e.g. Piperno, 1988; Kondo et al., 1994)	UBIQUIST
Glo6		-	HERB: <i>Maranta</i> sp. (Marantaceae) and <i>Costus</i> sp. (Costaceae) (Strömberg, 2003, Fig. 4.11c-d)	HERB
Glo7		LIGN: <i>Pouzolzia mixta</i> (Urticaceae) (Mercader et al. 2009, Fig. 3r)	-	LIGN
Glo8		LIGN: <i>Uapaca sansibarica</i> (Euphorbiaceae) (Mercader et al. 2009, Fig. 3v)	LIGN: <i>Persea</i> sp. (Strömberg, 2003, Fig. 4.151)	LIGN
Glo9		-	Already observed in modern soils from West Africa but of unknown origin (Neumann, 2009)	UNKNOWN ORIGIN
Polyhedral bodies				
Po11		HERB: Commelinaceae species (Eichhorn et al. 2010)	-	HERB (COMM)
Polyhedral plates				
Pla1		LIGN: <i>Albizia anthelmintica</i> , <i>Azelia quanzensis</i> (Fabaceae) (Mercader et al. 2009, Fig. 2h)	HERB: <i>Vatovaea pseudolablab</i> (Fabaceae) (Ball, 2002, slide 438)	UBIQUIST
Pla2	GRASS	-	GRASS: <i>Olyra</i> sp. (Strömberg, 2003, Fig. 4.5c)	HERB (GRASS)
Pla3	CYPE	-	-	HERB (CYPE)
Pla4	CYPE	-	CYPE: <i>Cyperus</i> sp. and <i>Juncellus laevigatus</i> (Ball, 2002, slides 376, 282)	HERB (CYPE)
Pla5	CYPE	HERB: Cyperaceae species (Bamford et al. 2006)	CYPE: diverse species (e.g. Ollendorf, 1992; Ball, 2002, ex. on slide 368)	HERB (CYPE)
Pla6	CYPE	HERB: Cyperaceae species (Bamford et al. 2006)	CYPE: diverse species (e.g. Ollendorf, 1992; Ball, 2002, ex. on slide 325)	HERB (CYPE)
Pla7	CYPE	HERB: Cyperaceae species (Bamford et al. 2006)	CYPE: diverse species (e.g. Ollendorf, 1992; Ball, 2002, ex. on slide 433)	HERB (CYPE)
Pla8		LIGN: <i>Hymenocardia acida</i> (Euphorbiaceae) (Mercader et al. 2009, Fig. 3ac)	CYPE: diverse species (e.g. Ollendorf, 1992; Ball, 2002)	UBIQUIST
Pla9	GRASS	-	GRASS: <i>Aristida</i> sp. (Strömberg, 2003, Fig. 4.5d)	HERB (GRASS)
Pla10		-	CYPE: <i>Schoenoplectus litoralis</i> (Ball, 2002, slide 109)	HERB (CYPE)
Pla11		HERB: Commelinaceae species (Eichhorn et al. 2010)	-	HERB (COMM)
Undefined				
Undescribable phytolith elements, broken or without distinguishable shapes				UNKNOWN ORIGIN

* types appear dominantly produced by ligneous species, ^a because of its closed-shape to Ac11, ^b because of its closed-shape to Glo3

La Figure IV-19 (p.140) permet d'apprécier les proportions respectives des types indicateurs d'herbacées (GSSCs compris), des types indicateurs de ligneux, et des types ubiquistes dans les assemblages de sols/sédiments modernes.

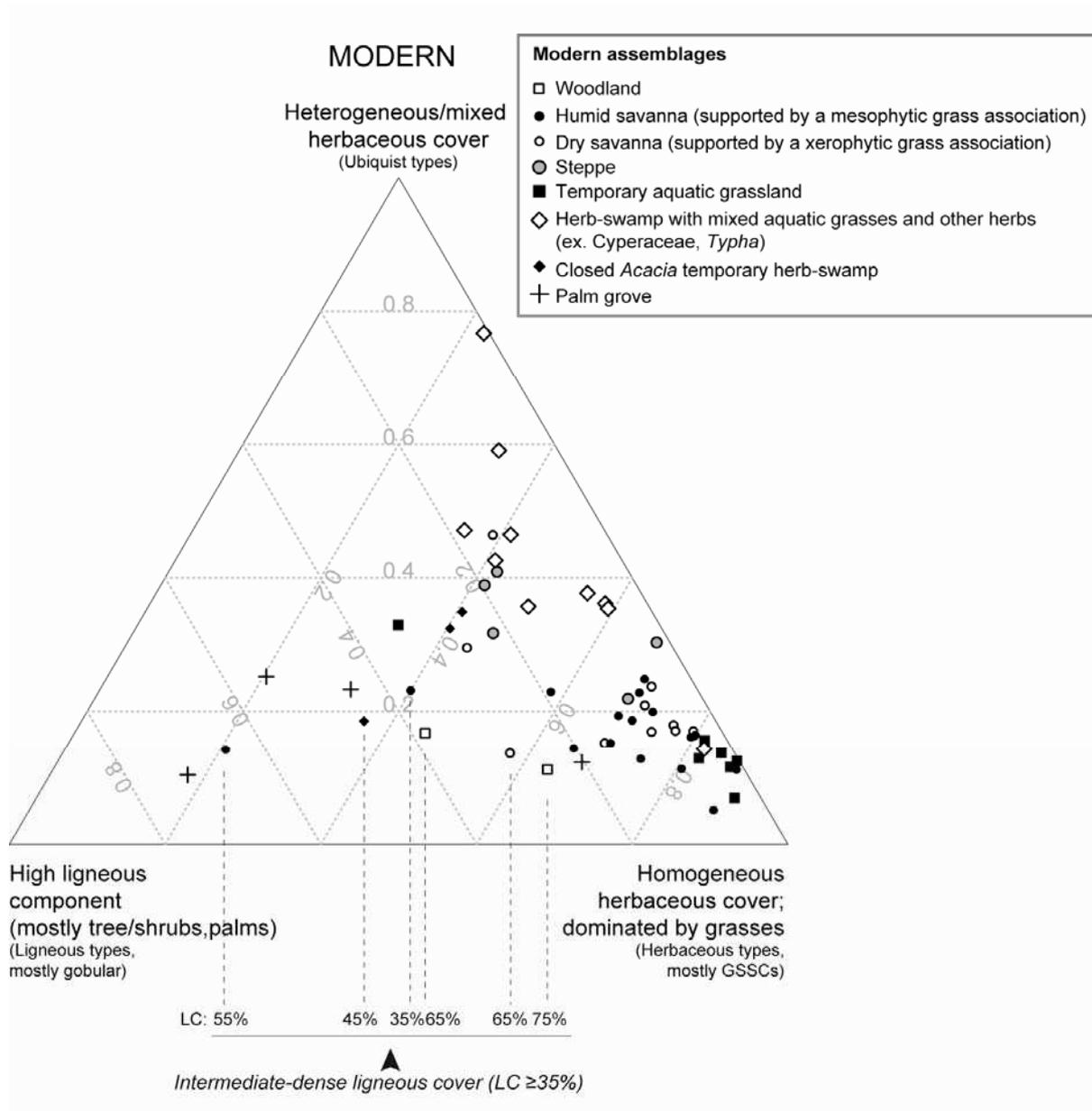


Figure IV-19 Ternary plot showing the distribution of phytolith assemblages according to their respective proportions of herbaceous phytolith indicators, ligneous phytolith indicators, and ubiquist phytoliths.

Le schéma de distribution obtenu est complexe puisque quasiment aucun milieu n'est caractérisé par un profil de composition en phytolithes stricte. Néanmoins, certaines tendances se retrouvent parmi les assemblages, et trois profils de composition peuvent être mentionnés comme étant principalement observés chez les assemblages de savanes et prairies aquatiques temporaires, chez les assemblages de marécages du Lac Tchad et de steppes, et chez les assemblages de certains milieux à

couverture ligneuse dense (LC= « ligneous cover » ; LC>40%). En effet, parmi les assemblages constitués à plus de 60% de types herbacées (principalement GSSCs), à moins de 30% de types ubiquistes, et à moins de 20% de types ligneux, 91% sont des milieux de savane ou de prairie aquatique temporaire. Parmi les assemblages constitués à moins de 70% de types herbacées, à moins de 23% de types ligneux, et à plus de 30% de types ubiquistes, 82% sont des échantillons de marécages du Lac Tchad ou de steppes. Enfin, parmi les assemblages constitués de plus de 20% de types ligneux, 75% sont des milieux à couverture ligneuse intermédiaire/dense ou des milieux de palmeraies ou des zones boisées temporairement marécageuses. Les milieux à couverture ligneuse intermédiaire/dense regroupent les deux milieux de forêts claires étudiés (éch. 7 et 17), plus deux milieux de savanes boisées (éch. 18, 6, et 14), et les trois zones boisées temporairement marécageuses (éch. 50, 53, et 54).

Signal des proxies « phytolithes » candidats au traçage de la couverture ligneuse observée

Parmi les cinq indicateurs potentiels du pourcentage de couverture ligneuse (LC), aucun d'eux ne permet de distinguer les milieux ouverts où la LC est absente ou rare (<5%), des milieux ouverts où la LC est comprise entre 5 et 20% (Figure IV-20, p.142). L'abondance des types « indicateurs de ligneux » ou l'indice D/P° sont les « plus mauvais » candidats au traçage de la couverture ligneuse. Même si les abondances de globulaires (tous les types, types décorés épineux inclus/exclus) ne permettent pas une ségrégation parfaite entre les différents groupes de milieux, elles permettent néanmoins, au-delà de certains seuils, d'isoler une partie des milieux à couverture ligneuse intermédiaire et/ou dense. En effet, au-delà d'une valeur d'abondance seuil de 8% de types globulaires décorés (type épineux exclu), près de 79% des assemblages (11/14) correspondent à des milieux à couverture ligneuse dense. Parallèlement, au-delà d'une valeur d'abondance seuil de 13% de types globulaires décorés (épineux inclus cette fois), près de 80% des assemblages (12/15) correspondent à des milieux à couverture ligneuse intermédiaire et/ou dense.

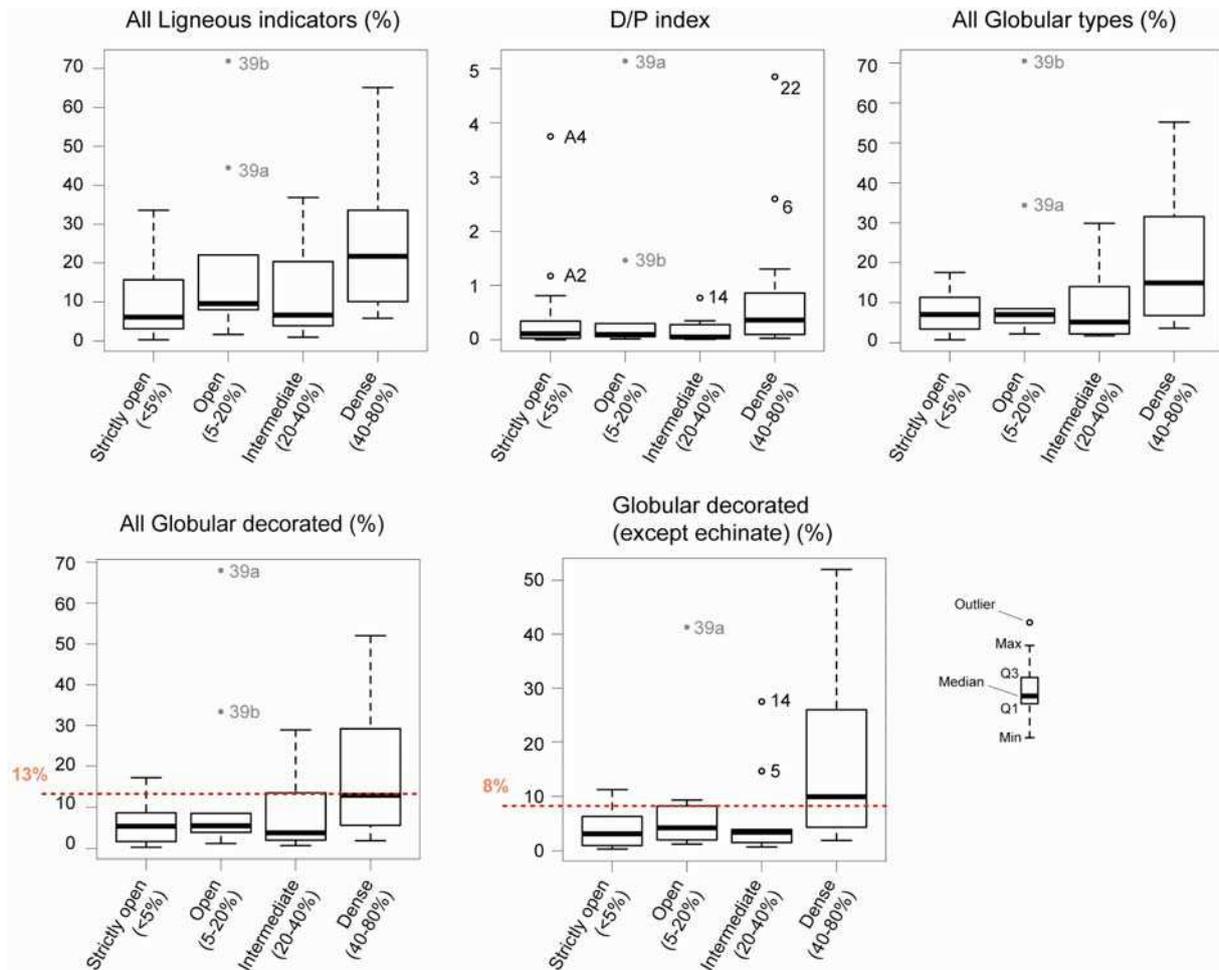


Figure IV-20 Attempt of characterization of the ligneous cover (LC) density observed at modern vegetation sites from Chad by using five different phytolith proxies. Ligneous cover density derived from field observations, and the four classes of LC used were previously presented in section II.2.4.2 (p.51). Abundances of globular phytoliths in the modern assemblages 39a and 39b are remarkably high, but cannot be considered as relevant to ligneous cover because most of palm and tree species observed on site 39 are in a state of regeneration (due to human activity), and so possess a height <2m. The two proxies “ligneous indicator phytoliths” and D/P° lead to a bad estimation of the ligneous cover density. Passing a certain threshold, globular phytoliths permit to separate a part of environments with intermediate to dense ligneous cover. Above a threshold of 8% of globular decorated types (echinate excluded), about 79% of the phytolith assemblages (11/14) correspond to environments with dense ligneous cover. Above a threshold of 13% of globular decorated (echinate included), about 80% of the phytolith assemblages (12/15) correspond to environments with intermediate to dense ligneous cover.

IV.2.2.3 Discussion générale et conclusion

L'étude la relation « associations de graminées – phytolithes – sols » : une démarche nouvelle en Afrique

Les phytolithes de graminées (GSSCs) retrouvés dans les sols permettent de tracer les associations écologiques de graminées 1) exclusivement aquatique et permanente comme celle associée au Lac Tchad ; 2) les milieux dont le profil graminéen est principalement mésophytique ou semi-aquatique ; et enfin, 3) les milieux dont le profil graminéen est essentiellement xérophytique. C'est la première fois que la relation entre associations de graminées, phytolithes et sols est validée à l'échelle de l'Afrique à partir de données floristiques à l'appui. En effet, la plupart des études menées en Afrique jusqu'à présent se sont basées soit sur le signal des assemblages de phytolithes retrouvés dans les graminées, soit sur le signal des assemblages de phytolithes de graminées retrouvés dans les sols, mais n'ont jamais pleinement comparé les deux (e.g. Bremond et al., 2005b; Bremond et al., 2008b; Fahmy, 2008; Rossouw, 2009). Bremond et al. (2005b; 2008b), ont par exemple interprété le signal des assemblages de phytolithes de graminées retrouvés dans les sols d'Afrique de l'Ouest sans connaître le détail de la composition floristique retrouvée sur ces sols, et sans avoir apprécié au préalable les productions en phytolithes des graminées présentes en Afrique subsaharienne. A défaut, ces auteurs se sont donc uniquement appuyés sur des travaux d'observations entrepris sur des flores d'autres continents (ex. Amérique du Nord, Océanie) pour interpréter le signal des assemblages de phytolithes de graminées retrouvés dans les sols d'Afrique de l'Ouest. A l'inverse, Rossouw (2009) et Fahmy (2008), qui ont réalisé un travail d'observation conséquent sur les graminées d'Afrique du Sud et de l'Ouest respectivement, ne vérifient pas si leurs résultats sont retrouvés dans les sols modernes de ces régions. La démarche que j'ai entreprise apporte donc un nouveau niveau de précision dans l'évaluation du potentiel des phytolithes retrouvés dans les sols à renseigner sur les associations végétales qui leur sont associées.

Une démarche à poursuivre...

Les affinités écologiques de type aquatique, mésophytique, et xérophytique utilisées pour décrire les associations de graminées sont déduites d'un ensemble de traits ou caractéristiques propres aux plantes, et directement liées à leurs modes de vie et à leur seuil de tolérance environnementale (ex. stratégie de reproduction, système racinaire profond...). Ce sont donc des critères synthétiques qui permettent d'aborder la plante d'un point de vue écologique simplifié. Or Schmidt et al. (2011), ont récemment démontré que les distributions de certains traits observés chez les graminées du Burkina Faso (Afrique de l'Ouest) tels que le sous-type de photosynthèse en C₄ (NAD-ME, NADP-ME, ou PCK), le type biologique (thérophyte ou hémicryptophyte) ou bien la hauteur (0-50cm, 50-100cm, 100-200cm, ou 200-400cm), suivaient un gradient bien perceptible sur l'échelle latitudinale, en lien

avec le différentiel climatique enregistré entre le sud du pays humide, et le nord du pays plus aride. En appliquant la même démarche qu'avec les affinités écologiques des graminées, il serait intéressant de voir dans quelles mesures les distributions des traits observées par Schmidt et al. sont retrouvées parmi les associations de graminées du Tchad, et si les phytolithes permettent de renseigner sur ces distributions. Ce travail permettrait d'aborder un niveau descriptif plus fin que celui utilisé dans ce mémoire, et ce dans le but d'améliorer encore plus l'outil phytolithe à la reconstruction du couvert graminéen.

La limite soudano-sahélienne de White

Les relations supposées entre domaine soudanien et associations semi-aquatique ou à dominante mésophytique d'un côté, et entre domaine sahélien et associations à dominante xérophytique de l'autre sont vérifiées. Cependant, la distribution des associations écologiques de graminées ou du signal des indices phytolithiques I_{me}° et I_{xe}° ont pointé une limite climatique située légèrement en deçà de la limite soudano-sahélienne définie par White (1983). Les sites 37 et 38, par exemple, qui sont tous deux caractérisés par des associations écologiques à dominante xérophytique et un indice $I_{xe}^{\circ} \geq 54\%$, appartiennent au domaine soudanien de White.

L'absence de correspondance directe entre le site 37 et la zone sahélienne n'est pas si surprenante quand on sait que les limites de White sont principalement définies à partir des aires de répartition de certaines espèces d'arbres ou arbustes. Il semblerait notamment que les exigences climatiques de certains arbres/arbustes rencontrés sur le site 37 soient moins strictes que celles observées pour les Poaceae. En effet, même si le site 37 possède un profil climatique de type sec, ce dernier est constitué à la fois d'espèces ligneuses aux affinités sahélo-soudaniennes (ex. *Acacia seyal*, *Commiphora africana*) (Arbonnier, 2002; César and Lebrun, 2003), et d'espèces aux affinités strictement soudaniennes (ex. *Dalbergia melanoxylon*) (Arbonnier, 2002). La présence de taxons soudaniens ou sahélo-soudaniens sur le site 37 pourrait donc justifier son appartenance au domaine soudanien. L'absence de correspondance entre le site 38 et la zone sahélienne est au contraire plus difficile à expliquer puisque ce dernier est majoritairement composé d'espèces ligneuses aux affinités sahéliennes (ex. *Bauhinia rufescens*, *Acaia laeta*, *Acacia ehrenbergiana*) (Arbonnier, 2002; César and Lebrun, 2003). Deux hypothèses peuvent être invoquées pour expliquer un tel résultat. Premièrement, il ne faut pas oublier que les limites de White restent assez simples dans leur tracé dans la mesure où elles sont censées renseigner sur des tendances régionales. A l'échelle du paysage, il faut imaginer que la limite sahélo-soudanienne n'est pas aussi franche que celle définie sur la carte de White, et que certaines disparités de composition floristique peuvent exister de part et d'autre de cette limite. Deuxièmement, le tracé des zones définies par White a été réalisé à partir d'observations de terrains et de relevés floristiques réalisés au cours du siècle dernier et antérieurs à 1983. Or, il est possible que la limite soudano-sahélienne ait évolué depuis cette époque, notamment en raison de la diminution (de

15 à 40%) des taux de précipitation moyens enregistrés en Afrique subsaharienne depuis les années 60 (Nicholson et al., 1999). Dans ce cas précis, la composition ligneuse et graminéenne du site 38 serait le témoin direct de l'aridification progressive des environnements subsahariens, et de la constriction de la zone soudanienne au profit de la zone sahélienne.

La relation entre les phytolithes et le climat : nouvelles perspectives

La relation entre les associations écologiques de graminées et le climat est évidente compte-tenu de leur rapport étroit avec les grands domaines sahélien et soudanien. Aussi, mes résultats ont permis de préciser que la plupart des associations à dominante mésophytique ou de type semi-aquatique sont contraintes par des taux de précipitations annuelles et d'humidité de l'air élevées, et une longueur de saison sèche courte, tandis que la grande majorité des associations à dominante xérophytique sont contraintes par des taux de précipitations annuelles et d'humidité de l'air faibles, et une longueur de saison sèche importante. En outre, cette relation se vérifie par les phytolithes, puisque les assemblages retrouvés sur les sites à dominante mésophytique ou semi-aquatique possèdent un signal proche, et qui s'oppose à celui des assemblages retrouvés sur les sites à dominante xérophytique.

La relation phytolithes-climat avait déjà été abordée par Bremond et al. (2005b) en Afrique de l'Ouest, puisque ces auteurs avaient mis au point une fonction de transfert liant les indices phytolithiques Iph (phytolithes lobés/ (phytolithes lobés + en selles)*100) et Fs (pourcentage des cellules bulliformes silicifiées) au paramètre climatique AET/PET (évapotranspiration actuelle vs. évapotranspiration potentielle), qui renseigne sur le stress hydrique subi par les plantes, qui est majoritairement fonction du contexte climatique dans lesquels elles vivent, mais également de la nature du sol sur lequel elles se développent. Le PET correspond à l'évapotranspiration « optimale » subi par les plantes c'est-à-dire sans facteur eau limitant, tandis que l'AET correspond à l'évapotranspiration « réelle » subie par les plantes, compte-tenu des facteurs potentiels du climat et du sol qui limitent les apports en eau. En outre, ces auteurs avaient constaté que les valeurs d'AET/PET diminuaient progressivement du sud au nord, en lien avec des conditions d'aridité de plus en plus élevées, tandis que les indices phytolithiques Iph et Fs retrouvés dans les sols d'Afrique de l'Ouest augmentaient grossièrement du sud au nord. Si leur calibration apparaît renseigner sur les valeurs d'AET/PET associées aux milieux tropicaux ouverts de basses altitudes (comme c'est le cas en Afrique de l'Ouest), cette même calibration n'a jamais été testée dans des contextes aquatiques ou lacustres d'Afrique tropicale. Or, d'après mes résultats, le signal phytolithique enregistré par les sédiments du Lac Tchad est largement influencé par la végétation associée au Lac. Dans un tel contexte, le signal de l'Iph est difficile à interpréter puisqu'il ne permet pas de faire la part entre les apports de phytolithes de la végétation aquatique associée au Lac, et les apports de phytolithes de la végétation régionale. De plus, les sédiments associés au Lac Tchad sont caractérisés par des

pourcentages de cellules bulliformes silicifiées élevés (indice Fs) influencée à la fois par l'existence de conditions d'aridité importantes au niveau du Lac Tchad, et aussi par la présence d'eau. Connaissant le signal phytolithique remarquable associé aux échantillons du Lac Tchad, je pense qu'il faudrait calibrer les valeurs d'AET/PET en considérant aussi les échantillons de type lacustre. Dans le cadre de reconstructions paléoclimatiques, cette démarche s'avèrerait largement justifiée puisque les enregistrements phytolithiques utilisés sont la plupart du temps associé à des contextes paléo-lacustres. De plus, afin de contourner les biais éventuels lié au signal de l'Iph dans de tels environnements, il serait intéressant de tester les nouveaux indices I_{aq}° , I_{me}° et I_{xe}° comme outils de remplacement pour l'approximation de l'AET/PET.

Disparités locales

Certains sites sont caractérisés par des associations écologiques de graminées surprenantes compte-tenu des contextes climatiques dans lesquels ils se situent. Dans ces cas précis, d'autres facteurs que le climat, comme l'action anthropique ou la nature du sol permettent alors d'expliquer la présence de ces associations.

Par exemple, la présence d'un tapis graminéen à dominante xérophytique sur les sites 17 et 18 ne colle pas avec 1) leurs propriétés physiologiques; 2) leur situation climatique (Figure IV-13, p.122). En effet, ces sites 17 et 18 sont respectivement assimilés aux types physiologiques « forêt claire » et « savane arbustive », et possèdent des couverts ligneux denses proches de 65-75%. De plus, ces mêmes sites possèdent une diversité floristique remarquable avec 23 et 20 espèces ligneuses recensées respectivement. En outre, la physiologie des sites 17 et 18, ainsi que l'abondance et la diversité des espèces ligneuses qui y ont été décrites, suggèrent des conditions d'humidité élevées, en accord avec des taux élevés de PANN, HR enregistrées. La présence d'espèces à caractère xérophytique sur de tels sites pourrait néanmoins résulter de dégradations récentes dues à l'Homme. En effet, parmi les espèces d'herbacées rencontrées sur les sites 17 et 18, les espèces *Indigofera pilosa*, *Senna obtusifolia*, et *Chamaecrista mimosoides* affectionnent les milieux dégradés (Lebrun and Stork, 2008a, b). Aussi, la quasi-totalité des espèces de graminées xérophytiques (ex. *Aristida adscensionis*, *Eragrostis tremula*, *Bracharia ramosa*) rencontrées sur ces sites sont de type thérophyte, et subsistent donc à l'état de graines lorsque les conditions sont défavorables (Poilecot, 1999). Cette stratégie alloue certainement à ces espèces une colonisation plus rapide des milieux dégradés que les espèces mésophytiques.

La présence d'un tapis graminéen de type semi-aquatique sur le site 46 est à première vue étonnante compte-tenu du contexte aride dans lequel il se situe (Figure IV-13, p.122). Cette présence peut néanmoins s'expliquer par le fait que ce site est caractérisé par un vertisol à argile noire. Les vertisols sont connus pour leur capacité « à retenir l'eau », et ce même dans des contextes climatiques secs comme celui observé au niveau du site 46 (Chamley, 1989). Suite à la saison des pluies, le

vertisol du site 46 s'est donc révélé être un milieu tout à fait propice au développement d'une prairie semi-aquatique.

Ce dernier résultat illustre bien le potentiel des graminées à répondre favorablement à certaines caractéristiques de l'environnement local, et ce indépendamment du climat. Même si ces cas apparaissent rares à l'état naturel (en dehors de l'action anthropique), ces derniers devront être envisagés lors des reconstructions environnementales des sites mio-pliocènes du Tchad.

La relation entre les phytolithes et les types physiologiques de végétation

L'étude de la relation entre les phytolithes et les types physiologiques de végétation a permis de souligner l'originalité du signal phytolithique associé aux milieux de savane, prairies aquatiques temporaires, et aux milieux marécageux associés au Lac Tchad, et d'apprécier certaines tendances rencontrées dans les assemblages des milieux de steppe, forêts claires, palmeraies et zones boisées temporairement marécageuses. Le terme « tendance » est utilisé ici puisque certains de ces milieux ne sont pas caractérisés par des assemblages significativement distincts de certains milieux, malgré le fait que certaines différences de composition sont observées. Par exemple, les milieux de steppes ne sont pas trouvés significativement différents des milieux de prairies aquatiques temporaires alors que la majorité des échantillons associés aux steppes est caractérisée par des proportions de blocs et allongés plus élevées (Figure IV-18, p.133). Pour citer un autre exemple, aucune différence significative n'est trouvée entre les milieux de forêts claires et les milieux marécageux du Lac Tchad alors que les échantillons de forêts claires sont caractérisés par des proportions de globulaires nettement plus élevées (Figure IV-18, p.133). Le manque de différence statistique observée entre certains groupes est au premier abord surprenant, mais il peut être expliqué par le fait que : 1) le nombre d'échantillons utilisé pour la caractérisation de certains milieux est très faible ($2 \leq N \leq 5$) pour les forêts claires, steppes, palmeraies et zones boisées temporairement marécageuses), et/ou que 2) certains échantillons possèdent des profils « remarquables » (outliers) par rapport à la majorité des échantillons associés à un même milieu. Par exemple, j'ai observé 7/23 échantillons outliers parmi les milieux de savanes, 2/5 échantillons outliers parmi les milieux de steppes, 1/7 parmi les prairies aquatiques temporaires, et 2/10 parmi les échantillons du Lac Tchad. Ainsi, j'ai conscience que l'utilisation d'un jeu de données plus conséquent permettrait de mieux contraindre le signal des types de végétation étudiés. L'analyse des assemblages phytolithiques fossiles devra donc tenir compte de ces remarques, et rester modérée quant à la caractérisation précise de la structure des paléo-milieux.

Le traçage de la couverture ligneuse dans les milieux non forestiers d'Afrique tropicale : une impasse pour les phytolithes...

Le manque de traçabilité de la couverture ligneuse par les différents proxies phytolithes dans les milieux tropicaux non forestiers actuels est problématique pour les reconstructions paléoenvironnementales des sites à Hominines anciens. Ce problème a notamment alimenté un récent débat entre T. D. White et T. H. Cerling, quant à la reconstruction environnementale du site pliocène associé à l'espèce *Ardipithecus ramidus* en Afrique de l'Est (Cerling et al., 2010; White et al., 2010). Pourtant, ce résultat n'est pas nouveau si on examine la littérature actuelle disponible sur le sujet.

Jusqu'à ce jour, seules quelques études ont comparé le signal des phytolithes retrouvés dans les sols à des données de couverture ligneuse mesurée. Bremond et al. (2005a) et Aleman et al. (2011) n'ont pas directement utilisé des données de couverture ligneuse, mais des données de LAI (« Leaf Area Index ») acquises par satellite pour quantifier la structure de la végétation le long de plusieurs transects savane-forêt (de 120m à 750m) réalisés en Afrique Centrale (Cameroun et République Centrafricaine). D'après leurs résultats, même si le D/P° augmente légèrement à la transition savane-forêt (<0.5 jusqu'à ~2.7), seuls les milieux forestiers possèdent des valeurs de D/P° significativement élevées (jusqu'à ~5). Comparativement, Alexandre et al. (1997) trouvent une valeur de D/P élevée (~7) en forêt guinéo-congolaise, et des valeurs <1 pour les milieux de savanes du Sénégal. Les résultats de ces auteurs soulignent donc le potentiel du D/P° à renseigner sur la couverture ligneuse associée aux espaces forestiers, et non sur les variations locales de couverture ligneuse observées dans les milieux non-forestiers. Barboni et al. (2007) ont, quant à eux, utilisé directement des pourcentages de couverture ligneuse, et les ont comparés au signal de 149 assemblages phytolithiques d'Afrique tropicale. Les valeurs de couverture ligneuse qu'ils ont utilisées ont été acquises par imagerie satellite MODIS, et couvrent une période d'un an (Hansen et al., 2003). Les comparaisons directes avec cette étude sont limitées puisque les données de couverture ligneuse utilisées dans ce mémoire ont été appréciées directement sur le terrain (instant t), et tiennent compte de la strate ligneuse >2m, tandis que les données MODIS utilisées dans l'autre cas ont été estimées en prenant en considération la strate ligneuse >5m. Pourtant, certains résultats présentés par ces auteurs méritent d'être commentés. D'après eux il existe une forte corrélation ($R^2=0.60$) entre la proportion de phytolithes globulaires retrouvés dans les sols et le pourcentage de couverture arborée mesuré par satellite pour les sites correspondants (Figure IV-21, p.149). Aussi, il semblerait que cette forte corrélation soit principalement induite par le profil remarquable des milieux de forêts guinéo-congoliennes, qui sont caractérisés par une couverture ligneuse dense (>70% en moyenne) et des proportions de globulaires très élevées (>60% en moyenne). Pour preuve, si on retire les échantillons de forêts guinéo-congoliennes du jeu de données, le coefficient de détermination diminue à 0.21 (Figure IV-21, p.149).

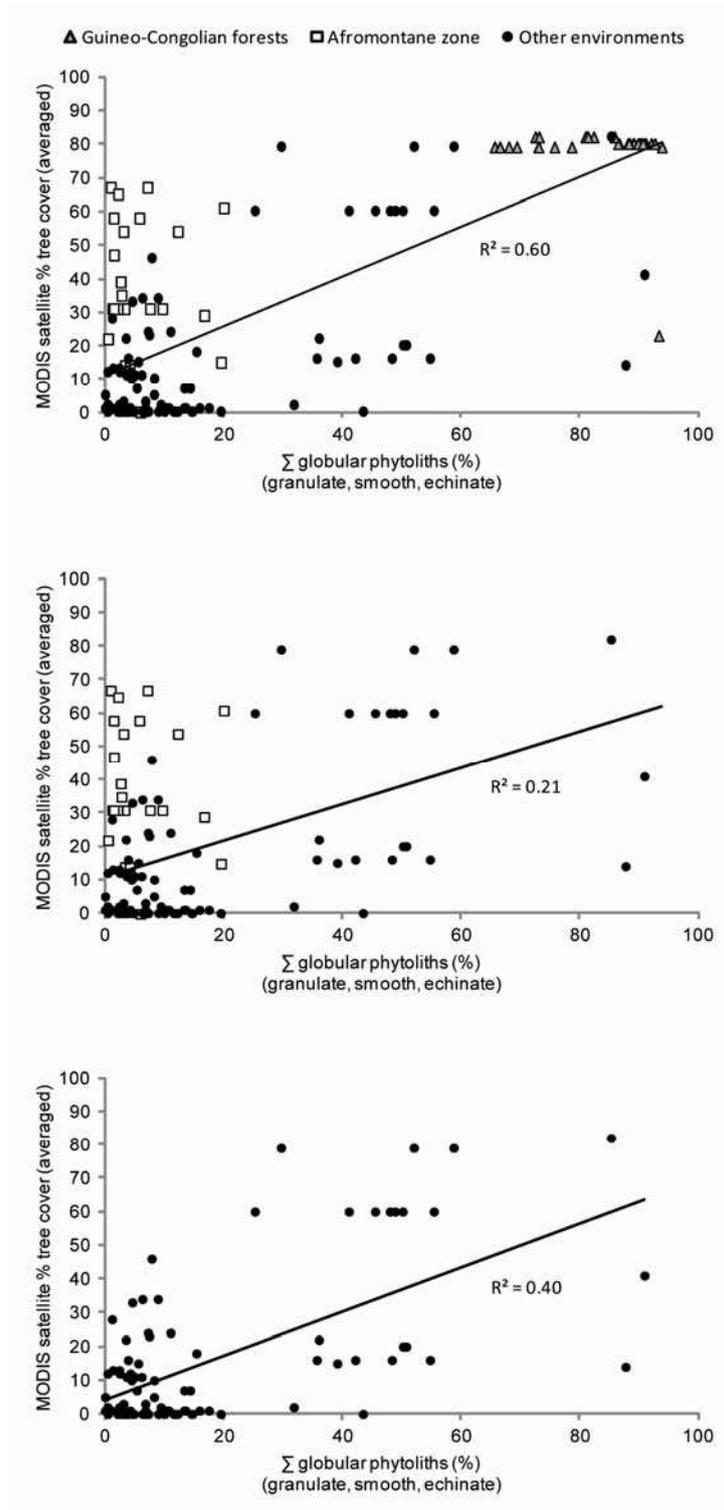


Figure IV-21 Correlation between MODIS satellite percent tree cover and relative abundance of globular phytoliths at different modern sites from tropical West and East Africa (data obtained from Barboni et al. 2007). As shown in their study, Barboni et al. found a quite well linear correlation between satellite tree cover data and relative abundance of globular phytoliths ($R^2=0.60$). However, this correlation appears mainly induced by the remarkable pattern of the Guineo-Congolian samples, which are characterized by a dense tree cover (>70% on average) and very high proportions of globular phytoliths (>60% on average). As evidence, when samples from the Guineo-Congolian forests are removed from the dataset, the linear correlation is clearly worse ($R^2=0.21$), and that even if samples from the Afromontane zone are also removed from the dataset ($R^2=0.40$) (indeed, as mentioned by Barboni et al 2007, the density of tree cover is poorly characterized by the percentages of globular phytoliths for sites of the Afromontane zone).

De même, lorsque l'on retire les échantillons des zones de hautes altitudes du jeu de données (en effet, la densité de couverture arborée est très mal caractérisée par les pourcentages de phytolithes globulaires pour les sites de hautes altitudes), le coefficient de détermination obtenu est également faible (0.40) (Figure IV-21, p.149). *A posteriori* donc, les résultats de Barboni et al. (2007) traduisent aussi une absence de correspondance entre la densité de couvert arboré mesurée et la proportion de phytolithes globulaires retrouvés dans les sols des milieux tropicaux non forestiers, ce qui concorde une fois de plus avec mes résultats.

La sous-estimation de la couverture ligneuse observée pour la plupart des sites peut être en grande partie expliquée par la surreprésentation des phytolithes de graminées (GSSCs) dans les assemblages par rapport à d'autres types de phytolithes (Neumann et al., 2009). En effet, les graminées sont de gros producteurs de GSSCs puisque ces espèces accumulent dans leurs tissus des quantités de silice beaucoup plus élevées que la plupart des autres espèces végétales, à savoir notamment les arbres ou arbustes (Hodson et al., 2005). Au contraire, la surestimation de la couverture ligneuse observée pour certains sites d'Afrique de l'Ouest (Figure IV-21, p.149) peut être associée au fait que les valeurs de densité de couverture ligneuse utilisées ont été estimées sans prendre en compte la strate ligneuse comprise en 2m et 5m (Hansen et al., 2003), alors que cette dernière occupe une place importante dans la plupart des milieux non-forestiers (savanes arbustives, steppes) (Boughey, 1957).

L'ensemble de ces résultats confirme l'intérêt de tester d'autres proxies phytolithes que ceux déjà utilisés pour tracer la densité de couverture ligneuse dans les milieux tropicaux non-forestiers. Aussi, même si le pourcentage de « phytolithes indicateurs de ligneux » défini dans cette étude ne permet pas d'améliorer l'estimation de la couverture ligneuse, son élaboration constitue une première tentative à cette démarche.

Parmi les types de phytolithes « indicateurs de ligneux » utilisés ici pour tracer la densité de couverture ligneuse, un seul type bloc a été considéré, puisque j'ai constaté que la plupart des types blocs cubiques/parallélépipèdes pouvaient être également produits par certaines herbacées (Table IV-6, p.137). Mon approche contraste donc avec celle de certains auteurs (Barboni et al., 2010; Mercader et al., 2011), qui utilisent la plupart des blocs de formes parallélépipédales/cubiques comme indicateurs des ligneux dans les sols fossiles et modernes respectivement d'Afrique de l'Est. En outre, dans le cas du Tchad, les blocs ne semblent pas renseigner sur la densité de couverture ligneuse puisque leur abondance concorde avec les milieux de type marécageux, ou les milieux de steppes ouverts. A ce stade, un travail complémentaire sur les assemblages de phytolithes produits par les espèces ligneuses, mais également herbacées (autres que Poaceae ou Cyperaceae) d'Afrique subsaharienne permettrait de mieux cerner la diversité des types de phytolithes produits par ces deux types de plantes (ligneuses et herbacées), et de proposer de nouveaux indicateurs pour l'estimation de la couverture ligneuse dans cette région.

En l'absence d'outils plus puissants pour caractériser la densité de couverture ligneuse dans les milieux tropicaux non forestiers comme ceux étudiés ici, les seuils définis dans la section précédente

(IV.2.2.2, p.127) seront utilisés comme outils pour estimer la densité de la couverture ligneuse présente sur les sites fossiles. En deçà de ces seuils, malheureusement, aucune estimation ne pourra être faite.

PARTIE B
LES PALEOENVIRONNEMENTS
MIO-PLIOCENES
DU TCHAD

V. Les sites d'étude : présentation générale

Cette deuxième partie est consacrée à l'étude du signal des phytolithes retrouvés dans deux types d'archives mio-pliocènes du Tchad.

La première archive sédimentaire correspond à un sondage pétrolier effectué au Tchad au cours des années 70, et exécuté dans la partie insulaire nord-est du Lac Tchad actuel, au niveau de la localité de Bol (13°28'N, 14°44'E) (Figure V-1, p.156). Une partie des sédiments de ce forage a pu être conservée jusqu'à ce jour, grâce aux précautions de sauvegarde employées par M. Jean Maley (ISEM, Montpellier). Ces sédiments sont aujourd'hui conservés aux laboratoires de l'IPHEP (Université de Poitiers) et de l'EOST-IPGS (Université de Strasbourg). L'étude des restes associés à ce forage s'inscrit dans une dynamique à long terme, initiée en 2007, et à laquelle ont participé de nombreux chercheurs et étudiants. Mon implication dans ce projet date de 2009, puisque c'est au cours de mon stage de Master 2 que j'ai entamé l'étude du signal phytolithique associé à plusieurs échantillons de ce forage. Ces premières analyses, exploratoires, ont été complétées et révisées au cours de mes trois années de thèse : 1) par l'analyse d'échantillons supplémentaires issus du forage ; 2) par la mise en application des connaissances que j'ai acquises sur le signal des assemblages de phytolithes retrouvés dans les plantes (Poaceae, Cyperaceae), et sols/sédiments des environnements modernes d'Afrique subsaharienne. Dans le cadre de ce mémoire de thèse, j'ai choisi de compiler plusieurs résultats d'études menées en parallèle sur le forage de Bol :

- les descriptions lithologiques et le log stratigraphique du forage (A. Moussa, Département de Paléontologie, Université de N'Djaména ; P. Düringer, M. Schuster, EOST-IPGS, UMR CNRS/UdS 7516, Université de Strasbourg)
- les âges obtenus par datation géochronologique au $^{10}\text{Be}/^9\text{Be}$ (A.-E. Lebatard, D. Bourlès, R. Braucher, CEREGE, UMR 7330, Université Aix-Marseille)
- les résultats d'analyse des phytolithes (A. Novello, D. Barboni), et des restes polliniques (D. Barboni, G. Buchet, CEREGE, UMR 7330, Université Aix-Marseille)
- les résultats d'analyse des diatomées (F. Sylvestre, C. Paillès, CEREGE, UMR 7330, Université Aix-Marseille)

Cette synthèse est rédigée en anglais et présentée en section VI. (p.157) sous la forme d'un manuscrit préliminaire.

Le deuxième type d'archive étudié dans ce mémoire correspond à 34 sites fossilifères mio-pliocènes mis au jour par la MPFT (« Mission Paléanthropologique Franco-Tchadienne », pilotée par Michel Brunet, Chaire de Paléanthropologie du Collège de France et IPHEP, Université de Poitiers) au Tchad depuis 1994. Ces sites fossilifères sont localisés dans l'erg du Djourab (Sahara méridional) (>16°N), à plusieurs centaines de kilomètres au nord-est de l'actuel Lac Tchad (~13-14°N). Ces sites ont été sélectionnés pour leur grand nombre de spécimens fossiles découverts et leurs caractéristiques

faunistiques remarquables, dont la plupart ont déjà fait l'objet d'études approfondies par les membres de la MPFT. Parmi eux, le site TM266 a livré des restes crâniens et dentaires rapportés à l'espèce *Sahelanthropus tchadensis* (Brunet et al., 2002; Vignaud et al., 2002; Brunet et al., 2005), tandis que les sites KT12 et KT13 ont révélé les restes crâniens associés à l'espèce *Australopithecus bahrelghazali* (Brunet et al., 1995; Brunet et al., 1996). Les sites échantillonnés pour ce travail de thèse ont été choisis (parmi de 500 localités découvertes à ce jour) en raison de leur grande richesse en restes de vertébrés fossiles. L'approche utilisée ici est la seule, parmi toutes celles employées jusqu'à présent, à analyser le couvert végétal à partir d'éléments directement produits par les plantes. Cette démarche est donc inédite, et totalement complémentaire aux études paléoenvironnementales menées jusqu'à présent dans cette région.

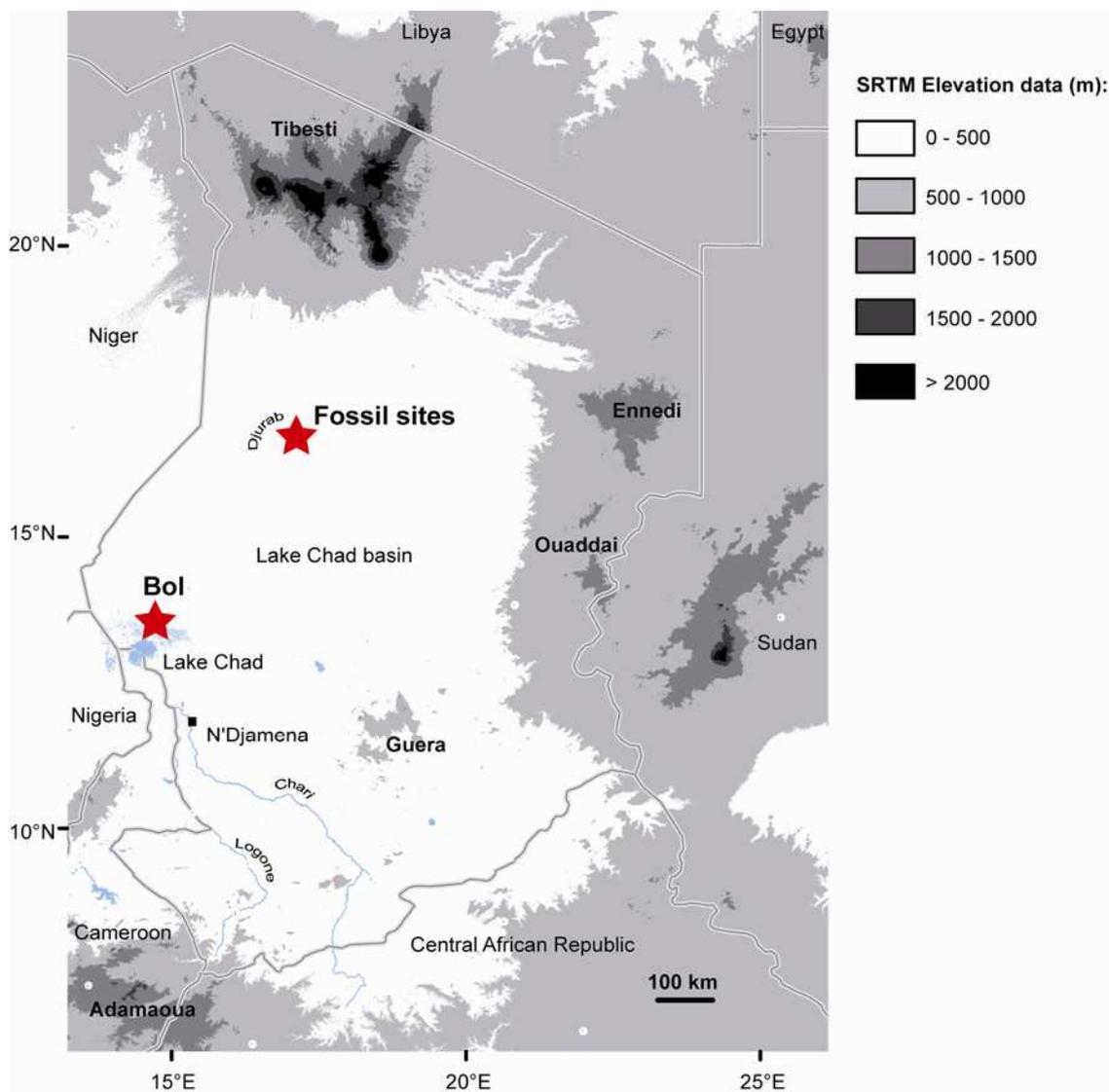


Figure V-1 Geographical map of Chad drawn from SRTM (“Shuttle Radar Topography Mission”) elevation data (m). Stars indicate the location of the Bol locality, where the drilling process was performed during the 70’s, and of the Mio-Pliocene fossil sites excavated in the Djurab desert.

VI. Le forage de Bol

Phytolith, diatom and pollen analyses from a new Mio-Pliocene lacustrine record from Chad, Central Africa: paleoenvironmental implications

• Introduction

The Mio-Pliocene is a critical time for human evolution as it is marked by the emergence of the earliest hominin taxa in Africa (Dart, 1925; Johanson et al., 1978; White et al., 1994; Leakey et al., 1995; Senut et al., 2001; Brunet et al., 2002). This period is characterized by major climatic events such as the Messinian Salinity Crisis at 5.9-5.3 Ma (Duggen et al., 2003), or the emphasis of climate cyclicity by the end of the Pliocene (deMenocal, 2004). The Mio-Pliocene vegetation of Africa is above all documented in the eastern regions, where numerous terrestrial remains were described. Plant macro-remains from Late Miocene deposits of the Tugen Hills (Kenya) indicate a discontinuous sequence of lowland and submontane forest, seasonally arid woodland or woodland savanna, and dry forest to woodland and upland forest from 12.6 Ma to 6.8 Ma in the region (Jacobs and Kabuye, 1987; Jacobs and Deino, 1989; Jacobs and Winkler, 1992; Jacobs and Deino, 1996). A pollen spectra overlying an 8 Ma-old basalt layer in Ethiopia indicates the presence of a wet lowland forest (Yemane et al., 1987). Fossil pollen assemblages from diverse Pliocene localities of East Africa suggest that woodlands, grasslands, and forest communities were present in varying extent depending on sites and ages (Bonnefille, 1995). The assessment of vegetation changes during the time of earliest hominin evolution (since ca 7 Ma) stays difficult since most of the vegetation records represent local snapshots, often discontinuous on spatial and temporal scales. To improve this knowledge, a comparative study between a deltaic pollen sequence from Niger (Morley, 2000) and an exclusive marine pollen sequence from the Gulf of Aden was performed. It allowed defining three major vegetation stages during the time spanning the evolution of earliest hominin in both West and East Africa. These vegetation stages consist of “a forest phase” at 7-7.5 Ma, “a long trend to forest expansion” from 5.5 to 3.5 Ma, and a “tree-cover decline” from 3.5 to 2.7 Ma (Bonnefille, 2010). However, a lack of information still remains in Central Africa, where two hominin species were discovered in northern Chad: *Australopithecus bahrelghazali* (ca 3.6 Ma) (Brunet et al., 1995; Brunet et al., 1996; Lebatard et al., 2008; Lebatard et al., 2010) and *Sahelanthropus tchadensis* (ca 7 Ma) (Brunet et al., 2002; Vignaud et al., 2002; Brunet et al., 2005; Lebatard et al., 2008; Lebatard et al., 2010), the latest representing the oldest hominin known thus far. To date, paleovegetation records from Chad are rare and only consist of sparse woody macro-remains from the Pliocene (Coppens and Koeniguer, 1976). Indirect vegetation proxies such as for example faunal assemblages, dental mesowears, or stable isotopes of teeth-enamel were consequently used to infer the paleoenvironment of the Chadian hominin species. Studies concluded to the existence of a mosaic environment in vicinity of the sites

bearing *Sahelanthropus* remains (Vignaud et al., 2002; Jacques, 2007; LeFur et al., 2009; Blondel et al., 2010), and probably more open landscapes during the time spanning *Australopithecus bahrelghazali* (Brunet et al., 1997; Zazzo et al., 2000; Geraads et al., 2001). Moreover, isotopic analyses performed on tooth enamel of fishes from the Chadian fossil sites support a trend to aridification during the Mio-Pliocene (Otero et al., 2011).

The study we proposed here attempts to complete our knowledge about the vegetation and environmental changes that affected Central Africa during the time spanning of *S. tchadensis* and *A. bahrelghazali*. It consists in analyzing the vegetation remains (phytoliths, pollen) and diatoms of a unique sedimentary archive from Lake Chad, which was produced during a drilling campaign initially engaged for oil prospection in the 70s in Chad. The borehole was carried out near the locality of Bol, in the northern part of current Lake Chad.

• Study area

Present-day Lake Chad (25000 km² in the 1960s, ~10000 since 1990) (UNEP, 2004) occupies a large depression at the edge of the Saharan desert (13-14°N) (Figure VI-1, p.159). This lacustrine body is mainly supplied by the Chari-Logone river system, which drains the humid tropics from Central African Republic and north Cameroun, and in lesser extent by direct rainfall and inflow from other small tributaries (El Beid and Komadugu Yobe rivers) (Bader et al., 2011; Leblanc et al., 2011). Lake Chad is set in the Sahelian domain (White, 1983) where mean annual rainfall is <400 mm/year, and dry season lasts from nine to 11 months (CRU database, New et al., 2002). Average annual temperature ranges around 27-29°C (CRU database, New et al., 2002).

The locality of Bol (13°28'N, 14°44'E) is surrounded by a large complex of small episodic islands (archipelago) probably established in the region during the last glacial maximum (between 20-12 kyr BP) (Servant, 1973). At Bol, mean annual temperature and precipitations were respectively estimated to ~27.9°C and ~271mm/yr over the period of 1961-1990 (CRU database, New et al., 2002). Current vegetation of the archipelago is essentially aquatic, with abundant herbaceous plants and few trees and shrubs (Gaston and Dulieu, 1976; Gaston, 1996; Olivry et al., 1996). Three types of vegetation can be distinguished from the aquatic areas to the islands. The aquatic areas are mostly occupied by the hydrophytic grass species *Vossia cuspidata* and *Phragmites australis*, plus various aquatic herbaceous species from the Cyperaceae (*Cyperus papyrus*, *Cyperus articulatus*) and Typhaceae (*Typha domingensis*), which often constitute patches of vegetation drifting on water. The aquatic tree *Aeschynomene elaphroxylon* may constitute true forests when lake level is low. Away from the banks, in areas that are regularly flooded/un-flooded following the lake level fluctuations, the vegetation is mainly composed by swampy herbaceous taxa (e.g. Cyperaceae, *Potamogeton*), and hydro-/helophytic grasses (e.g. *Leersia hexandra*, *Echinochloa* sp.). In contrast, in dry and sandy areas on the islands, the vegetation is mainly composed by drought-adapted plants, such as the shrub *Cassia*

sieberdana, plus xerophytic grasses species such as *Cenchrus biflorus*, *Dactyloctenium aegyptium*, *Panicum laetum*. On the highest islands, sub-desertic trees of *Acacia* sp., *Balanites aegyptiaca*, *Calotropis procera*, *Leptadenia pyrotechnica* and palm trees of *Hyphaene thebaica* are also present.

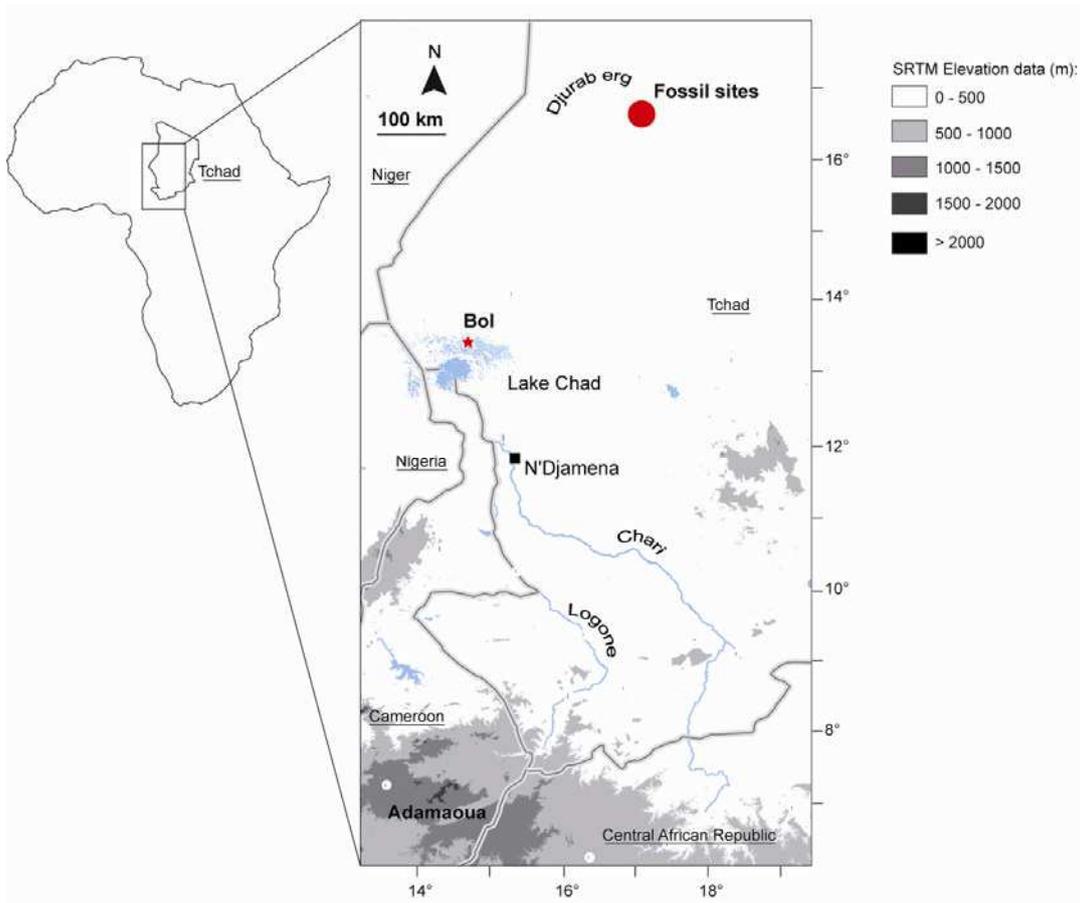


Figure VI-1 Geographical map of Chad drawn from SRTM (“Shuttle Radar Topography Mission”) elevation data (m) and showing the general context of the study. The borehole was done near the Bol locality, in the northern archipelago of current Lake Chad.

• Material

Core remains consisted of a discontinuous succession of different sediments samples, also called “cuttings”, that could be originally associated with three major lithological units: eolian sand at the top (0-71.5 m), followed by intermediate lacustrine pelite and diatomite (71.5-297.2 m), and by sand and clay alternation at the base (297.2-673 m). Short lithological descriptions made during the drilling were available for the entire core. However, only the 114 samples from the intermediate section between 297.2m and 71.5m were preserved. These 114 cuttings form a discontinuous record of ~225 m-long. Sediments mainly consist of a series of fine or sandy clay sediments and diatomites (Moussa, 2010) (Table VI-1, p.160). The study we presented here was carried as a test. It concerns 25 samples only, which we analyzed for $^{10}\text{Be}/^9\text{Be}$ dating, diatom, phytolith and pollen between 297.2m and 90.8m. (Figure VI-3, p.166).

• Methods

Dating

The core intermediate section was dated using the $^{10}\text{Be}/^9\text{Be}$ dating method (details in Lebatard et al., 2008; Lebatard et al., 2010). The dating allowed fixing the sequence from the Late Miocene to the Early Pleistocene. Absolute ages range from $\sim 6.3 \pm 0.11$ Ma at the base (at 297.2m depth) to $\sim 2.6 \pm 0.08$ Ma for the top sample (at 90.8m depth) (Table VI-1, p.160).

Table VI-1 List of the 25 fossil sediment samples studied from Bol. Depth values (m), short lithological description and absolute ages (Ma) obtained from $^{10}\text{Be}/^9\text{Be}$ dating are indicated. New age values obtained after correction or estimation steps are also indicated (the method used is described in the text and presented on Figure VI-2, p.161).

Samples	Depth (m)		Age (Ma) $^{10}\text{Be}/^9\text{Be}$	\pm	Age corrected (Ma)	Age estimated (Ma)
5a	-90.8	Diatomite	2.606	0.083	2.326	
6p	-96	Diatomite	2.408	0.075		
8n	-105	Argillaceous sandstone	2.317	0.081	2.455	
9e	-110	Sandy claystone	2.481	0.079		
10b	-113	Claystone	2.730	0.081		
11a	-117	Claystone (+ gypsum)	3.203	0.081		
12l	-123.4	Sandy claystone	3.077	0.078	3.348	
13e	-127	Sandy claystone (+ gypsum)	3.430	0.083		
17a	-144.8	Sandy claystone	3.616	0.083		
17h	-147	Sandy claystone (+ gypsum)	4.133	0.126	3.621	
19a	-154	Claystone	3.639	0.086		
21a	-166.3	Claystone	3.664	0.084		
21j	-169	Sandy claystone	3.948	0.123	3.686	
22a	-175.5	Sandy claystone	3.742	0.088		
24n	-197	Sandy claystone	No age			4.095
25a	-203	Sandy claystone	4.637	0.130	4.193	
25j	-206	Sandy claystone	4.242	0.091		
26a	-212.1	Argillaceous diatomite	4.036	0.100	4.309	
27n	-224	Argillaceous diatomite	5.045	0.125	4.439	
28a	-230.5	Diatomite	4.660	0.102		
30j	-251	Argillaceous diatomite	5.517	0.101		
32a	-267	Sandy claystone	No age			5.633
32e	-270.4	Argillaceous diatomite	5.658	0.095		
35a	-294.2	Claystone	5.994	0.104		
35e	-297.2	Claystone	6.350	0.109		

For solving problems of dating inversion in the chronological sequence, we attempted to make corrections on eight absolute age values by considering simple linear equations between the samples. Thus, each new age value was estimated from the linear equation defined by the age values of its closest neighboring samples (Table VI-1, p.160; Figure VI-2, p.161). We used the same method to provide absolute ages for the two samples 32a and 24n, which could not be dated. We are aware that this age model is quite simple and can be largely argued because it supposes that sedimentation rate stays constant in a same time interval. Of course, precautions should be taken when discussing about paleoenvironmental variations at these ages.

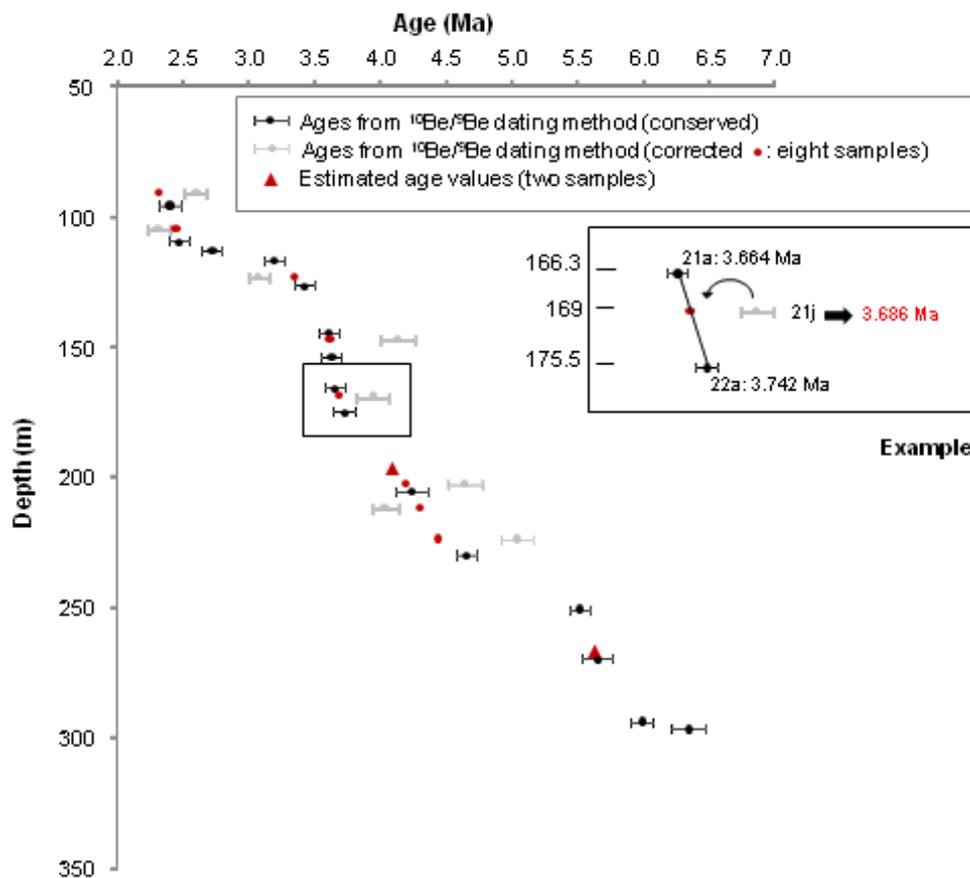


Figure VI-2 Bivariate plot of the $^{10}\text{Be}/^9\text{Be}$ age values versus depth values (m) associated with the 23 fossil sediment samples. Eight ages were corrected, and two ages were estimated using simple linear equations between samples. The method used is illustrated for sample 21j.

Laboratory procedures and counting

Phytolith extraction was done using ~15 g of material, and diatom extraction using ~1-2 g of material. For both, chemical treatment included carbonate dissolution with hydrochloric acid (HCl, 37%, overnight), OM oxidation with hydrogen peroxide (H₂O₂ at 33%, at 90°C), and repeatedly rinsed with distilled water. For phytolith extraction, complementary laboratory steps were done and consisted in iron removal (with C₆H₅Na₃O₇ and Na₂O₄S₂, H₂O₂), clay removal by decantation, and densimetric separation with zinc bromide heavy liquid (ZnBr₂) set at d=2.3.

Pollen extraction was done using ~5 g of material and following the standard method of acetolysis (K. Fægri and Iversen, 1989).

Observation and counting

We used glycerin as mounting medium to allow the observation of phytolith material in the 3D. Phytolith counting was performed by A. Novello for 18 over 25 samples; seven samples were analyzed by D. Barboni (35e, 32e, 27n, 25a, 21j, 13e, 8n). Both observers used the same protocol for preparing and counting the samples which allowed comparing the phytolith assemblages. Phytolith counting was done at x400 magnification, and a minimum of 200 short cell phytoliths (GSSCs) was counted in each sediment sample, except for samples 30j, 26a, 21a and 9e for which the extracted material was exhausted before reaching the count. In these cases, only 143 to 192 GSSCs could be counted. Phytoliths were classified following the classification established by Novello et al. (2012) in their study of modern plants and soils from Chad. We observed and counted separately 38 different phytolith types among the GSSC category, and 42 types among the non-GSSCs categories (acicular, blocky, elongate, epidermal silicified structures, globular, polyhedral bodies and plates). Here, we provide the descriptions, photographs and drawings of two new phytolith types, not observed by Novello et al. (2012) (Plate V). Photographs were realized using Canada balsam as mounting medium because of its refraction index (1.55), which gives better contrast. Detailed phytolith counts are available in Appendix IV. During the counting of phytoliths, we observed and counted other silica such as diatoms and sponge spicules, but did not attempt any taxonomical identification.

Taxonomical identification of diatoms was performed apart from the phytolith counting by F. Sylvestre and C. Paillès (CEREGE). Diatom analysis was carried out at x1000 magnification, using Naphrax. Analyzers provided a qualitative estimation of the diatom abundance for each sample. Samples were considered as totally sterile when no diatom particles were observed on the slide, and substerile when diatom remains only consisted in some fragmentary elements with rare individuals. In diatom-rich samples, diatom abundance was defined as follows: 1) low when two or three round-passing over the slide were necessary for reaching a count of 200 entire individuals; 2) moderate when one transect on the slide led to a counting of about 400 entire individuals; 3) high when one to two transects were sufficient to reach at least 400 entire individuals. We used this semi-quantitative scale

of diatom abundance (sterile, substerile, low, moderate to high abundance) as a reliable support for giving a meaning to our quantification of diatoms during the counting of phytoliths. Indeed, the diatom abundance evaluated during the counting of diatom species is a direct snapshot of diatom abundance present in the original sediments because it is estimated using a low amount of sediments at the beginning of the preparation (1-2g), no ZnBr₂ concentration step during the extraction, and always the same amount of material put on the slide. On the contrary, even if we observed different percentages of diatom particles during the phytolith counting, we cannot say to what extent the fraction of diatom particles we observed in each sample has a real ecological significance since we used about ten more times of material for the phytolith extraction than for the diatom extraction and concentrated all bio-silica remains during the phytolith extraction (ZnBr₂ step).

Pollen counting was done by G. Buchet, and re-evaluation by D. Barboni.

Phytolith proxies

We used the relative abundance (%) of blocky-elongate phytolith types, and percent values of the Aquatic grass phytolith index (Iaq°) as indicators of swampy and aquatic vegetation. In modern sediments from the swampy margins of modern Lake Chad, these two proxies exhibit very high values (up to 62% and 87% respectively), significantly different from those observed for sediments from non-swampy environments. We used the relative abundance (%) of silicified bulliform cells, also called Fs index (Bremond et al., 2005b), as an indicator of low atmospheric humidity. In modern West and Central African environments, the abundances of silicified bulliform cells in soils increases latitudinally from the Sudanian to the Sahelian/Saharan zone, according to increasing drought-stress experienced by plants because of increasing atmospheric aridity (Bremond et al., 2005b; Novello et al., 2012). Water-dependant vegetations (e.g. marshes and lake swamps) growing under low atmospheric humidity produce greater amounts of bulliform phytoliths than terrestrial vegetation, as observed for modern Lake Chad (Novello et al., 2012). The Mesophytic and Xerophytic grass indices (Ime° and Ixe° respectively) were used as indicators of the regional vegetation. At the scale of modern Chadian environments, these indices allow discriminating modern Sahelian (mainly xeric) environments from modern Sudanian (mainly mesic) environments. Here we used a ratio of these two indices, called Ixe-me°: $(Ixe^{\circ} / (Ixe^{\circ} + Ime^{\circ})) * 100$, as a unique proxy for non-lacustrine vegetation influence.

The modern soil/mud phytolith dataset from Chad (57 assemblages) (Novello et al. 2012, and unpublished material) was used as modern reference for evaluating the past vegetation changes recorded by phytolith proxies. The modern dataset includes ten samples from the swampy margins of current Lake Chad, 18 assemblages from the Sahelian environments, and 29 assemblages from the Sudanian environments (Appendix III).

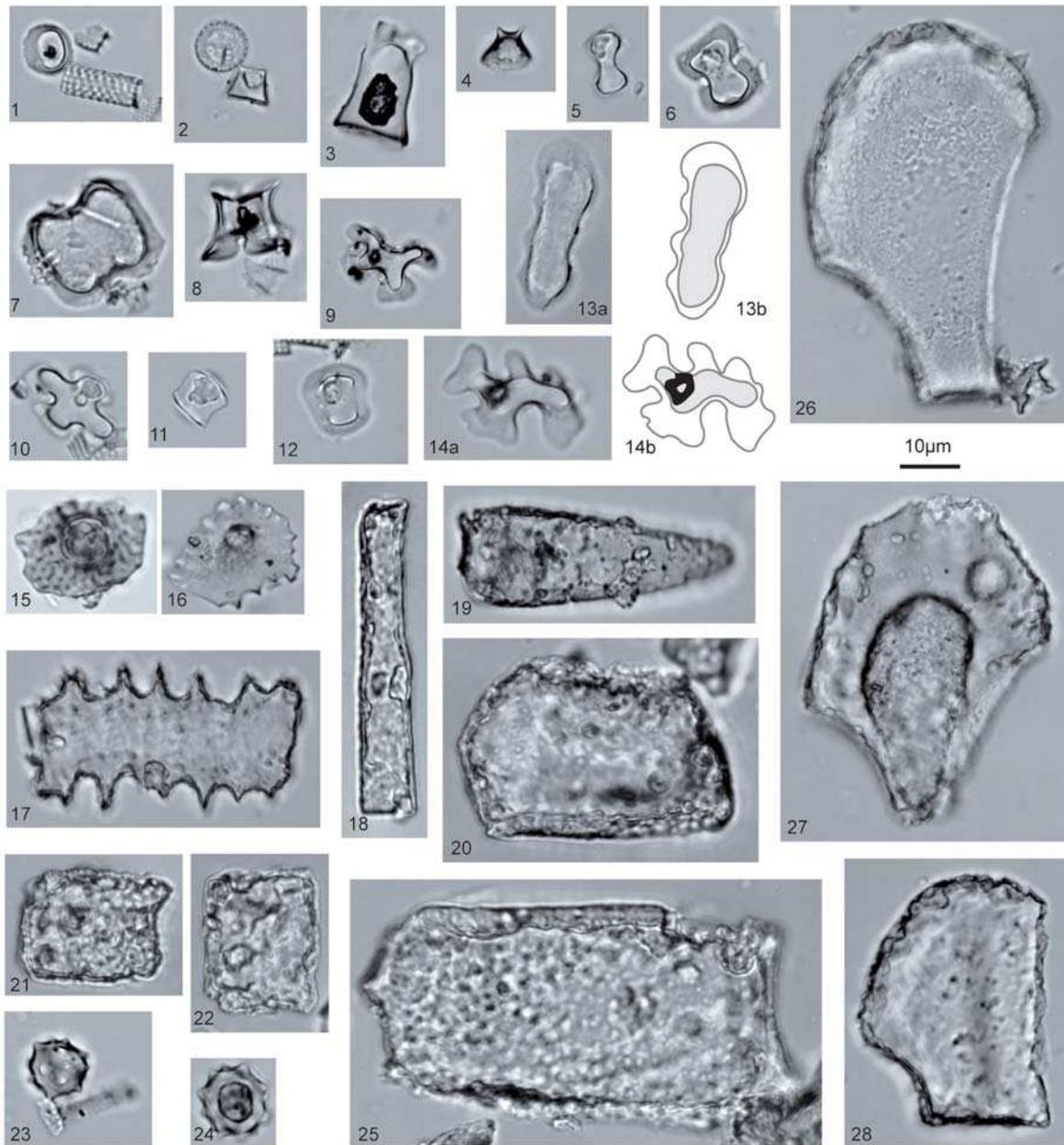


Plate V. Selected phytolith types observed in fossil sediments from Bol. IDs follow the classification of Novello et al. (2012). *New types, not observed in Novello et al. (2012)

- 1-2. Rondel, conical, top truncated, Ro1 (1: in top view, 2: in side view)
- 3. Rondel, conical, top truncated, tall, Ro7
- 4. Rondel, conical, top keeled, Ro2
- 5. Bilobate, short and tabular, round lobes, Bi2
- 6. Bilobate, short and trapeziform, length>height, Bi11
- 7. Bilobate, short and tabular, missing shank, Bi9
- 8. Bilobate, short and trapeziform, length=height, Bi12
- 9. Bilobate, trapeziform, concave lobes, Bi14
- 10. Cross, trapeziform, 4-lobed, cross top, Cr5
- 11. Saddle, tabular long, S3
- 12. Saddle, trapeziform, base round and vaguely constricted, S4
- 13a-b*. Polylobate, trapeziform, base regularly sinuate, Poly4
- 14a-b*. Polylobate, trapeziform, base irregularly sinuate with closed concavities/convexities, Poly3
- 15. Plate, regularly scorbiculate with a short depressed cone in the center, Pla4
- 16. Plate, sinous shape, knobby apex, Pla5
- 17. Elongate, tabular, echinate margins, EI3
- 18. Elongate, tabular, smooth margins, EI3
- 19. Acicular, psilate, pitting of dissolution/alterd, Aci1
- 20-22, 25. Blocky, cubic to parallelepipedal, pitting of dissolution/alterd on surface, Blo3,6 or 7
- 23-24. Globular, echinate, Glo1
- 26-28. Blocky, cuneiform (28: cuneiform broken), pitting of dissolution/alterd on surface, Blo4

• Results

Abundant biogenic silica remains consisting of phytoliths and/or diatoms and/or sponge spicules were observed throughout the sequence, except at the base where four samples were found totally sterile to sub-sterile in bio-silica particles (35e, 35a, 32e and 32a) (Figure VI-3, p.166). These samples contain small (<5 μ m) fragments of unidentifiable particles, but no recognizable phytoliths or diatoms. Thus it seems that unknown taphonomical processes affected the preservation of bio-silica remains at the base of the record, as dissolution (high pH values?) and/or reworking silica processes.

Diatom abundances

Four well-marked lacustrine stages marked by moderate to high abundance of diatoms in the sediments occurred at ~4.6-4.2 Ma, ~3.7-3.6 Ma, ~2.7 Ma and ~2.4-2.3 Ma. These stages led to the deposition of fine clay deposits and diatom-rich sediments (diatomites) (Figure VI-3, p.166). The first lacustrine stage is represented by samples 28a, 27n, 26a, 25j and 25a, dated from 4.66 Ma (\pm 0.09) to ~4.2 Ma (Figure VI-3, p.166), and which exhibit high diatom abundance. This well-marked lacustrine stage, which consists in straight diatomite and argillaceous diatomite deposits, is followed by a remarkable decrease in diatom abundance (sample 24n) at ~4.10 Ma. The second stage concerns samples 22a, 21j, 21a, 19a and 17h, and occurs during a short period ranging from 3.74 Ma (\pm 0.09) to ~3.62 Ma (Figure VI-3, p.166). Abundance of diatoms is high for samples 21j and 21a, and moderate for samples 22a, 19a and 17h. All these sediment samples consist in pelites or sandy claystones. The third stage is defined by only one sample (10b) and occurs at 2.73 (\pm 0.08) Ma. It is surrounded by a long period (3.61 Ma (\pm 0.08) to ~2.45 Ma) of drastic decrease of diatom abundances (samples sterile: 17a, to substerile in diatoms: 13e, 11a, 8n, or with low diatom abundance: 12l, 9e) (Figure VI-3, p.166). The last well-marked lacustrine stage occurs at the top of the archive (samples 6p, 5a) and corresponds to the period between 2.41 Ma (\pm 0.08) to ~2.32 Ma (Figure VI-3, p.166). Samples concerned are characterized by high abundance of diatoms and straight diatomite to argillaceous diatomite deposits.

Even if moderate to high diatom abundances are not thoroughly drawn by the diatom percentages observed during the phytolith counting (probably because of different preparation procedures) (Figure VI-3, p.166), two general tendencies are observed between the two quantification results: 1) the highest percentages of diatoms identified during the phytolith counting (>43%, up to 100%) coincide with high to moderate diatom abundance; 2) the lowest percentages of diatoms (<3%) (or highest percentages of phytoliths, >95%) identified during the phytolith counting coincide with low diatom abundance or sterile samples. These results allow stating of a general trend of an increasing of vegetation remains when diatom floras appear in parallel poorly developed.

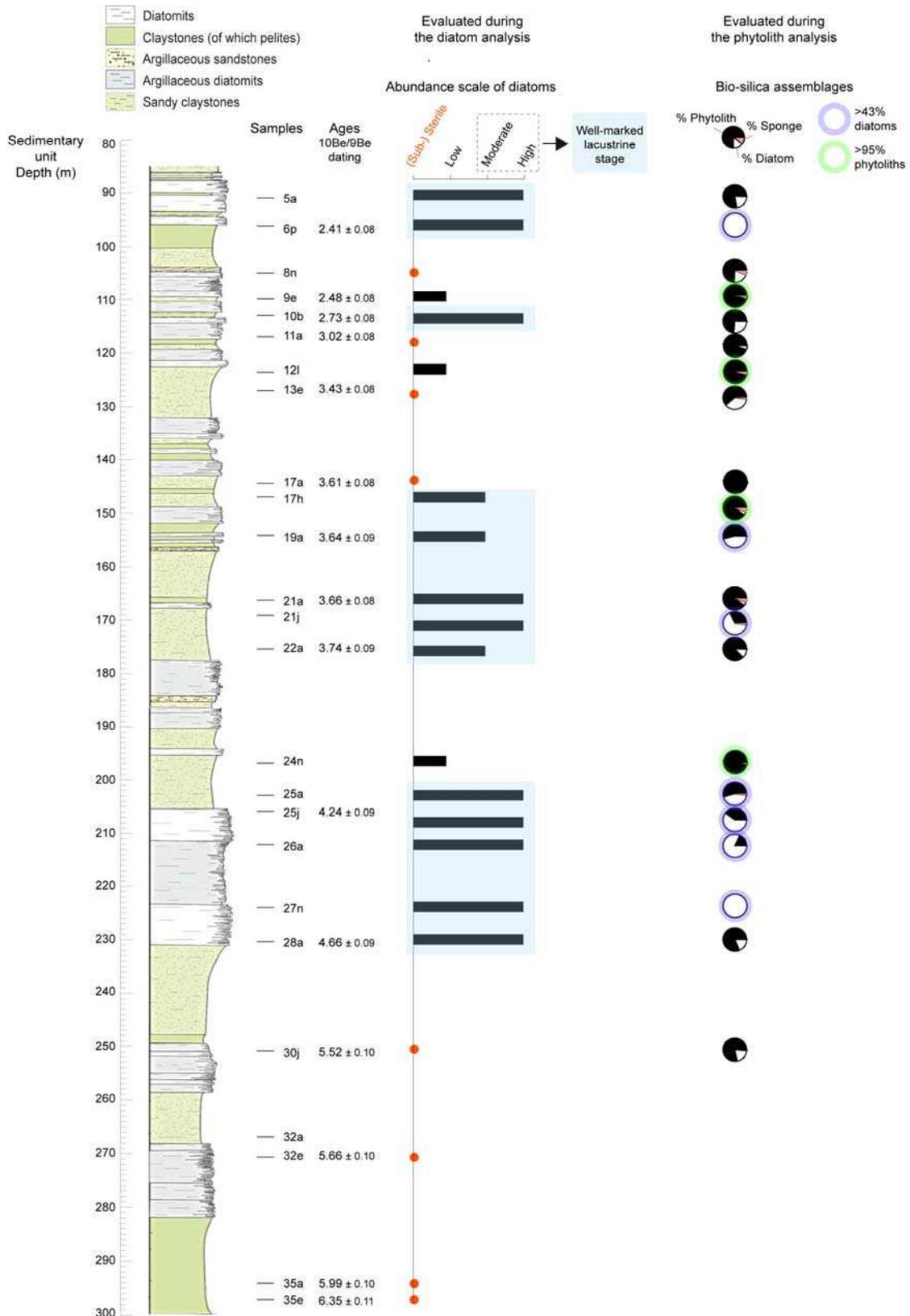


Figure VI-3 Variations of the diatom abundances observed along the sedimentary unit. High and moderate diatom abundances (defined during the diatom counting) are indicative of well-marked lacustrine stages. To compare, highest percentages of diatom particles observed during the phytolith counting (>43%) coincide with well-marked lacustrine stages, while highest percentages of phytolith particles (>95%) coincide with non well-marked lacustrine stages. More details are given in text.

Diatom species richness

Diatom species richness in this sedimentary record is relatively low since the diatom assemblages are dominated by two planktonic diatom species, namely *Aulacoseira granulata* and *Stephanodiscus carconensis* (Table VI-2, p.167). For all samples (except 28a), these two diatoms altogether account for 85 to 99% of the diatom assemblages. Samples 28a, 24n, 19a and 12l, however, are also characterized by 2-7% of epiphytic species. Samples 28a and 24n are set at the limits of the first well-marked lacustrine stage (4.66 Ma (± 0.09) to ~ 4.2 Ma), while sample 19n coincides with the end of the second well-marked lacustrine stage (3.74 Ma (± 0.09) to ~ 3.62 Ma) (Figure VI-4, p.168). Sample 12l is part of the stage characterized by extremely low diatom abundances (3.61 Ma (± 0.08) to ~ 2.45 Ma).

Table VI-2 Synthesis of diatom species abundances (%) observed in fossil samples. Ecological assignments (planktonic or epiphytic) are from Gasse (1986) and Cocquyt (1998). Other planktonic species: *Cyclotella* spp., *Fragilaria brevistriata*, *F. construens*, *F. pinnata*, *Tabelaria flocculosa*; Epiphytic species: *Cocconeis placentula*, *Gomphonema gracile*, *Navicula confervacea*, *Nitzschia amphibian*, *N. compressa*, *Rhopalodia gibba*. The genus *Aulacoseira* and *Stephanodiscus* are mainly represented by the species *Aulacoseira granulata* and *Stephanodiscus carconensis*.

ID samples	Planktonic species			Epiphytic species	Other*
	<i>Aulacoseira</i> spp.	<i>Stephanodiscus</i> spp.	Other		
5a	89.0	2.8	1.0	0.0	7.2
6p	92.2	2.8	1.3	0.7	2.9
8n	-	-	-	-	-
9e	65.6	20.4	6.7	1.1	6.3
10b	95.7	1.9	1.0	0.0	1.4
11a	-	-	-	-	-
12l	91.2	1.8	0.0	5.3	1.8
13e	-	-	-	-	-
17a	-	-	-	-	-
17h	57.5	40.8	0.0	1.0	0.8
19a	76.1	17.7	0.4	2.7	3.1
21a	96.3	0.5	1.6	0.8	0.8
21j	73.2	16.9	5.2	0.5	4.3
22a	93.8	2.5	0.5	1.0	2.2
24n	85.0	4.5	2.8	2.4	5.3
25a	86.1	10.7	1.7	0.2	1.2
25j	88.9	9.6	0.8	0.1	0.7
26a	61.5	37.3	0.0	0.0	1.2
27n	99.2	0.0	0.0	0.0	0.8
28a	49.7	20.7	4.4	6.7	18.4
30j	-	-	-	-	-
32e	-	-	-	-	-
35a	-	-	-	-	-
35e	-	-	-	-	-

* No ecological information found in literature

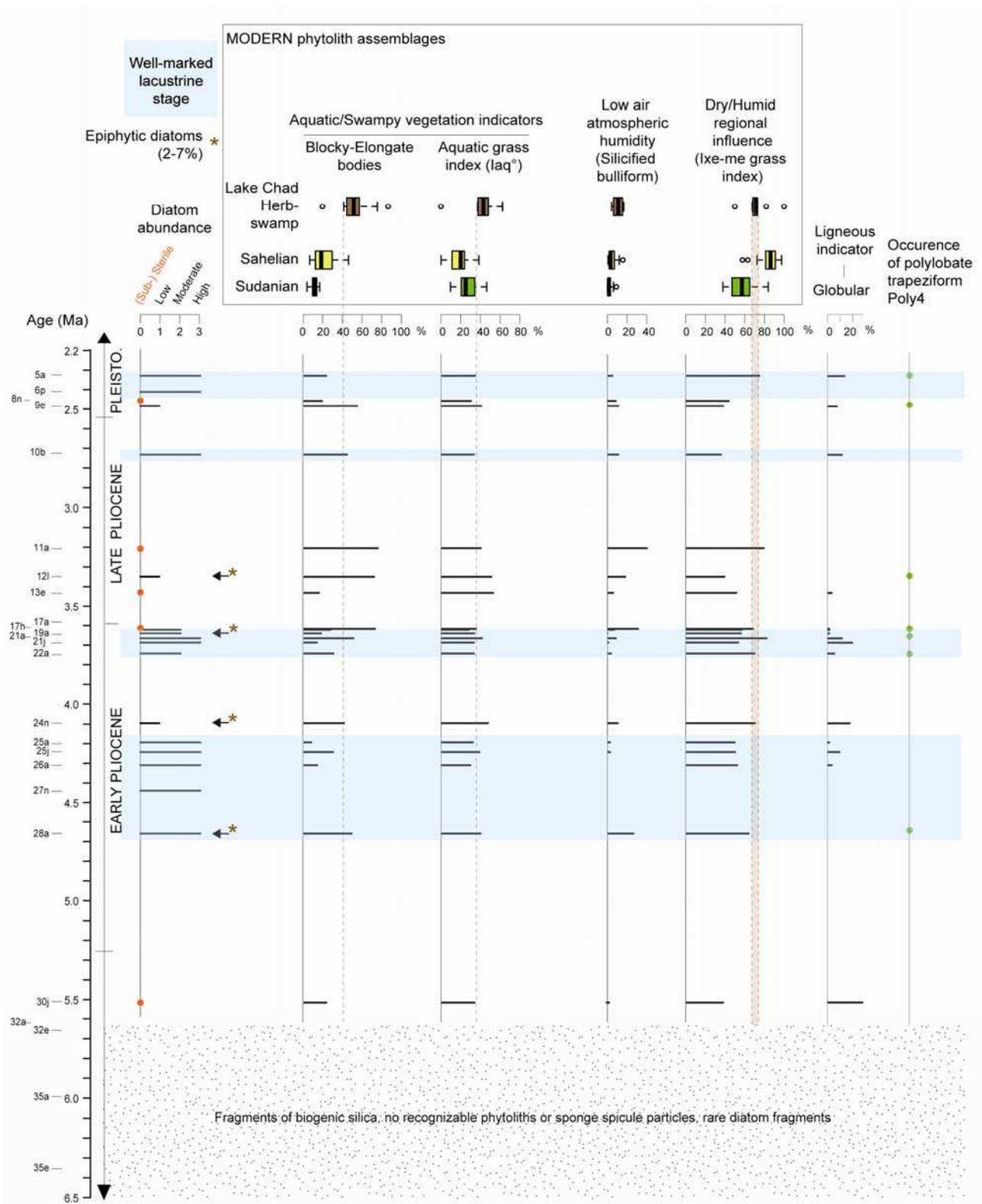


Figure VI-4 Variations of the phytolith proxies through time and regarding the diatom abundance scale. Remarkable abundances of epiphytic diatoms (Table VI-2, p.167) are also indicated. Silicified bulliform percentages are represented by the Blo-4,-5 types, globular phytolith percentages by all globular types, and polylobate trapeziform by the Poly-4 type (up to 2% in the fossil samples). Modern soil/sediment assemblages used for comparisons consist of ten Lake Chad assemblages, 18 Sahelian assemblages, and 29 Sudanian assemblages. Box-plots are defined as follows: min, 1st quartile, median, 3rd quartile, max.

Phytolith assemblages and proxies

Phytolith diversity

Among the 40 GSSC types and 25 non-GSSC types observed in the Bol fossil assemblages, only two types do not appear in the published classification of Novello et al. (2012). They consist in two GSSC types of the polylobate category (Poly3, and Poly4, Plate V). Poly3 (Plate V, n°14a-b) possesses an irregular and narrow multi-lobate base topped by a rectangular to keeled top that can reach up to 20- μm in height. Poly4, at the opposite, possesses a regular multi-lobate base topped by a well-defined rectangular top that does not exceed 8- μm in height (Plate V, n°13a-b). The type Poly4 corresponds to the polylobate trapeziform phytoliths observed in C₃ grass species from African tropical highlands (Barboni and Bremond, 2009) or temperate environments (Rossouw, 2009). This type is observed in seven out of the 19 phytolith-rich samples of the Bol borehole and only account for 1-2% (on the total sum of GSSCs) (Figure VI-4, p.168).

General pattern of abundances

Among the main morphological phytolith categories, the GSSC, blocky and elongate categories are the most represented (Appendix IV). GSSC types account for 18 to 82% of the total assemblage, while blocky and elongate types account for up to 28% to 54% (Appendix IV). Among the GSSCs, bilobate (Bi-), cross (Cr-), and tabular polylobate (Poly1) types account for more than 61% (up to 94% in sample 121) of the GSSC assemblages, while rondel and saddle types account for less than 28% and 13% of the GSSC assemblages. Acicular bodies, as well as other phytolith types (consisting in polyhedral bodies and plates, plus epidermal silicified structures), account for less than 6% of the total phytolith assemblage (Appendix IV). As a consequence, specific family level types such as the Cyperaceae papillae (Ollendorf, 1992) or the Commelinaceae type Poll (Eichhorn et al., 2010) are poorly represented. Cyperaceae papillae occur in ten samples but do not exceed 1% of the total phytolith assemblage, whereas type Poll occurs only once in sample 8n (Appendix IV). The globular types (echinate, other decorated and psilate) account for 0-15% in all samples (Figure VI-4, p.168).

The aquatic/swampy vegetation indicators: Blocky-Elongate phytoliths and Aquatic grass phytolith index (Iaq°)

The phytolith data show that non well-marked lacustrine stages are characterized by high percentages of blocky-elongate phytoliths and/or high values of the Aquatic grass index (Iaq°) (Figure VI-4, p.168). Blocky-elongate phytoliths account for 42 to 76% of the total phytolith assemblages for five out of the eight samples of the non well-marked lacustrine stages, and Iaq° index reaches values of 40-52% for five out of the eight samples. Compared to modern phytolith assemblages, blocky-

elongate abundance >41%, as well as Iaq° values >37%, mostly occur in sediment samples from the herb-swamp areas of current Lake Chad.

Regional grass influences: Ixe-me° grass phytolith index

Three main groups of Ixe-me° index values are identified among the phytolith assemblages (Figure VI-4, p.168). Twelve out of the 18 assemblages (30j to 25a, 21j, 17h, 13e, 12l, 10b to 8n) exhibit lower Ixe-me° index values (36-57%) than observed for modern sediments of current Lake Chad (73% in average) (Figure VI-4, p.168). This first group of values, which appears close to the range of values of modern Sudanian soils from Chad (Ixe-me° index of 60% in average), indicates higher contribution from the Sudanian domain than nowadays. At the opposite, the two phytolith assemblages 21a and 11a possess higher Ixe-me° values (80 and 82% respectively) than observed for modern sediments of current Lake Chad. This second group of values, which appears close to the Ixe-me° values of modern Sahelian soils from Chad (82% in average), indicates higher contribution from the Sahelian domain than nowadays. At last, four out the 18 assemblages (24n, 22a, 17a, 5a) possess Ixe-me° values (68-75%) similar to those observed for modern sediments of current Lake Chad.

Percentages of silicified bulliform cells

Three phytolith assemblages (28a, 17a and 11a) are characterized by very high percentages of silicified bulliform phytoliths (25-38%) (Figure VI-4, p.168), never observed in modern phytolith assemblages from Chad (<17%). At 3.2 Ma (sample 11a), the high abundance of silicified bulliform phytoliths coincides with a significant contribution from the Sahelian domain (Figure VI-4, p.168).

Pollen assemblage

The only productive sample for pollen analysis (sample 25j) indicates a Sudanian vegetation type at Bol ~4.2 Ma ago. Taxa showing affinities for the Guineo-Congolian domain account for 11% in the 25j pollen assemblage, against 7% in modern pollen assemblages from Lake Chad (Maley, 1972) (Figure VI-5, p.171). At the opposite, taxa with affinities for the Sahelian domain only account for 14% in the 25j pollen assemblage, against an average of 17% in the modern pollen assemblages from Lake Chad (Maley, 1972). Afromontane pollen such as *Olea capensis*, are twice more abundant in the fossil sample 25j than in the modern. Afromontane taxa account for 15% in the 25j pollen assemblage, against an average of 8% in the modern pollen assemblages from Lake Chad (Maley, 1972) (Figure VI-5, p.171).

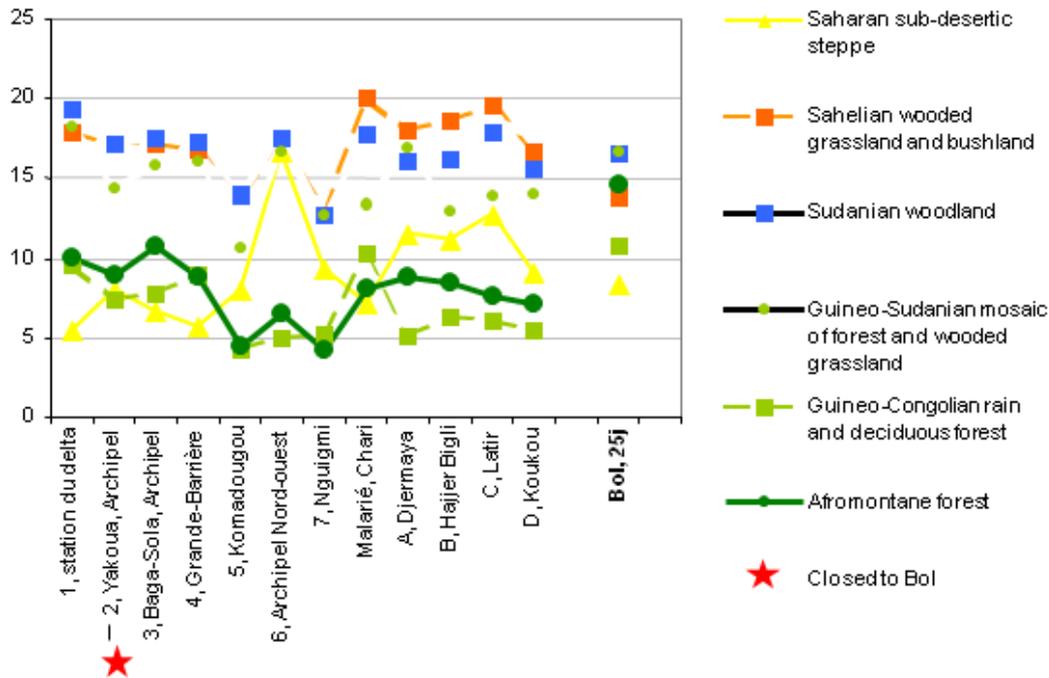


Figure VI-5 Scores (%) of phytogeographic domains inferred from modern (Maley, 1972) and fossil pollen data, Lake Chad. Differences between modern and fossil pollen assemblages were (re-) evaluated by calculating scores for phytogeographical domains based on pollen abundance (square-root transformed to lower the weight of over-represented taxa) and taxa affinity for the Saharan, Sahelian, Sudanian, Guineo-Sudanian, Guineo-Congolian, and Afromontane vegetation types of White (1983) (Barboni et Buchet, pers. com., CEREGE).

• Discussion and conclusion

We are aware that the temporal resolution of our study is limited since we focused on 25 out of 114 available sediment levels for a ~225m long core that represents ~4 Ma. Secondly, even if some of the levels studied are neighbored on the sedimentary unit, they stay discontinuous in time because of consisting in cuttings. Considering these limitations, it is obvious that we cannot give a complete story of the environmental changes that had affected the region from the Late Miocene to the Late Pliocene/Early Pleistocene, but only episodic or general environmental features.

Our results support the recurrence of well-marked lacustrine stages at Bol, at least since the early Pliocene (4.6 Ma). These stages are characterized by high to moderate abundances of diatoms, and by the permanent dominance of the planktonic species *Aulacoseira granulata*. *A. granulata* is well known in the story of Lake Chad since it was described and observed in many Plio-Pleistocene sedimentary deposits from the Lake Chad basin (Servant, 1973; Fourtanier and Gasse, 1988). This species is associated with important transgressive events of Lake Chad, as the well-documented Mega-Lake Chad stages occurring during the Holocene (Schuster et al., 2003; Schuster et al., 2005; Leblanc et al., 2006). At present, *A. granulata* still occurs in waters of Lake Chad (F. Sylvestre, com. pers.). This species favours extended freshwater bodies, more or less deep, and easily supports turbid waters

(Gasse, 1986). We can therefore assume that the dominance of *A. granulata* in the diatom-rich Pliocene levels from Bol indicates the occurrence of large water bodies, possibly not deep, but sufficiently extended in surface for permitting an optimal development of this diatom species.

At 4.6 Ma, the diatom flora indicates a setting of lacustrine conditions in the region. The diatom flora is remarkably diversified because it consists of no less than 22 species, while an average of only nine species is observed for other levels. Such high diversity is consistent with an initial stage of diatom colonization. Moreover, epiphytic diatom species account for up to about 7% of the diatom flora suggesting that swampy conditions, i.e. vegetated aquatic areas, have existed in the area of Bol at 4.6 Ma. This result is supported by a percentage of blocky-elongate phytoliths of 49% and an aquatic grass index of 39%, similar to values recorded for the swampy margins of current Lake Chad, mainly composed by a mixed herbaceous cover of aquatic grass and sedge species (Gaston and Dulieu, 1976; Gaston, 1996; Olivry et al., 1996).

During the Pliocene, episodic falls in diatom abundances are recorded for 4.1 Ma, 2.5 Ma, and for a period ranging from 3.6 Ma (± 0.08) to 3.2 (± 0.08) Ma. High percentages of aquatic/swampy vegetation indicators (blocky/elongate phytolith and aquatic grass index) and occurrence of epiphytic diatom suggest that the lake had experienced periods of low water-levels and/or had reduced its open water surface at the vicinity of Bol. Indeed, aquatic vegetation associated with current Lake Chad is only present in bank areas or in swampy areas of low water levels ($< 1.5\text{-}2\text{m}$) (pers. observation). Phytoliths are found largely dominant in the total silica assemblages, and suggests that past deposition conditions were sufficient for the preservation of bio-silica remains. Sedimentary data notably indicates a permanent calm sedimentation, and no periods of complete lake emersion in any of the sedimentary levels investigated (Moussa, 2010). Hence, the drastic diminution of diatom abundance cannot be explained by unsuitable sedimentary deposition and deposits. Extreme water turbidity or low available silica budget for the diatom cycle, which is most unlikely in the Lake Chad basin (Olivry et al., 1996), may be impediments to an optimal development of diatoms. Competition with aquatic plant species for available silica can also be proposed since swampy conditions seem to have existed at Bol during the periods of low diatom abundance.

The presence of Afromontane pollen taxa at 4.2 Ma indicate allochthonous input into the Lake. The olive tree *Olea capensis*, which occurs nowadays in the Adamawa and Jos plateau at mid-elevation (Letouzey, 1968), accounts for 3.5% of the total sum of pollen grains. Such abundance implies fluvial contributions from the southern highlands, consistent with the presence of kaolinite in the clay fraction (Moussa, 2010). At 4.2 Ma, the percentage of Afromontane pollen taxa is remarkably higher than in modern samples from current Lake Chad, which suggests a more important drainage of the southern highlands than observed nowadays. The occurrence of C_3 grass phytolith indicators (polylobate trapeziform Poly4) also supports more significant inputs from the southern highlands.

Indeed, C₃ grass phytolith indicators do not occur in modern sediments from current Lake Chad, while they account for up to 2% (on the sum of GSSCs) in some of the Pliocene levels studied. However, it cannot be excluded that such low percentage of Poly4 may result from the occurrence of C₃ aquatic grass species such as *Elytrophorus spicatus*, *Sacciolepis Africana*. These two species occur at low elevation and produce up to 8% of the Poly4 type in their leaves (see section IV.1.1, p.75). Their contribution to the modern soil phytolith assemblages is nevertheless negligible (<1%) (Appendix III). It is therefore most likely that the presence of the Poly4 type in Bol sediments indicates C₃-grass inputs from the southern highlands, rather than local input.

From 5.5 to 4.1 Ma, phytolith and pollen assemblages indicate important contribution from humid vegetations of the Sudanian and Guineo-Congolian domains, and low contribution from dry vegetations of the Sahelian domain. Climatic conditions in the region were therefore more propitious than nowadays for the expansion of humid vegetations. This result is consistent with results of global biome reconstruction of the Pliocene epoch in Africa, which indicate that the current tropical savanna and tropical xerophytic shrubland biomes expanded and covered much larger areas than today in Central Africa, at the expense of the Saharan desert (Salzmann et al., 2011).

After 3.7 Ma, by contrast, four out of the 13 phytolith assemblages indicate stray regional signal from xerophytic grasses, similar to modern Lake Chad assemblages, while two, at 3.6 Ma and 3.2 Ma, show a more important xerophytic grass influence than observed in modern Lake Chad assemblages. Moreover, our results indicate a significant peak of aridity at 3.2 Ma, supported by high value of Ixe-me° index and high percentage of silicified bulliform phytoliths. Today, modern assemblages from Lake Chad show no marked Sudanian or Sahelian influences, but mixed influences resulting from extra-local inputs from typical Sahelian surrounded vegetation, and from the Chari-Logone rivers passing through the Sudanian domain. The closeness of the signal observed between the four fossil assemblages and modern assemblages from current Lake Chad suggests that vegetation and climatic constrains in the Bol region were similar to present. At 3.6 Ma and 3.2 Ma, the existence of regional Sahelian constrain is emphasized by significant peaks of xerophytic grass inputs. In modern Chadian environments, xerophytic grass associations are well represented in Sahelian environments, where mean annual rainfalls are less than 400 mm/year and dry season lengths from nine to 11 months (CRU database, New et al., 2002). To compare, several investigations led on faunal and phytolith remains from the *Australopithecus bahrelghazali* hominin bearing sites (Koro Toro, Djurab desert) (Brunet et al., 1995; Brunet et al., 1996) indicate the existence of dry environments in northern Chad (16°N) at 3.6 Ma (Brunet et al., 1996; Zazzo et al., 2000) (see section VII. p.175 for the phytolith results). Our results are consistent with pollen record from the marine core ODP 658 of northwestern Africa, which indicates a first step towards drier climate between 3.5 Ma and 3.2 Ma (Leroy and

Dupont, 1996), and a strong aridification of the climate of northwestern Africa at 3.26 Ma (Leroy and Dupont, 1994).

On a larger geographical scale, Bonnefille (2010) identified three main vegetation phases occurring in both West and East tropical Africa during the Mio-Pliocene. These phases consist of a “forest phase” at 7-7.5 Ma, “a long trend of forest expansion” from 5.5 to 3.5 Ma, and a “tree-cover decline” from 3.5 to 2.7 Ma. At Bol, we observed no significant variations in the signal of ligneous phytolith indicators that would suggest a “forest phase”. Indeed, globular decorated phytoliths, which trace the presence/abundance of palm taxa and tropical dicotyledonous trees or shrubs, account for <13% of the total phytolith assemblages in the sedimentary record of Bol and consequently indicate grass-dominated vegetation. In Chad, globular decorated phytoliths account for 11% and 15% in average in soils from the Sudanian and Sahelian environments respectively (Novello et al. 2012, and unpublished material). On the contrary, globular decorated account for >30% in soils from evergreen and semi-deciduous forests of Central Africa (Runge, 1999; Bremond et al., 2005a). However, we note that the “tree-cover decline” described by Bonnefille (2010) from 3.5 to 2.7 Ma is emphasized at Bol by a strong aridity at 3.2 Ma.

Otero et al. (2011) showed a general drying trend of aridification from 7 Ma to 3.5 Ma in the Djourab desert, with a marked shift of aridification around the Messinian period (5.9-5.3 Ma). At Bol, the only contemporaneous sample from this period (5.5 Ma) shows no dry vegetation signal but a significant Sudanian vegetation influence. To compare, pollen records from the southern Mediterranean region between 6.2 and 5.2 Ma indicate that vegetation was not impacted by the desiccation of the Mediterranean sea and stayed constant prior to, during and after the event (Fauquette et al., 2006). A larger sampling in the time interval of the Messinian crisis at Bol would be necessary to document the vegetation changes that affected Central Africa during the Messinian crisis and its possible connection with tropical climate.

VII. Les sites mio-pliocènes du Djourab

VII.1 Caractéristiques lithologiques et âges

Chaque site correspond à un affleurement de taille très réduite, dont l'étendue (<1km), définie par la présence importante de fossiles de vertébrés, est naturellement délimitée par les dunes. Les 34 sites étudiés sont distribués sur quatre secteurs mio-pliocènes distincts : Toros Menalla « TM » (26 sites), Kollé « KL » (deux sites), Kossom Bougoudi « KB » (trois sites) et Koro-Toro « KT » (trois sites), initialement définis d'après leur homogénéité biochronologique, leurs compositions faunistiques et profils sédimentaires remarquables (Brunet et al., 1997; Brunet et al., 1998; Brunet and M.P.F.T., 2000; Vignaud et al., 2002). Localement, les sites d'un même secteur se distribuent entre eux sur une échelle kilométrique variable (Figure VII-1, p.175).

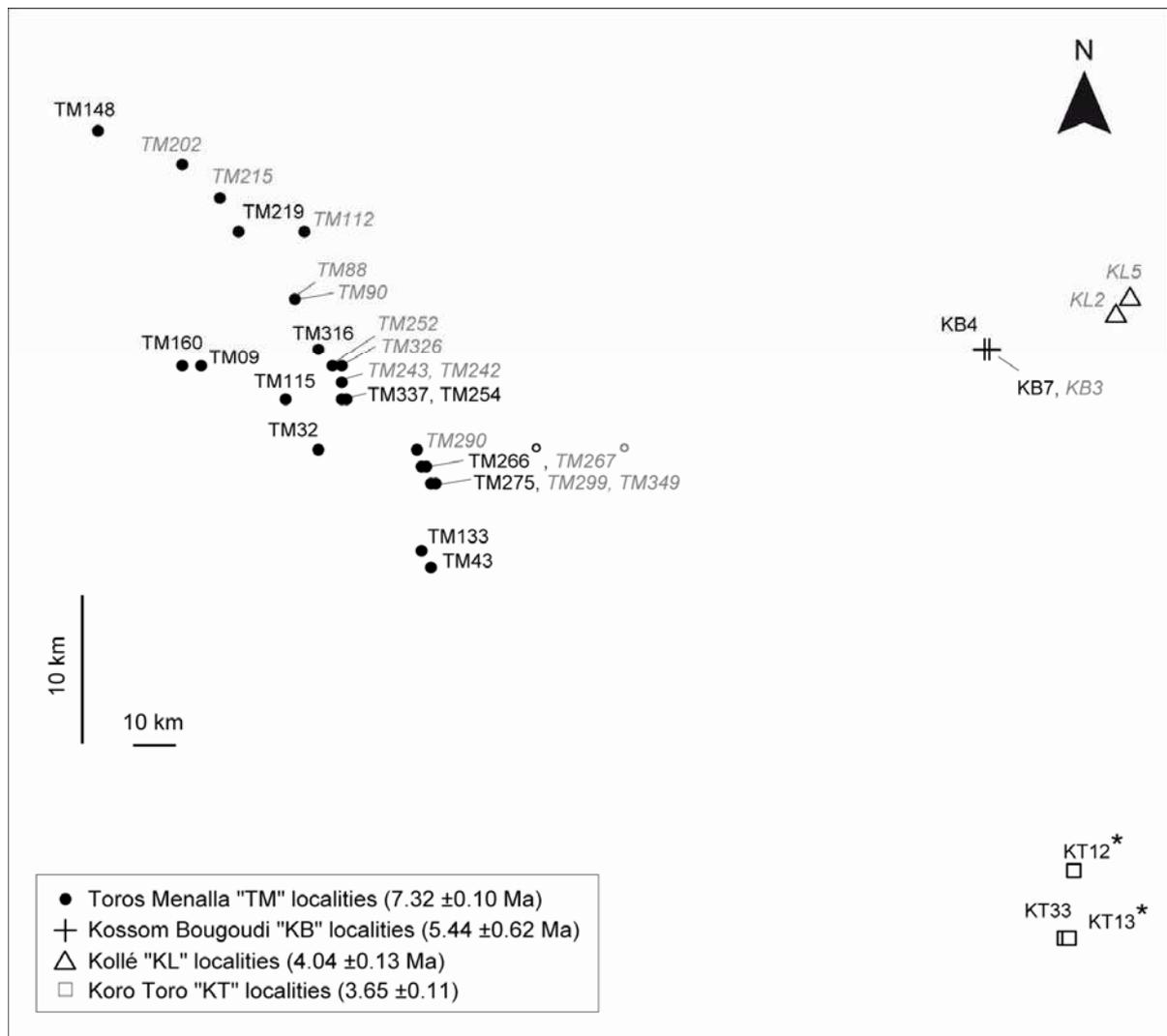


Figure VII-1 Spatial distribution of the 34 fossil localities sampled for phytolith analysis. Samples found sterile to substerile after phytolith extraction are indicated in grey and italic. ° indicates the site which provided the skull and dental remains of *Sahelanthropus tchadensis*, and * indicates the sites which provided the dental remains of *Australopithecus bahrelghazali*.

Le secteur fossilifère de TM correspond au secteur le plus vieux. Son âge, d'abord estimé biochronologiquement entre 6-7 Ma (Vignaud et al., 2002), a été récemment estimé à 7.32 Ma (± 0.10) par géochronologie (Lebatard et al., 2008; Lebatard et al., 2010). Les sites de TM sont caractérisés par une succession de trois faciès indiquant la mise en place progressive, à la fin du Miocène, de conditions de type lacustre dans la région (Schuster, 2002; Schuster et al., 2009). Cette succession sédimentaire regroupe : une base sableuse à litages obliques, qui correspond à un ancien réseau de dunes éoliennes ; un faciès intermédiaire constitué de matériel gréseux et diatomitique marqué par une multitude de conduits racinaires silicifiés, et ayant livré la majorité des fossiles de vertébrés retrouvés sur TM ; et enfin, un sommet au faciès typiquement lacustre formé de diatomites et pélites (Schuster, 2002; Vignaud et al., 2002; Schuster et al., 2009) (Figure VII-2, p.176). Les échantillons dont j'ai fait l'analyse phytolithique proviennent tous du faciès intermédiaire, autrement appelé « Anthracotheriid unit » (AU), en raison de sa richesse en reste fossiles d'Anthracotheriidae.

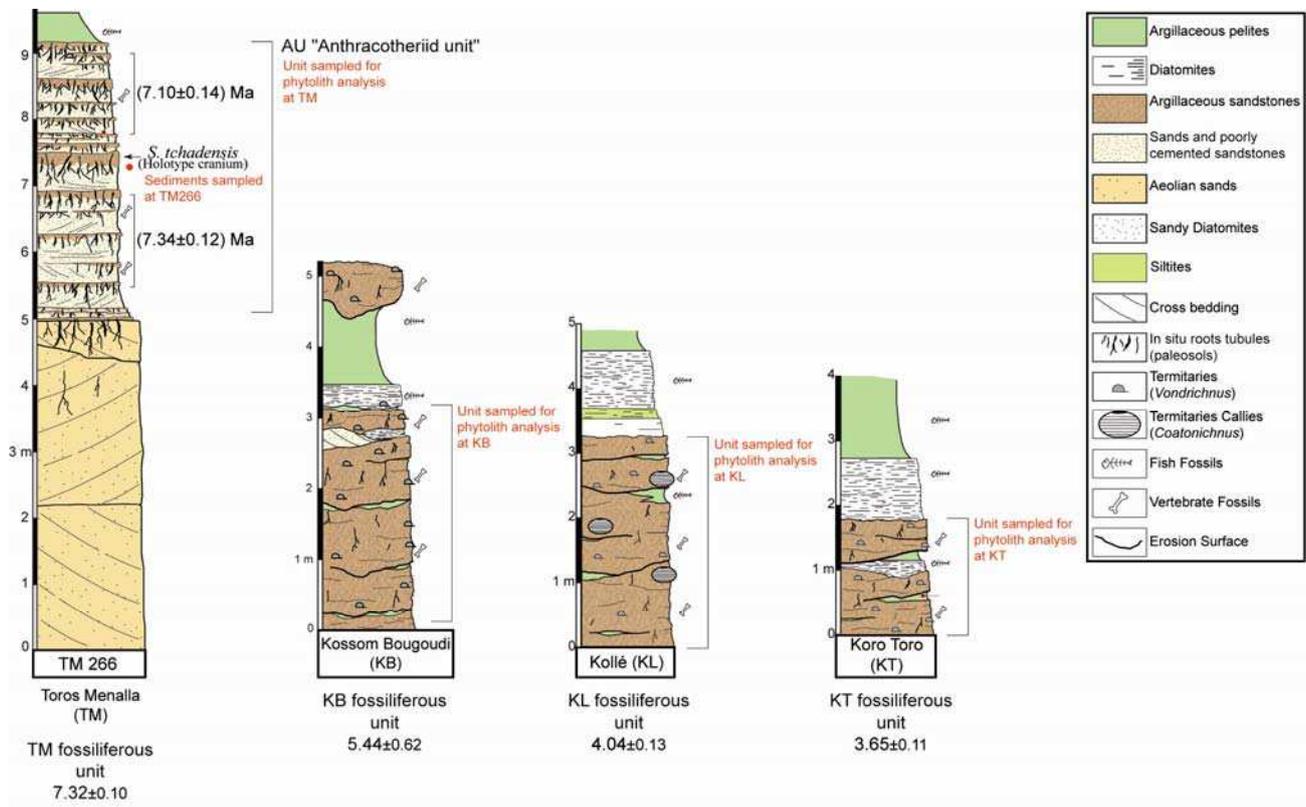


Figure VII-2 Synthetic geological columns of the four Mio-Pliocene fossiliferous areas (TM, KB, KL and KT) from the Djurab desert (northern Chad). The TM geological unit is illustrated by the site TM266, which provided the remains of *Sahelanthropus tchadensis*. At TM localities, the sampling was realized on the “Anthracotheriid unit” (intermediate unit). The KB, KL and KT geological units are illustrated by “column type”, reflecting the general geological pattern observed for each fossiliferous area. In KB, KL and KT localities, sampling was realized on the lower unit (data and figures from Lebatard et al. 2008, modified).

Les secteurs fossilifères de KB, KL, et KT correspondent à des secteurs plus récents, dont les âges ont été d'abord estimés biochronologiquement à 5.3 Ma, 4-5 Ma et 3-3.5 Ma respectivement (Brunet et al., 1995; Brunet et al., 1996; Brunet et al., 1998; Brunet and M.P.F.T., 2000), puis à 5.44 ± 0.62 Ma, 4.04 ± 0.13 Ma, et 3.65 ± 0.11 Ma par géochronologie (Lebatard et al., 2008; Lebatard et al., 2010). Les sites de ces trois secteurs sont caractérisés par un motif sédimentaire regroupant : une base gréseuse entrecoupée ponctuellement de dépôts argileux ou diatomitiques, et riche en restes de vertébrés fossiles ; et un faciès supérieur typiquement lacustre et composé exclusivement de niveaux fins à diatomites et pélites (Schuster, 2002; Schuster et al., 2009) (Figure VII-2, p.176). Les échantillons dont j'ai fait l'analyse phytolithique proviennent tous du faciès gréseux.

VII.2 Résultats d'extraction

Suite aux extractions phytolithiques, 17 échantillons se sont avérés pseudo-stériles, voire totalement stériles, et ce malgré des tentatives d'extraction répétées. Sur 35 échantillons disponibles au départ, seuls 18 échantillons se sont révélés suffisamment riches en phytolithes pour permettre un comptage exploitable ($156 \leq N_{\text{phyto}} \leq 482$). Cinq échantillons sont considérés comme pseudo-stériles ($3 \leq N_{\text{phyto}} \leq 21$), et onze échantillons sont totalement stériles (Table VII-1, p.178). Deux extractions successives ont été réalisées pour les sédiments des sites TM88, TM112, TM202, TM215, et TM243, et toutes deux ont conduit à un résultat de stérilité en silice biogénique. Ainsi, sauf erreur humaine, ces résultats valident l'utilisation du protocole chimique d'extraction des phytolithes sur les séries sédimentaires mio-pliocènes du nord du Tchad.

Table VII-1 Results of the extraction procedures performed on fossil samples. In some cases, a second extraction procedure (*) was realized in addition to first extraction in order to assert the sterility of samples. YES: phytoliths are found after the extraction procedure, NO: no phytoliths are found after the extraction procedure. The richness in phytoliths was deduced from the number of phytoliths observed during the counting. When the number of phytoliths counted is >100, assemblages are considered as sufficient for phytolith analyses (OK), whereas when the number of phytoliths counted is <100, assemblages are considered as substerile and unsuitable for phytolith analyses.

Sample from	Extraction	Nb of phytoliths	Richness
KT12	YES	415.5	OK
KT13	YES	372.5	OK
KT33	YES	427	OK
KL2	NO		Sterile
KL5	YES	18	Substerile
KB3	NO		Sterile
KB4	YES	454	OK
KB7	YES	401	OK
TM09	YES	408	OK
TM32	YES	403	OK
TM43	YES	402.5	OK
TM88*	NO		Sterile
TM90	NO		Sterile
TM112*	NO		Sterile
TM115	YES	395.5	OK
TM133	YES	471.5	OK
TM148	YES	412	OK
TM160	YES	407.5	OK
TM202*	NO		Sterile
TM215*	NO		Sterile
TM219	YES	482.5	OK
TM242	YES	3	Substerile
TM243*	NO		Sterile
TM252	YES	21	Substerile
TM254	YES	451.5	OK
TM266	YES	425.5	OK
TM267	NO		Sterile
TM275	YES	127	OK
TM290	YES	17	Substerile
TM299	NO		Sterile
TM316	YES	155.5	OK
TM326	NO		Sterile
TM337	YES	310	OK
TM349	NO		Sterile

VII.3 Analyse des assemblages phytolithiques associés aux sites fossilifères

VII.3.1 Démarche analytique

Afin de valider l'utilisation des assemblages modernes de sols/sédiments du Tchad comme outil d'interprétation du signal phytolithique des sédiments fossiles, une comparaison entre fossiles et actuels a été effectuée. Une analyse en composante principale (ACP) réalisée à partir des 18 assemblages fossiles et des sept principales catégories morphologiques de phytolithes (GSSCs, blocs, allongés, globulaires, structures épidermiques silicifiées, corps et plaques polyédriques) permet d'apprécier le profil général du jeu fossile.

Dans le but de définir la physiologie des végétations mio-pliocènes, les abondances relatives des phytolithes « indicateurs de ligneux », phytolithes « indicateurs d'herbacées », et phytolithes à caractère ubiquiste ont été comparées à celles des assemblages de sols/sédiments modernes. Dans l'actuel, les abondances de ces trois groupes permettent de ségréger les formations végétales dont le couvert herbacé est dominé par les graminées (savanes ; prairies aquatiques à graminées), les formations végétales dont le couvert herbacé est mixte (marécages à couvert herbacé mixte, c'est-à-dire composé de Cyperaceae, *Typha*, et autres espèces herbacées ; milieux de steppe), et les formations végétales à couverture ligneuse élevée (palmeraies ; forêts claires ; savanes boisées).

Afin d'identifier le profil écologique (aquatique, mésophytique et xérophytique) des associations de graminées mio-pliocènes, une analyse discriminante linéaire par « bootstrap » (package bioindic, R 2.13.0) a été réalisée sur la base des indices I_{aq}° , I_{me}° et I_{xe}° , et en utilisant le jeu des assemblages de sols/sédiments modernes comme outils de prédiction. Le jeu de référence moderne (N=41) comprend 18 assemblages de sites à association graminéenne de type mésophytique/semi-aquatique (milieux humides), 14 assemblages de sites à association graminéenne de type xérophytique (milieux secs), et neuf assemblages du Lac Tchad et où les associations de graminées rencontrées sont exclusivement aquatiques (voir section IV.2.2.1, p.114). Les indices sont calculés pour 14 des 18 assemblages fossiles, en omettant volontairement les sites TM316, TM275, KB4 et TM09, pour lequel le nombre total de GSSCs compté est ≤ 27 . En outre, le nombre de types de GSSCs intervenant dans le calcul des indices et comptabilisé dans ces quatre assemblages est ≤ 20 . Le calcul des indices a tout de même été appliqué aux assemblages des sites KB7 et TM43, et ce malgré le faible nombre total de GSSCs compris entre 42 et 55 GSSCs. Aussi, le nombre de GSSCs intervenant dans le calcul des indices et comptabilisé dans les assemblages KB7 et TM43 est de 34 et 27 respectivement. Dans l'actuel, j'ai observé que pour des nombres de GSSCs comparables (ex. de l'éch. A3), le signal des indices restait cohérent avec la composition graminéenne observée. Toutefois, il est évident que des comptages plus poussés pour ces échantillons permettraient de parvenir à un nombre de GSSCs plus élevé, et donc plus robuste pour le calcul des indices phytolithiques I_{aq}° , I_{me}° et I_{xe}° . Cette perspective est à envisager afin de compléter et préciser les résultats présentés ici.

VII.3.2 Résultats

VII.3.2.1 Compatibilité des jeux de données modernes et fossiles

• Diversité des types de phytolithes

De manière générale, les assemblages fossiles présentent de fortes ressemblances avec les assemblages modernes. Aux cours des comptages, 41 types de GSSCs et 32 types de non-GSSCs différents ont été identifiés dans les assemblages fossiles, et tous ont pu être assignés à des types déjà observés et décrits dans les assemblages de phytolithes actuels présentés dans ce mémoire (sols et plantes confondus) (Table III-1, p.59). Parmi les 43 types de GSSCs identifiés dans les sols/sédiments actuels du Tchad, deux types n'ont pas été retrouvés au niveau des assemblages fossiles, à savoir le type croix Cr8, et le type polylobé Poly4 (Table III-1, p.59 ; Planche I). Ces deux types sont d'ailleurs très peu représentés au niveau des sols/sédiments actuels puisqu'ils apparaissent seulement dans 8/57 échantillons, et dans des proportions $\leq 1\%$ des assemblages de GSSCs. Les types de GSSCs les plus représentés dans les assemblages fossiles sont le type « rondels » Ro1, les types de bilobés Bi2, Bi7, Bi8, Bi11, et Bi14, et les types selles S1 et S3 (Table III-1, p.59 ; Planche I). En effet, l'ensemble de ces types apparaît dans tous les échantillons où ils représentent entre 44 et 77% des assemblages de GSSCs. En comparaison, ces types sont également largement représentés dans les échantillons de sols/sédiments actuels du Tchad puisqu'ils apparaissent dans plus de 78% des cas, et représentent entre 40 et 78% des assemblages de GSSCs. Les types de GSSCs les moins représentés dans les assemblages fossiles sont les types « rondels » Ro3 et Ro8, les types bilobés Bi13 et Bi15, le type croix Cr1, le type polylobé Poly2, et le type selle S7 (Table III-1, p.59 ; Planche I). Ces types apparaissent sporadiquement dans les échantillons (5/14), où ils ne dépassent jamais 3% des assemblages de GSSCs. En comparaison, l'ensemble de ces types est également peu représenté dans les échantillons de sols/sédiments actuels puisqu'il ne dépasse jamais 7% des assemblages de GSSCs (excepté S7 qui atteint une abondance de 13% dans l'éch. actuel du site 56). Parmi les 45 types de phytolithes non-GSSCs identifiés dans les Poaceae, Cyperaceae et/ou les sols/sédiments actuels du Tchad, 13 types n'ont pas été retrouvés au niveau des assemblages fossiles. Il s'agit des types aciculaires Aci2,-3 des types blocs Blo9,-11, du type allongé El-4, des structures épidermiques silicifiées Str2 et Sto1, du type globulaire Glo7, du corps polyédrique Pol1, et des plaques polyédriques Pla-1,-6,-7,-8 (Table III-1, p.59 ; Planches III et IV). Néanmoins, l'absence de ces types dans les assemblages fossiles n'apparaît pas significative puisqu'ils sont très peu représentés au niveau des assemblages de sols/sédiments actuels (<6% des assemblages de phytolithes). Les types de phytolithes non-GSSCs les plus représentés dans les assemblages fossiles sont les types blocs Blo4,-5 (qui correspondent aux cellules bulliformes silicifiées), le type allongé El3, et le type aciculaire lisse Aci1 (Table III-1, p.59 ; Planches II et III). Ces types sont en effet présents dans tous les assemblages fossiles (à l'exception du type Aci1, non présent dans l'échantillon du site TM115), où leur ensemble

peut représenter jusqu'à 56% des assemblages de phytolithes. En comparaison, ces types sont également largement représentés dans les échantillons de sols/sédiments actuels du Tchad puisque leur ensemble apparaît dans 100% des cas, et que leur abondance peut atteindre jusqu'à 77% des assemblages de phytolithes. Les types de phytolithes non-GSSCs les moins représentés dans les assemblages fossiles sont le type allongé El5, le type globulaire Glo4, et les types plaques polyédriques Pla10,-11 (Table III-1, p.59 ; Planches III et IV). En effet, l'ensemble de ces types apparaît seulement dans 4/18 échantillons, et dans des proportions très faibles <3%. En comparaison, l'ensemble de ces types est également peu représenté dans les échantillons de sols/sédiments actuels puisqu'il ne dépasse jamais 2% des assemblages de GSSCs.

• Profil général du jeu d'assemblages fossiles

La distribution générale du jeu d'assemblages fossiles observée sur la représentation graphique de l'ACP est comparable à celle observée pour les assemblages modernes (voir Figure IV-17, p.130, section IV.2.2.2). Les deux premiers axes de l'ACP expliquent ~94.3% de la variance associée au jeu de données fossiles (Figure VII-3, p.183). La distribution des échantillons fossiles sur l'axe 1 (~87.0% de variance expliquée) est principalement contrainte par l'abondance des GSSCs (pôle positif) et de phytolithes en blocs (pôle négatif) (valeurs de contribution absolues : 0.818 et 0.547 respectivement) (Table VII-2, p.184). Les autres variables phytolithiques participent peu (phytolithes globulaires ou allongés), voire pas du tout (formes aciculaires, structures épidermiques silicifiées, et plaques polyédriques) à la formation de cet axe. Les plus fortes valeurs de contribution au pôle positif de l'axe 1 concernent les sites KT13 et KT33, et les sites TM337 et TM115, tandis que les plus fortes valeurs de contribution au pôle négatif de l'axe 1 sont observées pour les deux sites de KB (KB4 et KB7), et les sites TM316 et TM09 (Table VII-2, p.184). Même si leurs valeurs de contribution restent modérées (<20) par rapport à la moyenne des contributions enregistrée sur l'axe 1 (~32), les contributions des sites TM254, TM266, TM148, TM219, et KT12 concernent la partie positive de l'axe 1, tandis que les contributions des sites TM160 et TM133 concernent la partie négative de l'axe 1. Sur une échelle d'abondance, les assemblages KT13, KT33, TM337 et TM115 sont constitués de 65 à 85% de GSSCs et moins de 24% de blocs/allongés, et les assemblages TM254, TM266, TM148, TM219 et KT12 de 41 à 52% de GSSCs et de 23 à 39% de blocs/allongés (Figure VII-4, p.185). A l'opposé, les assemblages de KB4, KB7, TM316, TM09 et TM275 sont constitués de 49 à 81% de blocs/allongés et moins de 11% de GSSCs, et les assemblages TM43, TM133, TM160 et TM32 de 44 à 65% de blocs/allongés et de 14 à 29% de GSSCs (Figure VII-4, p.185). L'axe 2 (~7.3% de variance expliquée) discrimine les échantillons d'après leurs abondances en phytolithes globulaires (pôle positif) (Figure VII-3, p.183). En effet, la variable « phytolithes globulaires » possède une valeur de contribution à l'axe 2 deux fois plus élevée (0.885) que la valeur moyenne de l'ensemble des contributions (0.408) (Table VII-2, p.184). L'abondance des phytolithes globulaires s'oppose principalement à l'abondance

des phytolithes en blocs (pôle négatif de l'axe 2), dont la valeur de contribution absolue (0.373) est proche de la moyenne observée (0.408). Les autres variables phytolithiques participent peu (GSSCs, phytolithes allongés et aciculaires), voire pas du tout (structures épidermiques silicifiées, et plaques polyédriques) à la formation de l'axe 2. Les plus fortes valeurs de contribution au pôle positif de l'axe 2 concernent les sites TM275, KB7, et TM32, tandis que les plus fortes valeurs de contribution au pôle négatif de l'axe 2 sont observées pour les sites KB4 et TM43 (Table VII-2, p.184). Même si les sites TM254 et TM219 sont caractérisés par des valeurs de contribution à l'axe 2 inférieures à la moyenne des contributions enregistrée sur cet axe (~9), ces sites se démarquent des autres dans la partie positive de l'axe 2. Sur une échelle d'abondance, les assemblages TM275 et KB7 sont constitués de 38% et 28% de globulaires respectivement, et les assemblages TM32, TM254 et TM219 de 20%, 16% et 16% de globulaires respectivement (Figure VII-4, p.185). A l'opposé, le reste des assemblages est constitué de moins de 12% de globulaires, les plus faibles abondances étant observées pour les assemblages KT33, KT13 et TM43 (<4%) (Figure VII-4, p.185).

Cette dernière analyse met en relief plusieurs similarités entre le fossile et le moderne comme la distribution générale des assemblages et la forte représentativité des catégories phytolithiques GSSCs, blocs et globulaires. Ces tendances, associées au fait que la diversité des types de phytolithes rencontrée dans les assemblages fossiles soit quasiment comparable à celle rencontrée dans les assemblages modernes, sont des critères pouvant valider de l'utilisation du jeu moderne comme outil à l'interprétation environnementale du jeu fossile.

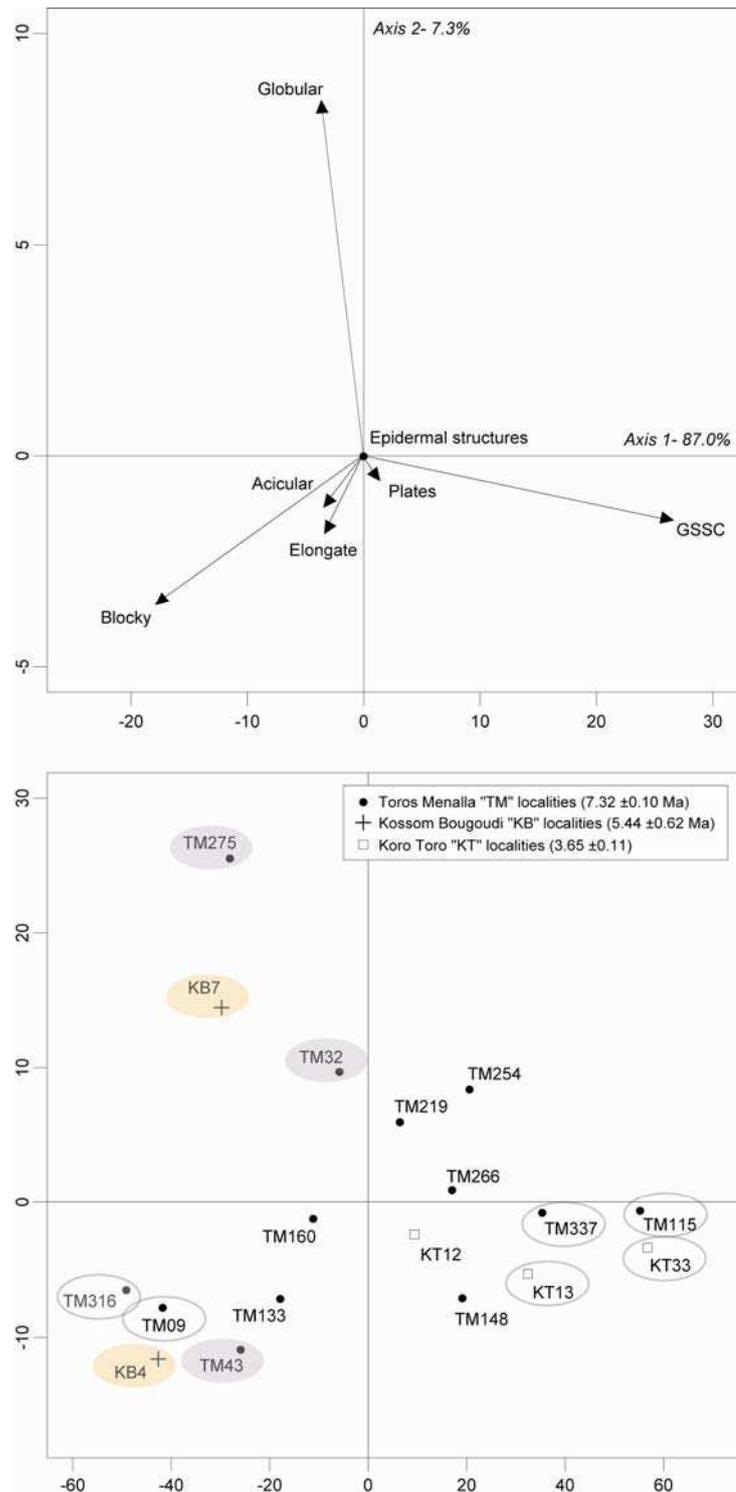


Figure VII-3 Scatter plot of the fossil sediment samples and of the main morphological phytolith categories resulting from the PCA. The two first axes explain ~94.3% of the variance. ID surrounded by a white circle on the scatter plot correspond to samples which contribute the most to axis 1; ID surrounded by a grey circle correspond to samples which contribute the most to axis 2. Samples KB7 and KB4 contribute to both axes (surrounded by an orange circle) (see Table VII-2, p.184). Distribution of assemblages is mostly influenced by their respective proportions of GSSC, globular and blocky types (see Table VII-2, p.184). Axis 1 discriminates the assemblages according to their abundance in GSSCs (positive pole) and in blocky and elongate phytoliths (negative pole). Axis 2 discriminates the assemblages according to their abundance in globular phytoliths. The pattern of distribution of fossil assemblages is comparable to that obtained for the modern dataset (see Figure IV-17, p.130, section IV.2.2.2).

Table VII-2 Contribution of phytolith variables (a) and phytolith assemblages (b) on axes 1 and 2 of the PCA (Figure VII-4, p.185). Contribution values that exceed the mean value of contributions are considered as strong (see calculation above), and are indicated in bold. Note that contribution value of blocky on axis 2 (marked in italic) is high even if it does not exceed the mean value of contributions.

a. Contributions (=loadings) of the 7 phytolith variables (ujk) on axes 1 and 2

Phytolith variables	Axis 1	Axis 2
GSSC	0.818	-0.164
Acicular	-0.092	-0.113
Blocky	-0.547	<i>-0.373</i>
Elongate	-0.098	-0.189
Epidermal structures	0.000	-0.002
Globular	-0.110	0.885
Polyhedral plates	0.031	-0.047

Strong contributions are considered for:

$$|ujk| > 1/\text{square}(p)$$

where k: axis (1 or 2)

j: variable

p: number of variables

Here: $1/\text{square}(p)=0.408$

b. Contributions (=scores) of the 18 fossil phytolith assemblages (cik) on axes 1 and 2

Sites	Axis 1	Axis 2
KT12	9.33	-2.46
KT13	32.30	-5.31
KT33	56.71	-3.34
KB4	-42.59	-11.60
KB7	-29.91	14.48
TM148	19.13	-7.12
TM219	6.45	5.96
TM316	-49.12	-6.51
TM09	-41.72	-7.82
TM160	-11.16	-1.25
TM337	35.36	-0.81
TM115	55.22	-0.65
TM254	20.59	8.38
TM32	-5.84	9.68
TM266	17.05	0.93
TM275	-28.08	25.53
TM133	-17.84	-7.17
TM43	-25.89	-10.91

Strong contributions are considered for:

$$|cik| > \text{square}(\lambda_k)$$

where k: axis (1 or 2)

i: site

λ : eigenvalue

Here:

$$\text{square}(\lambda_1)=32.11$$

$$\text{square}(\lambda_2)=9.33$$

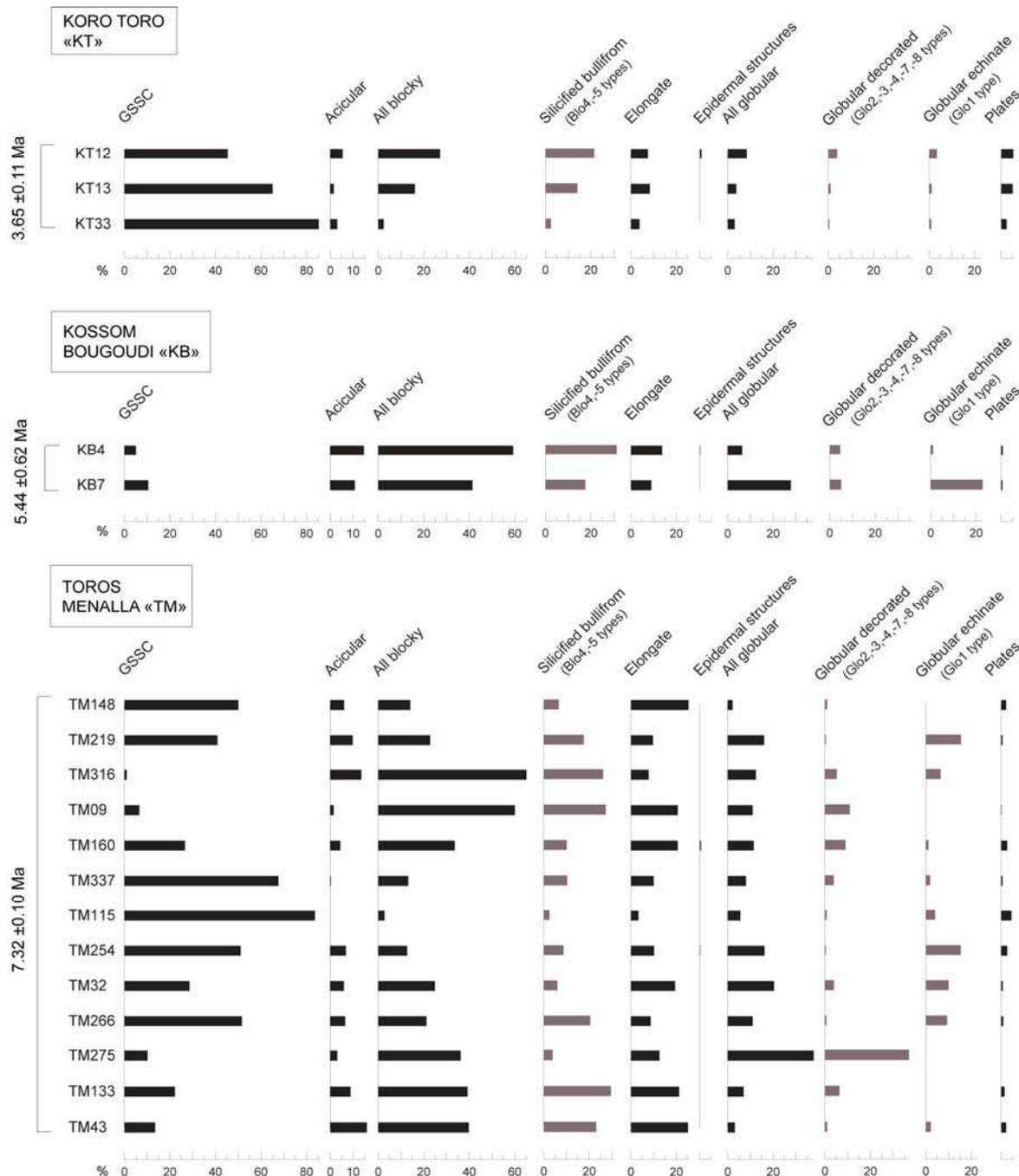


Figure VII-4 Diagram of abundances (%) of the main morphological phytolith categories in the 18 fossil assemblages. Details are given (bars in grey) among blocky (silicified bulliform) and globular types (decorated other than echinate and only echinate). ID nomenclature for phytolith types is given in section III.2, p.58. Sites are arranged along a latitudinal gradient within each paleontological area. PCA analysis (see Figure VII-3, p.183) shows that different patterns of assemblages can be distinguished when considering the abundances of GSSCs, blocky/elongate, and globular phytoliths. In this way, GSSCs account for 65-85% in the KT13, KT33, TM337 and TM115 assemblages, while blocky/elongate phytoliths account for less than 24% in the same assemblages. GSSCs account for 41-52% in the TM254, TM266, TM148, TM219 and KT12 assemblages, while blocky/elongate phytoliths account for 23-39% in the same assemblages. In contrast, blocky/elongate phytoliths account for 49-81% in the KB4, KB7, TM316, TM275 and TM09 assemblages, while GSSCs account for less than 11%. Blocky/elongate phytoliths account for 44-65% in the TM43, TM133, TM32 and TM160 assemblages, while GSSCs account for 14-29%. At last, globular account for 38-28% in the TM275 and KB7, and for 20%, 16% and 16% in the TM32, TM254 and TM219 assemblages respectively. In contrast, other assemblages exhibit for less than 12% of globular phytoliths.

VII.3.2.2 La physionomie des végétations mio-pliocènes

Je rappelle en en-tête de cette partie que les termes utilisés pour qualifier les différents types de structure de végétation ont été définis dans la première partie de ce mémoire. Par conséquent, j'invite le lecteur à se reporter aux sections II.2.4.1 (p.48) et II.2.4.2 (p.51) pour prendre connaissance des définitions associés à ces termes.

• Profil des formations végétales

Quatre profils de végétation se distinguent dans le jeu fossile à partir des abondances observées de phytolithes « indicateurs d'herbacées », « indicateurs de ligneux », et phytolithes à caractère ubiquiste (Figure VII-5, p.186).

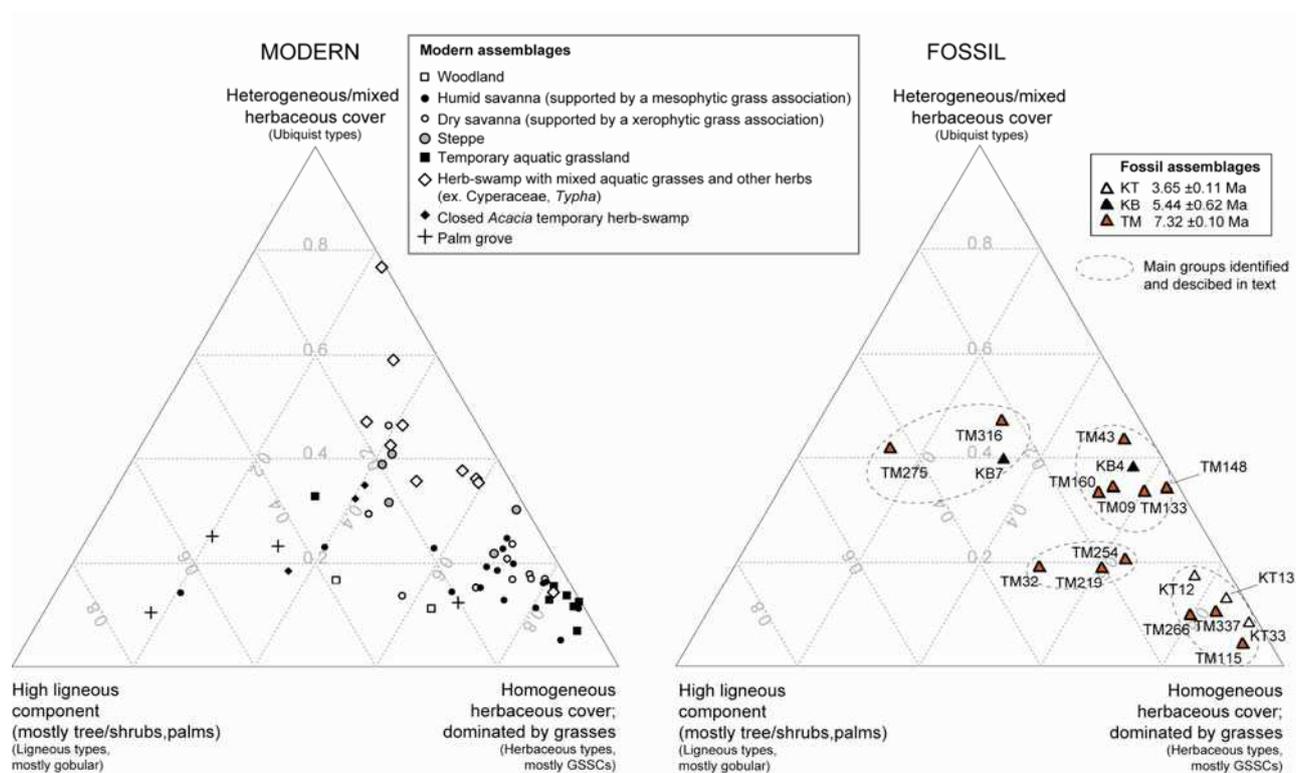


Figure VII-5 Ternary plot showing the distribution of fossil and modern phytolith assemblages according to their respective abundances of herbaceous phytolith indicators, ligneous phytolith indicators and ubiquitous phytoliths. This representation allows distinguishing four groups. The first group includes all KT assemblages, plus TM337, TM115 and TM266 assemblages, and represents environments characterized by an herbaceous cover dominated by grasses. The second group includes TM254, TM219 and TM32, and corresponds to environments characterized by an herbaceous cover dominated by grasses in addition to including a significant ligneous component. The third group gathers TM316, KB7 and TM275 assemblages, and represents environments characterized by an heterogeneous/mixed herbaceous cover, and a significant ligneous component. In the modern dataset from Chad, there are no equivalents or analogous environments for TM275, KB7 and TM316. At last, the fourth group includes TM160, TM09, TM133, TM148, KB4 and TM43, and corresponds to environments characterized by an heterogeneous/mixed herbaceous cover. At present, this pattern is found in some steppe environments and in herb-swamps. Because differentiating steppes from herb-swamp environments appears here difficult, the assessment of the ecological signal of grass phytoliths will constrain our interpretation.

Le premier groupe identifié rassemble les sites dont les assemblages sont riches en phytolithes indicateurs d'herbacées (>76%), et pauvres en phytolithes indicateurs de ligneux ou types ubiquistes (<18% et <11% respectivement) : sites KT13, KT12, KT33, TM337, TM115 et TM266. Dans l'actuel, ce type de profil caractérise les milieux dont le couvert herbacé est exclusivement graminéen, ou à dominante graminéenne (savanes, prairies aquatiques à graminées) (Figure VII-5, p.186).

Le deuxième groupe rassemble les sites TM32, TM219 et TM254, dont les assemblages sont également riches en phytolithes indicateurs d'herbacées (>50%) et possèdent, à la différence des sites précédents, des abondances de phytolithes indicateurs de ligneux (principalement arbres et arbustes) plus élevés (16 à 31%, contre <11% pour les sites précédents). Aussi, le site TM32 est trouvé à la fois proche des milieux de forêts claires et savanes modernes, tandis que les sites TM219 et TM254 possèdent un profil identique à certains milieux de savanes actuels (Figure VII-5, p.186).

Le troisième groupe identifié sur le diagramme ternaire rassemble les sites KB7, TM316 et TM275, qui possèdent des abondances de phytolithes indicateurs de ligneux modérées à élevées (23 à 44%). Le profil observé suggère des milieux au couvert herbacé mixte, pauvre en graminées, et à composante arborée et/ou arbustive importante. Aussi, il est important de noter que l'assemblage TM316 est proche des milieux marécageux à couvert herbacé mixte, tandis que KB7 est à la fois proche des milieux marécageux à couvert herbacé mixte et des milieux de steppe. Par ailleurs, aucun type physiognomique de végétation étudié dans le Tchad actuel ne s'apparente au site TM275.

Le quatrième groupe, enfin, rassemble les sites dont les assemblages sont riches en phytolithes ubiquistes (>33%), et présentent des abondances de phytolithes indicateurs d'herbacées (principalement graminées) modérés (52 à 64%) : sites TM160, TM09, TM133, TM148, KB4 et TM43. Dans l'actuel, ce type de profil caractérise les milieux ouverts où le couvert herbacé est mixte, c'est-à-dire composé de graminées, et aussi de nombreux taxons herbacées non-graminéens. Aussi, ce profil est retrouvé pour certains milieux de steppe actuels, et pour la majorité des milieux marécageux à couvert herbacé mixte riches en Cyperaceae, *Typha*, Nymphaeaceae et *Potamogeton*, comme celui représenté dans les franges aquatiques actuelles du Lac Tchad (Figure VII-5, p.186).

• Densité et nature de la couverture ligneuse

L'abondance des types globulaires décorés (types Glo1,-2,-3,-4,-7,-8, voir Table III-159 et Planche IV) dans les assemblages fossiles indique une densité de couverture ligneuse (arbres et arbustes >2m) proche de 80% pour le site TM275, similaire à celle observée dans la majorité des milieux de forêts denses humides actuels d'Afrique Centrale (Runge, 1999) (Figure VII-6, p.188). Parallèlement, l'abondance des types globulaires décorés indique un pourcentage de couverture ligneuse intermédiaire (20-40%) à dense (>40%) pour les sites KB7, TM32, TM219 et TM254 comparable à celle observée dans les formations fermées non forestières (forêts claires « woodland », savanes). Malheureusement, il n'est pas possible d'identifier la densité de couverture ligneuse présente

pour les autres sites, puisqu'en deçà de 13%, les phytolithes globulaires décorés ne permettent pas distinguer les formations végétales totalement ouvertes, intermédiaire et fermées (Figure VII-6, p.188). Si on considère les assemblages pour lesquels la proportion de couverture ligneuse estimée est intermédiaire à dense, on remarque que le type globulaire décoré granuleux est quasiment exclusif au sein des types globulaires identifiés pour l'assemblage TM275 (98% des globulaires comptés sont de type granuleux), tandis que le type épineux est trouvé largement dominant pour les assemblages KB7, TM219 et TM254 (82-97% des globulaires comptés sont de type épineux) (Figure VII-4, p.185). Ces résultats impliquent un signal ligneux majoritairement dicotylédone dans le cas du site TM275, et un signal ligneux mixte dans le cas des autres sites, avec une composante « palmiers » bien représentée.

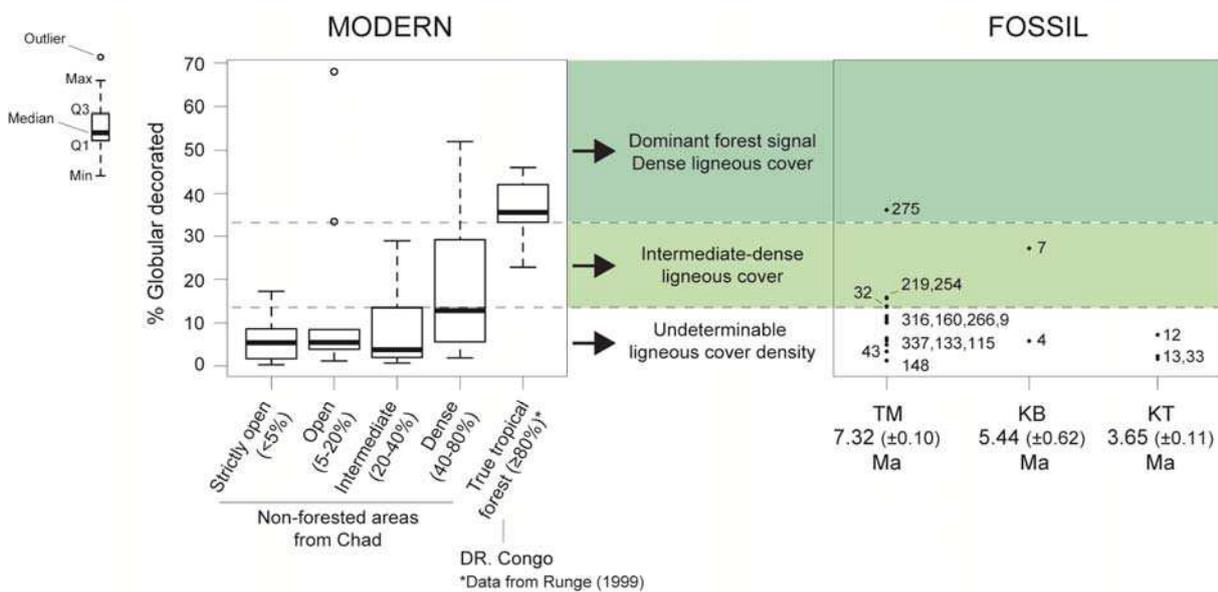


Figure VII-6 Abundance of globular decorated phytoliths (echinate included) in fossil assemblages, compared with abundances observed in non-forested environments from Chad, and in tropical evergreen forests from Central Africa (DR. Congo, Runge, 1999). Modern environments are classified according to their percentages of ligneous cover, estimated in the field (see section II.2.4.2, p.51) for Chadian environments, and estimated by satellite for forested environments from DR. Congo (see Barboni et al. 2007). The abundance of globular decorated phytoliths in fossil assemblages indicates a ligneous cover density (trees and shrubs > 2m) closed to 80% for the TM275 site, similar to that observed in most evergreen forest environments. In parallel, an intermediate (20-40%) to dense ligneous cover density (>40%) is identified for sites KB7, TM32, TM219 and TM254, comparable to that observed for some closed woody environments from Chad (woodlands, woodland savanna). Unfortunately, it is not possible to identify the ligneous cover density at other sites because the abundance of globular decorated phytoliths is <13%. Below this threshold, percentages of globular decorated phytoliths do not allow estimating the tree cover (see section IV.2.2.2, p.127).

VII.3.2.3 Le profil écologique des flores graminéennes mio-pliocènes

• Un signal de marécage ou steppe ? De savane/prairie sèche ou humide ?

Même si les assemblages TM160, TM09, TM133, TM148, KB4 et TM43 apparaissent très proches des milieux marécageux à couvert herbacé mixte (Figure VII-5, p.186), il est possible que ces assemblages reflètent en fait un signal de steppe, la différence entre ces deux types de milieux étant dans l'actuel difficile à faire en raison de leur couverture herbacée hétérogène. Ce manque de disparité du signal phytolithique est problématique puisque ces deux types d'environnement sont écologiquement disparates : l'un implique une végétation à dominante xérophytique, tandis que l'autre implique une végétation hydrophytique/hélophytique. Aussi, si on regarde le signal des trois indices phytolithiques I_{aq}° , I_{me}° et I_{xe}° dans ces assemblages (TM09 et KB4 exclus en raison de leur nombre de types de GSSCs « informatifs » ≤ 20), on observe un signal de couvert graminéen humide (aquatique ou mésophytique) dans le cas des sites TM160 et TM148, et un signal de couvert graminéen sec (xérophytique) dans le cas des sites TM133 et TM43 (Figure VII-7, p.189). Ce résultat suggère donc un signal à tendance steppique plutôt que marécageuse pour les sites TM133 et TM43.

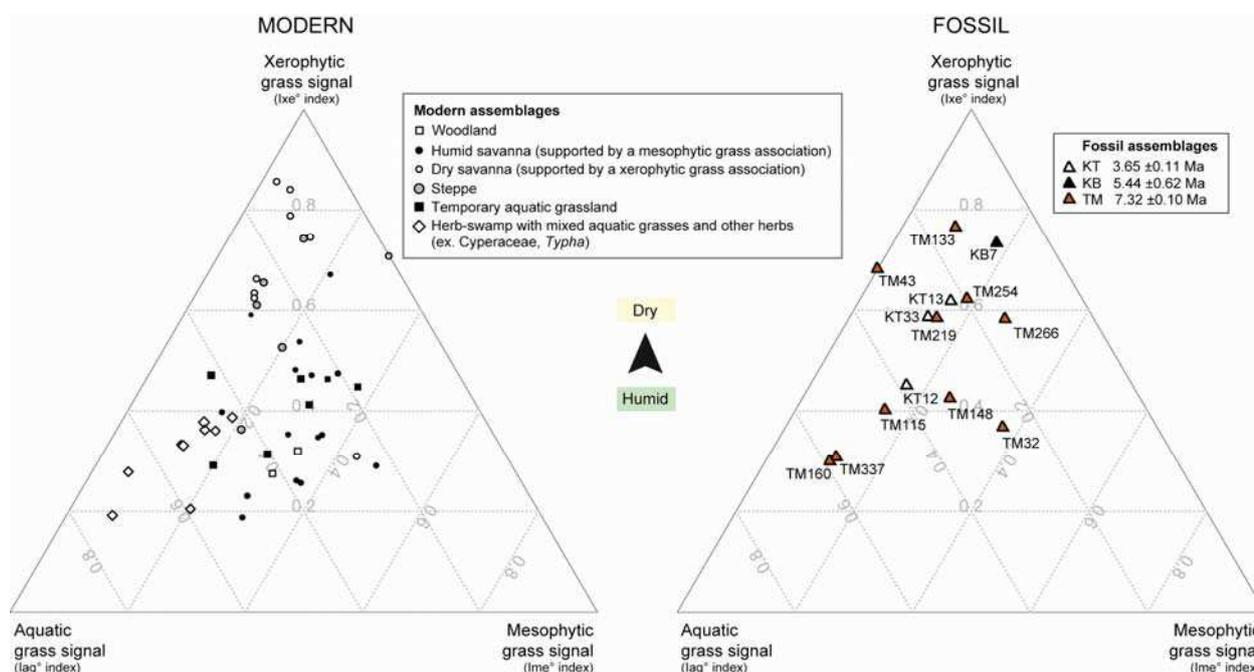


Figure VII-7 Ternary plot showing the distribution of fossil and modern phytolith assemblages according to their respective values of I_{aq}° , I_{me}° and I_{xe}° indices. This representation allows discriminating fossil assemblages that display a xerophytic grass signal from assemblages that display a humid (aquatic or mesophytic) grass signal.

Les assemblages des sites KT13, KT33, TM266, TM254 et TM219, dont le signal général s'apparente aux milieux à couverture herbacée dominée par les graminées (Figure VII-5, p.186), possèdent un signal de couvert graminéen sec, et peuvent donc être associés aux milieux de savanes sèches actuelles (Figure VII-7, p.189). Les assemblages TM115, KT12, TM148 et TM32 possèdent tous un signal de graminées aquatiques et/ou mésophytiques, dont la tendance dominante reste difficile à trancher sur le diagramme ternaire (Figure VII-7, p.189). Aussi la Figure VII-8 (p.191), qui présente les valeurs des trois indices de façon indépendamment les unes des autres, suggère un signal graminéen aquatique pour le site TM337. Ce signal, associé au fait que l'assemblage de phytolithes total du site TM337 reflète un milieu à couvert herbacé dominé par les graminées, suppose un milieu de prairie aquatique pour ce site. Enfin, un signal graminéen mésophytique est observé pour les sites TM32 et TM148.

• Validation et précision des tendances observées

Les résultats de prédiction de l'analyse discriminante par bootstrap (Table VII-3, p.192 et Figure VII-8, p.191) définissent un signal aquatique strict pour les sites TM337 et TM160, un signal mésophytique strict pour les sites TM32 et TM148, et un signal xérophytique strict (ou dominant) pour les sites TM133, TM254, KB7, KT33 et KT13 (Figure VII-8, p.191), ce qui vient conforter les tendances précédemment observées. Par ailleurs, l'analyse discriminante par bootstrap vient nuancer le signal xérophytique suggéré pour les assemblages TM266 et TM219, en proposant un signal humide à tendance sèche pour ces sites (Table VII-3, p.192, Figure VII-8, p.191). En effet, les valeurs de probabilités d'un signal mésophytique/semi-aquatique sont plus fortes que celles observées dans le cas d'un signal xérophytique pour ces deux assemblages. Dans le cas de l'assemblage TM219, la différence entre ces deux signaux est toutefois peu tranchée (probabilités de 51 et 46% d'un signal mésophytique/semi-aquatique et xérophytique respectivement). De plus, l'analyse par bootstrap permet de définir un signal écologique plus concis pour les assemblages KT12 et TM115 que le profil humide suggéré par le diagramme ternaire (Figure VII-7, p.189). De cette façon, KT12 présente un signal mésophytique à tendance xérophytique et TM115 un signal aquatique à tendance mésophytique (Table VII-3, p.192).

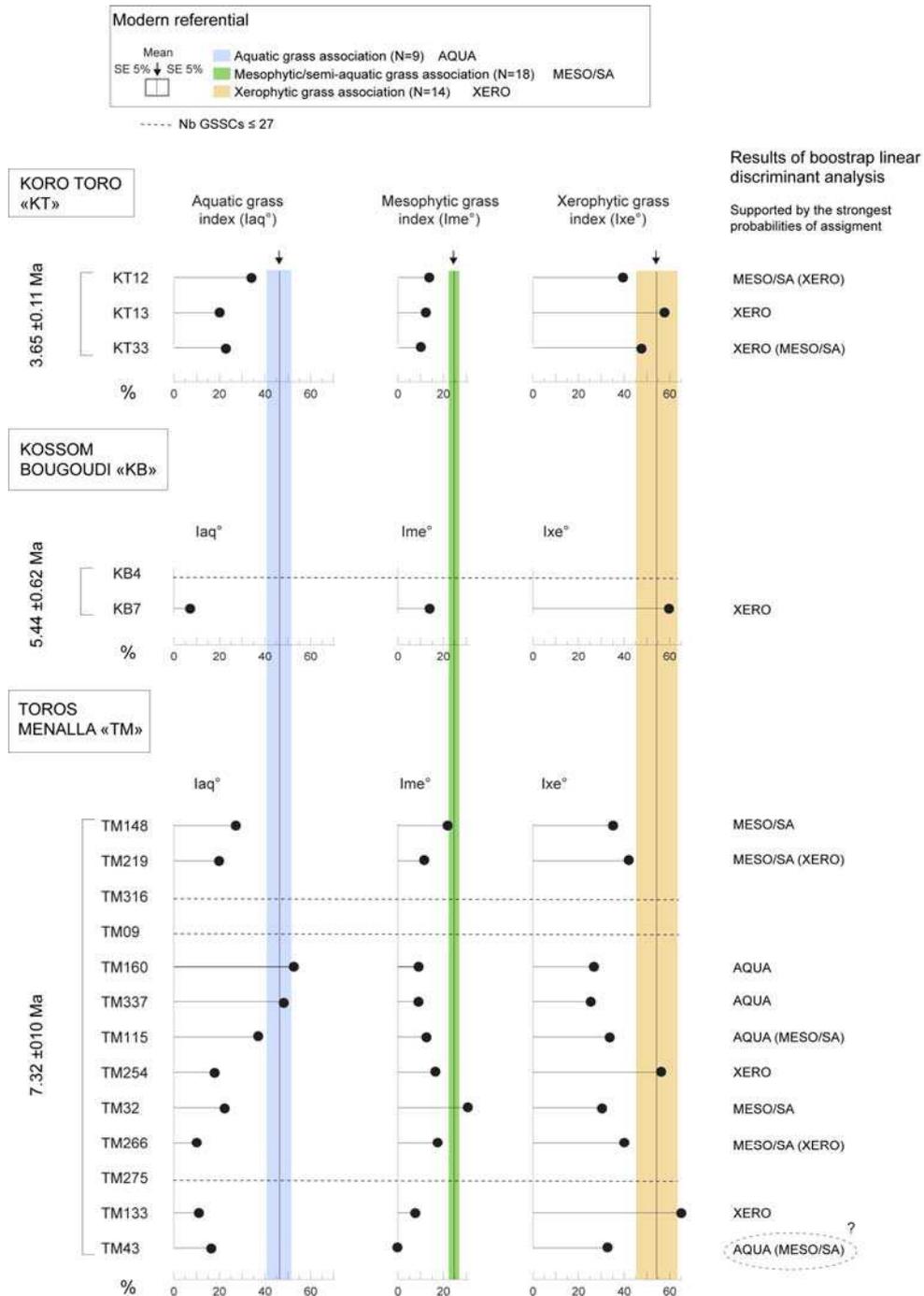


Figure VII-8 Signal of grass phytolith indices (I_{aq}° , I_{me}° and I_{xe}°) in fossil assemblages. Assessment of their ecological significance is given by using the modern soil/sediments assemblages from Chad as current model. Sites are arranged along a latitudinal gradient within each paleontological area. Direct comparisons with modern assemblages (mean values and error intervals on the mean) allow defining a strong aquatic grass signal for TM160 and TM133, a mesophytic/semi-aquatic (humid) grass signal for TM32, and a xerophytic (dry) grass signal for TM133, TM254, KB7, KT33 and KT13. These tendencies are attested by the bootstrap linear discriminant analysis (see Table VII-3 p.192 for complete results). In addition, the bootstrap linear discriminant analysis allows defining the most reliable signal for other assemblages. Thus this analysis reveals a humid grass signal to moderately dry for KT12, TM219, and TM266 assemblages, and an aquatic grass signal to moderately humid for TM115 and TM43. In the case of TM43, this result is not consistent with the xerophytic pattern pointed by Figure VII-7 (p.189). It is possible, however, that the I_{me}° value of 0% observed for TM43 disrupts the prediction result of the bootstrap linear discriminant analysis. Indeed, such pattern is not observed in the modern reference dataset used in the analysis.

Table VII-3 Results of the prediction by bootstrap linear discriminant analysis on the 14 fossil assemblages. Prediction is based on discriminant coefficients calibrated between grass phytolith indices (Iaq°, Ime, and Ixe °) from modern soil/sediment phytolith assemblages (N=41) and ecological grass associations observed on modern sites. Results are presented as probability values (*p* %) of assignment, NGSSCs indicating the number of types of GSSCs used in the calculation of indices. For example, the probability of assignment of KT13 to the xerophytic grass association is of 88.3%, and of only 11.6% and 0.1% to mesophytic/semi-aquatic and aquatic grass associations respectively. Highest values of assignment are indicated in bold and a synthesis is proposed in the next column. As a final result, I consider as strict the assignments supported by a probability value >80%. In other case, I prefer to consider the two highest probability values of assignment to grass associations. For example, I consider that KT13 dominantly supports a signal of xerophytic grass association (probability value of 61.7%), and to a lesser extent of mesophytic/semi-aquatic grass association (probability value of 34.2%).

Fossil assemblages (N=14)	Current grass associations				Group exhibiting the highest probability value of assignment	Assignment finally considered
	Aquatic (AQUA)	Mesophytic/ Semi-aquatic (MESO/SA)	Xerophytic (XERO)			
	NGSSCs	<i>p</i> (%)	<i>p</i> (%)	<i>p</i> (%)		
KT12	168	14.0	57.9	25.6	MESO/SA	MESO/SA (XERO)
KT13	223	0.1	11.6	88.3	XERO	XERO
KT33	294	2.3	34.2	61.7	XERO	XERO (MESO/SA)
KB7	34	0.0	7.1	92.9	XERO	XERO
TM148	172	1.5	81.5	16.0	MESO/SA	MESO/SA
TM219	147	2.9	51.1	45.7	MESO/SA	MESO/SA (XERO)
TM160	97	98.4	1.4	0.1	AQUA	AQUA
TM337	178	97.6	2.2	0.1	AQUA	AQUA
TM115	278	51.7	38.6	6.8	AQUA	AQUA (MESO/SA)
TM254	210	0.0	10.9	89.1	XERO	XERO
TM32	97	0.0	91.7	8.1	MESO/SA	MESO/SA
TM266	150	0.1	63.1	36.4	MESO/SA	MESO/SA (XERO)
TM133	90	0.0	2.5	97.4	XERO	XERO
TM43	26	47.9	15.7	2.5	AQUA	AQUA (MESO/SA)

Sur l'ensemble des assemblages fossiles, j'ai remarqué une seule incohérence entre le résultat de prédiction par l'analyse discriminante par bootstrap et le signal observé des indices. Cette incohérence concerne l'assemblage TM43, pour lequel l'analyse discriminante prédit un signal aquatique à tendance mésophytique, alors que ce même assemblage montre un profil xérophytique sur le diagramme ternaire (Figure VII-7, p.189). Cependant, il est possible que la valeur nulle de l'indice Ime° obtenue pour l'assemblage TM43 ait « perturbée » l'action de prédiction de l'analyse discriminante. En effet, aucune valeur nulle d'indices n'est observée parmi les assemblages modernes ayant servi de base de référence pour les prédictions de l'analyse. Par ailleurs, le nombre de GSSCs utilisé pour le calcul des indices pour TM43 est de 26 (Table VII-3, p.192), ce qui reste petit. Le signal écologique du site TM43 pourra donc être précisé après un comptage plus poussé.

VII.3.2.4 **Synthèse des résultats**

Le tableau VI-4 (p.194) présente une synthèse des résultats obtenus pour les 18 sites miopliocènes du Djourab sur la physionomie des végétations (nature du milieu, densité et nature du couvert ligneux) et sur les profils écologiques des associations de graminées. La mise en parallèle des résultats permet de proposer un profil environnemental synthétique pour chacun des sites fossiles. Ces conclusions sont discutées dans la partie suivante.

Table VII-4 Synthesis table presenting the environmental signal (vegetation physiognomy, density and type of ligneous cover, ecological grass associations) obtained from the analysis of the 18 fossil phytolith assemblages from the Djurab desert.

Vegetation physiognomy		Ecological grass association	Proposed environment
Koro-Toro localities (3.65 ± 0.11 Ma)			
KT 12	Homogeneous herbaceous cover, dominated by grasses Non-quantifiable ligneous cover	Mesophytic/Semi-aquatic (Xerophytic)	(Open to closed?) Humid savanna with dry tendencies
KT 13	Homogeneous herbaceous cover, dominated by grasses Non-quantifiable ligneous cover	Xerophytic	(Open to closed?) Dry savanna
KT 33	Homogeneous herbaceous cover, dominated by grasses Non-quantifiable ligneous cover	Xerophytic (Mesophytic/Semi-aquatic)	(Open to closed?) Dry savanna
Kossom-Bougoudi localities (5.44 ± 0.62 Ma)			
KB4	Heterogeneous and mixed herbaceous cover (including grasses) Non-quantifiable ligneous cover	nr	Herb swamp or steppe
KB7	Heterogeneous and mixed herbaceous cover (including grasses) Intermediate (20-40%) to dense (40-80%) ligneous cover with significant palm component	Xerophytic	Semi-closed to closed environment with palms Dry signal
Toros-Menalla localities (7.32 ± 0.10 Ma)			
TM09	Heterogeneous and mixed herbaceous cover (including grasses) Non-quantifiable ligneous cover	nr	Herb swamp or steppe
TM32	Homogeneous herbaceous cover, dominated by grasses Intermediate (20-40%) to dense (40-80%) ligneous cover	Mesophytic/Semi-aquatic	Humid semi-closed/closed savanna (or woodland?)
TM43	Heterogeneous and mixed herbaceous cover (including grasses) Non-quantifiable ligneous cover	unclear	Herb swamp or steppe
TM115	Homogeneous herbaceous cover, dominated by grasses Non-quantifiable ligneous cover	Aquatic (Mesophytic/Semi-aquatic)	Aquatic grassland
TM133	Heterogeneous and mixed herbaceous cover (including grasses) Non-quantifiable ligneous cover	Xerophytic	Steppe
TM148	Heterogeneous and mixed herbaceous cover (including grasses) Non-quantifiable ligneous cover	Mesophytic/Semi-aquatic	Herb swamp
TM160	Heterogeneous and mixed herbaceous cover (including grasses) Non-quantifiable ligneous cover	Aquatic	Herb swamp
TM219	Homogeneous herbaceous cover, dominated by grasses Intermediate (20-40%) to dense (40-80%) ligneous cover with significant palm component	Mesophytic/Semi-aquatic (Xerophytic)	Humid semi-closed/closed savanna with dry tendencies (or woodland?)
TM254	Homogeneous herbaceous cover, dominated by grasses Intermediate (20-40%) to dense (40-80%) ligneous cover	Xerophytic	Dry semi-closed/closed savanna (or woodland?)
TM266	Homogeneous herbaceous cover, dominated by grasses Non-quantifiable ligneous cover	Mesophytic/Semi-aquatic (Xerophytic)	(Open to closed?) Humid savanna with dry tendencies
TM275	Heterogeneous and mixed herbaceous cover (including grasses) Dense (40-80%) ligneous cover with significant dicotyledon component	nr	Closed environment (forest?)
TM316	Heterogeneous and mixed herbaceous cover (including grasses) Non-quantifiable ligneous cover	nr	Herb swamp or steppe
TM337	Homogeneous herbaceous cover, dominated by grasses Non-quantifiable ligneous cover	Aquatic	Aquatic grassland

nr: could not determined because of the low number of GSSCs present in the assemblages; Semi-closed: 20-40% of ligneous cover; Closed: >40% of ligneous cover;

Dry: presence of xerophytic grass association; Humid: presence of semi-aquatic/mesophytic grass association

VII.3.3 Discussion : Quel profil environnemental pour les sites mio-pliocènes ?

• Les sites de Toros Menalla (fin Miocène, 7.32 ±0.10 Ma)

Quatre assemblages phytolithiques indiquent un signal de végétation aquatique sur le secteur de TM, dont deux, TM148 et TM160, montrent des affinités avec les végétations marécageuses à couvert herbacé mixte, et deux, TM115 et TM337, avec les prairies à graminées aquatiques. Dans le cas des sites TM160 et TM148, la présence d'un couvert herbacé mixte est supporté par un pourcentage de phytolithes ubiquistes élevé (principalement blocs et allongés, 33-34%), comparable à celui observé dans les sédiments modernes des franges aquatiques actuelles du Lac Tchad (35-76%) (Figure VII-5, p.186), composées de graminées hydro-/hélrophytiques (ex. *Vossia cuspidata*, *Echinochloa pyramidalis*), Cyperaceae, *Typha*, *Potamogeton*, etc... (Gaston and Dulieu, 1976; Gaston, 1996; Olivry et al., 1996). Au contraire, la forte abondance de GSSCs observée pour les assemblages TM115 et TM337 (68-84%) suggère un couvert herbacé dominé par les graminées, comparable à celui observé pour les prairies à graminées temporairement aquatiques de la zone soudanienne du Tchad (74-82%). L'existence des milieux aquatiques sur le secteur de TM reconstruite à partir des phytolithes est aussi indiquée par les faunes de vertébrés fossiles, et notamment par l'abondance élevée de restes associés aux grands mammifères semi-aquatiques Hippopotamidae et Anthracotheriidae (Vignaud et al., 2002; Boissarie et al., 2005; LeFur et al., 2009), et de nombreux taxons strictement aquatiques (poissons, crocodiles et tortues aquatiques) (Vignaud et al., 2002; Otero et al., 2010b) dans le registre fossilifère des sites de TM. L'occurrence de plusieurs espèces de loutres (Mustelidae) (Peigné et al., 2008) et oiseaux semi-aquatiques (Louchart et al., 2005a; Louchart et al., 2005b) souligne la présence sur ce même secteur de zones aquatiques plus ou moins étendues. La faune ichtyologique, quant à elle, suggère l'existence d'une grande diversité d'habitats aquatiques, de types fluviatile à lacustre avec la présence de vastes étendues d'eau libre bien oxygénées (Otero et al., 2010b), et également de zones aquatiques marécageuses à totalement relictuelles (Otero et al., 2010b). La grande hétérogénéité des milieux aquatiques indiquée par l'ichtyofaune a permis à Otero et al. (2010b) d'énoncer le scénario suivant : une mise en place de milieux aquatiques ouverts de types lacustre et/ou fluviatile sur le secteur de TM et dont le retrait progressif aurait permis la création de milieux aquatiques plus restreints. L'instabilité des milieux aquatiques est en parallèle suggérée par les phytolithes de type bulliformes, dont l'abondance atteint 7-10% dans les assemblages TM160, TM148 et TM337. Dans le Tchad actuel, de telles abondances sont uniquement observées dans des sédiments/sols associés à des milieux arides (PANN : <400 mm/an, DSL : 9-11 mois), comme ceux de bordure du Lac Tchad, et ceux des steppes et zones temporairement marécageuses du domaine sahélien (Figure IV-18, p.133). Enfin, il reste difficile de préciser à quel type d'environnement aquatique le signal de végétation reconstruit par les phytolithes fait précisément référence puisqu'une telle végétation peut aussi bien s'implanter sur les berges d'un lac, fleuve, ou au niveau de mares ou

plaines d'inondation. Dans le but de préciser ces informations, il serait intéressant d'étudier les diatomées aussi présentes dans ces échantillons (par exemple, sur la totalité des particules de silice biogéniques observées dans l'échantillon TM160, 61% sont des frustules de diatomées), puisque ces organismes sont des proxies directs des milieux aquatiques.

Les assemblages phytolithiques fossiles de TM32, TM219 et TM254 indiquent la présence de milieux de type forêt claire ou savane intermédiaire/fermée (20-80% de couverture ligneuse) sur le secteur de TM. Ce signal est supporté par des pourcentages de GSSCs de 29-51% et des pourcentages de phytolithes globulaires de 14-16%, comparables à ceux observés pour les milieux de savane ou forêt claire du Tchad. En effet, les assemblages des milieux de savanes intermédiaires/fermées du Tchad (20-80% de couverture ligneuse) sont caractérisés par des abondances moyennes de GSSCs et globulaires décorés de 28% et 10% respectivement, et les deux assemblages de forêt claire par des abondances de 34-58% et 25-36% respectivement. En comparaison, les GSSCs et les types globulaires décorés atteignent des abondances moyennes de 69% et 8% dans les assemblages des milieux de savanes d'Afrique de l'Ouest (Bremond et al., 2005b), ces valeurs étant probablement surestimées par l'absence de comptage des phytolithes allongés par ces auteurs. Si on se base uniquement sur les données du Tchad, il est difficile de trancher entre forêt claire et savane pour les sites fossiles puisque le signal de leurs assemblages apparaît intermédiaire entre les deux types de milieux. Aussi, le signal des milieux de forêts claires actuel est peu contraint puisque seuls deux sites de forêts claires ont été étudiés au Tchad, contre 18 sites de savanes intermédiaires/fermées. Par ailleurs, le type physiologique « forêt claire » n'apparaît pas en tant qu'entité physiologique stricte dans l'étude de Bremond et al. (2005b). La distinction forêt claire – savane est pourtant importante puisque ces deux types de milieux impliquent des couverts herbacés de composition et structure différentes. Dans le cas des savanes, le couvert herbacé est homogène, continu et dominé par les graminées, et ce peu importe le degré d'ouverture du milieu (Bougey, 1957). Dans le cas des forêts claires, le tapis herbacé hétérogène et les graminées y sont moins représentées (Bougey, 1957). L'étude des méso-usures dentaires des Bovidae de TM (Blondel et al., 2010) indique la présence d'espaces à strate graminéenne dominante sur ce secteur, ce qui apparaît plutôt conforter l'existence de milieux de savanes intermédiaires/fermées, que de milieux de forêts claires. D'autre part, la rareté des spécimens Acelaphini (Bovidae) suppose une faible représentativité des milieux strictement ouverts où la composante arborée/arbustive est quasi-inexistante (Blondel, com. pers.).

Si le profil phytolithique général de TM266 indique un environnement de type savane, son pourcentage de phytolithes globulaires décorés ne permet pas de rendre compte de la densité d'arbres/arbustes qui était présente sur ce site (Figure VII-6, p.188). Ce résultat est d'autant plus décevant que TM266 correspond au site qui a livré la plupart des restes crâniens et dentaires rapportés à l'espèce *Sahelanthropus tchadensis* (Brunet et al., 2002; Brunet et al., 2005). Si les phytolithes ne

permettent pas de discuter de la densité de couverture ligneuse présente sur ce site, certains éléments faunistiques tels que des restes de Cercopithecidae (Colobinae), Giraffidae et Proboscidea (Vignaud et al., 2002; LeFur et al., 2009) suggèrent la présence d'une composante arborée/arbustive non négligeable. Par ailleurs, le régime alimentaire de l'espèce de Suidae *Nyanzachoerus syrticus* estimé à partir du ^{13}C de l'émail dentaire indique notamment une consommation de plantes en C_3 (principalement de type arbres/arbustes) dominante (Jacques, 2007), ce qui soutient la présence de zones fermées sur ce site.

L'assemblage TM275 indique un milieu à couverture ligneuse dense (>40%), sans toutefois correspondre à un analogue physionomique étudié au Tchad. Cet assemblage est caractérisé par des abondances de phytolithes globulaires décorés et GSSCs de 37% et 10% respectivement. Aussi, il n'est pas exclu que le signal observé traduise l'existence d'un milieu forestier vrai, puisque son profil est proche de celui des assemblages de forêt tropicale humide de la R. D. du Congo (Figure VII-6, p.188) (Runge, 1999). En effet, ces derniers sont caractérisés par des abondances moyennes de globulaires décorés et de GSSCs de 35% et 3% respectivement (Runge, 1999). Parallèlement, les assemblages des forêts semi-décidues du Cameroun sont caractérisés par des abondances moyennes de globulaires décorés et de GSSCs de 63% et 9% respectivement (Bremond et al., 2005a), ce qui s'éloigne du profil observé pour le site TM275. La présence de milieux à couverture ligneuse dense dans un secteur où les zones aquatiques apparaissent récurrentes avait déjà été proposée par Louchart et al. (2005a) suite à l'identification d'un reste d'oiseau aquatique Heliornithidae sur le secteur de TM.

L'abondance élevée de phytolithes de types bilobés, croix et selles dans les sédiments fossiles du Tchad, combinée à l'absence totale de polylobés trapézoïformes de type Poly-4 (Table III-1, p.59, Plate I) suggère la présence d'associations graminéennes de type C_4 dans les végétations du nord du Tchad, et ce dès la fin du Miocène. Notamment, l'absence totale du type Poly-4 dans les sédiments fossiles du Tchad peut être interprétée comme une absence de signal des graminées Pooideae, groupe exclusivement C_3 , actuellement distribué dans les milieux tempérés ou les milieux tropicaux de hautes altitudes (Tieszen et al., 1979; Twiss, 1992). En effet, il est actuellement possible de tracer le signal des C_3 dans les assemblages de sols/sédiments modernes à partir de la combinaison « rondels » + polylobés trapézoïformes + trapézoïformes cubiques/rectangulaires, qui atteint jusqu'à 70% des assemblages dans les milieux tropicaux d'altitude d'Afrique de l'Est (Bremond et al., 2008b), ou jusqu'à 69% des assemblages dans les milieux tempérés d'Amérique du nord par exemple (Fredlund and Tieszen, 1994). En outre, la plupart des Pooideae produisent des assemblages de GSSCs largement dominés par les polylobés trapézoïformes (Barboni and Bremond, 2009; Rossouw, 2009). Aussi, leur occurrence apparaît être un indicateur robuste de la présence de taxons graminéens en C_3 (Barboni and Bremond, 2009). *A fortiori*, l'absence du type polylobé trapézoïforme (Poly-4) dans les sédiments du Tchad suppose donc une absence de Pooideae dans les paléo-végétations de la fin du

Miocène de cette région, ou plus largement de taxons graminéens en C₃ dont l'aire de distribution actuelle est limitée aux zones tempérées ou tropicales d'altitude. L'existence de graminées en C₃ dans les végétations mio-pliocènes du Tchad reste cependant admissible, notamment sur le secteur de TM, compte-tenu de l'étendue des milieux aquatiques dont témoignent les phytolithes et les faunes. En effet, les flores graminéennes retrouvées en association avec des espaces aquatiques actuels peuvent rassembler à la fois des taxons en C₄ (ex. Panicoideae : *Vossia cuspidata*, *Echinochloa pyramidalis*) et des taxons en C₃ (ex. Ehrhartoideae : *Leersia hexandra*, *Oryza* spp.; Arundinoideae : *Phragmites australis*) (Watson and Dallwitz, 1992; Poilecot, 1999). Aussi, l'identification de ces taxons aquatiques dans le registre phytolithique reste délicate compte-tenu de la redondance des formes de phytolithes produites par les graminées. Ainsi, même s'ils présentent une morphologie remarquable (Ollendorf et al., 1988; Piperno and Pearsall, 1998), les types de selles trapézoïdiques (types S4 et S5, Table III-1 (p.59), Planche I) produits par *Phragmites* (C₃) ne peuvent pas être utilisés comme indicateurs stricts de ce genre puisqu'ils sont aussi produits par d'autres espèces de graminées aux affinités taxonomiques et écologiques distinctes (voir comptages détaillés en Annexe I). Parallèlement, la classification des phytolithes adoptée dans ce mémoire ne permet pas de rendre compte d'un profil morphologique de bilobé « type » pour caractériser les graminées Ehrhartoideae en C₃. Toutefois, il n'est pas exclu que l'utilisation de critères qualitatifs et quantitatifs plus fins pour décrire les GSSCs produits par les Ehrhartoideae permettrait de contraindre leur identification dans les assemblages de sédiments fossiles, comme l'ont fait certains auteurs (e.g. Neumann et al., 2009; Prasad et al., 2011). En l'état actuel des descriptions phytolithiques présentées dans ce mémoire, il n'apparaît donc pas possible d'identifier la signature phytolithiques des graminées en C₃ aquatiques dans les sols/sédiments modernes et donc fossiles.

La présence de graminées C₄ en Afrique autour de 7 Ma n'est pas surprenante puisque les analyses isotopiques menées sur des paléosols mio-pliocènes d'Afrique de l'Est suggèrent la présence du groupe dans les milieux autour de 9-8 Ma (Cerling, 1992). Par ailleurs, l'étude du signal isotopique de restes dentaires d'Hippopotamidae (Boisserie et al., 2005; Jacques, 2007) et de divers autres groupes de grands mammifères (Jacques, 2007) retrouvés sur le secteur de TM au Tchad, indique l'existence d'une végétation graminéenne en C₄ en Afrique Centrale pour cette période. Si Cerling et al. (1997) observent une augmentation significative du signal des C₄ (principalement graminées) entre 8-6 Ma en Afrique de l'Est, il semblerait que ces dernières occupaient déjà une place importante dans les milieux du Tchad à 7 Ma (Jacques, 2007, cette étude). Parallèlement, l'étude des restes polliniques ou fragments de cuticules de graminées retrouvés dans une carotte sédimentaire du Delta du Niger (Afrique de l'Ouest) suggère une expansion des milieux à graminées autour de 8 Ma dans cette partie de l'Afrique (Morley and Richards, 1993). Cependant, ni les grains de pollen ni les fragments de cuticules ne permettent d'identifier les taxons de graminées présents dans la carotte, et donc de préciser s'il s'agit de graminées en C₃ ou en C₄ (Morley and Richards, 1993). Ainsi, il est évident qu'une meilleure documentation du registre phytolithique miocène de ces régions d'Afrique

permettrait de mieux aborder la dynamique d'expansion des graminées dans les environnements associés : Est-ce que le changement C₃/C₄ enregistré en Afrique de l'Est autour de 8-6 Ma est retrouvé en Afrique Centrale ?, autrement dit, Quelle place occupaient les graminées en C₄ en Afrique Centrale avant 7 Ma?

Le signal de végétation xérophytique ou à tendance xérophytique identifié pour les sites TM133, TM254, TM266 et TM219 est conforté par des valeurs d'Iph de 41-63%, proches de l'Iph moyen calculé pour les assemblages de savanes et steppes sahéliennes du Tchad (52%) et des steppes de Tanzanie (49%) (Barboni et al., 2007). Par ailleurs, les valeurs d'Iph des échantillons TM133, TM254, TM266 et TM219 sont supérieures au seuil d'Iph identifié par Bremond et al. (2005b) dans la distinction des milieux sahéliens (Iph>20%) et des milieux soudaniens (Iph<20%), ce qui atteste également d'un signal de végétation sèche pour les assemblages fossiles TM133, TM254, TM266 et TM219. La présence de zones de végétation plus sèches sur le secteur de TM n'est pas aberrante puisqu'elle avait déjà été envisagée par LeFur et al. (2009) compte-tenu de la présence de certains taxons de rongeurs Gerbillinae, Sciuridae (*Xerus* sp.) et Leporidae (*Serengetilagus tchadensis*), et de l'oryctérope *Orycteropus abundulafus*. Parallèlement, certains éléments de termitières fossiles décrits sur le secteur de TM rappellent ceux observés actuellement dans les savanes des environnements sahéliens d'Afrique tropicale (Durringer et al., 2006). Ces indices faunistiques, associés au signal de végétation sèche enregistré sur TM constituent la preuve de l'existence de conditions climatiques sèches sahéliennes (PANN : <400 mm/an, DSL : 9-11 mois), même éphémères, dans cette région autour de 7 Ma.

• **Les sites de Kossom Bougoudi (limite Mio-Pliocène, 5.44 ± 0.62 Ma)**

Parmi les deux assemblages phytolithiques analysés pour le secteur de KB, seul l'assemblage KB7 possède une signature environnementale clairement identifiable (Table VII-4, p.194). Aussi, cet assemblage indique un milieu à couverture ligneuse intermédiaire (20-40%) à dense (40-80%) composé de palmiers, et caractérisé par une flore graminéenne à tendance xérophytique.

La composante ligneuse significative indiquée par les phytolithes est attestée par la présence de taxons de vertébrés fossiles au régime alimentaire exclusivement C₃ (Giraffidae et Suidae) sur les sites de KB (Zazzo et al., 2000). De plus, la présence du Rhinocerotidae *Diceros* sp. et de l'espèce de Suidae *Nyanzachoerus kanamensis* suggère aussi l'existence de zones boisées fermées sur KB (Brunet and M.P.F.T., 2000). L'abondance des phytolithes indicateurs de palmiers (globulaires épineux) observée pour KB7 (23%) est proche de la moyenne observée pour des assemblages de palmeraies actuelles du Tchad (20%). Aussi, une telle abondance n'est jamais observée pour les autres assemblages modernes du Tchad (<12%). Parmi les assemblages de sols modernes étudiés ailleurs en

Afrique Centrale (Runge, 1999; Bremond et al., 2005a), Afrique de l'Ouest (Bremond et al., 2005b) et Afrique de l'Est (Barboni et al., 2007), seuls certains assemblages de forêts semi-décidues du Sénégal (éch. S.155, 83-151) et du Cameroun (éch. CAM1,-2,-8,-11) sont caractérisés par des pourcentages de globulaires épineux $\geq 17\%$, les 143 autres assemblages montrant des abondances $\leq 11\%$. Compte-tenu de ces comparaisons, une analogie est envisageable entre le site KB7 et les milieux de palmeraies ou forêts semi-décidues d'Afrique Centrale.

Le pourcentage élevé de phytolithes ubiquistes observé dans l'assemblage KB7 (40%) indique un couvert herbacé hétérogène et de composition mixte non dominé par les graminées, ce qui conforte l'idée d'étendues graminéennes probablement limitées sur KB (LeFur et al., 2009). Même si les graminées n'apparaissent pas dominantes à l'échelle du site KB7, leur signal phytolithique suggère une flore de type xérophytique (indice I_{xe}° de 56%). Aussi, il est difficile de préciser ici si la présence d'une flore graminéenne xérophytique sur KB7 indique des conditions régionales sèches, ou est induite par la présence d'un milieu fermé non favorable au développement des graminées. Dans l'actuel Tchad, j'ai en effet observé des associations de graminées à dominante xérophytique dans certains environnements boisés sous influence climatique humide (voir section IV.2.2.1, p.114). Par ailleurs, certains assemblages de milieux forestiers humides de la R. D. du Congo actuel suggèrent des associations également xérophytiques en vu de valeurs d'Iph de 33 à 67% (éch. T1-S50-U142, T2-S117-U208, T2-S142-U213, T1-S105-U149) (Runge, 1999). A ce stade, l'analyse d'échantillons supplémentaires récoltés à KB permettrait de préciser ce signal.

• Les sites de Koro-Toro (Pliocène, 3.65 ± 0.11 Ma)

La signature environnementale des sites de KT est homogène en termes de physionomie des végétations. Elle indique l'existence, pour les trois sites, de milieux dont la composante herbacée est à dominante graminéenne. Aussi, la proximité de KT33 et KT13 avec les milieux de savanes sèches est supportée par des valeurs d'indice I_{xe}° de 48% et 57%, tandis que la proximité de KT12 avec les milieux de savanes humides à tendance sèche est supportée par une valeur d' I_{xe}° de 40%. Dans le cas des sites KT33 et KT13, le signal de milieu sec est également supporté par des valeurs d'Iph de 45% et 41%. Parallèlement le signal de végétation humide à tendance sèche identifiée pour le site KT12 est conforté par une valeur d'Iph de 21%, intermédiaire entre celles observées pour les milieux soudanais et sahéliens d'Afrique de l'Ouest (Bremond et al., 2005b).

L'existence de milieux de savanes sur le secteur de KT indique l'existence d'une strate graminéenne homogène, continue et dominée par les graminées sur ce secteur (Boughey, 1957). Les pourcentages de phytolithes globulaires décorés observés dans les assemblages de KT sont trop faibles ($\leq 7\%$) pour fournir une quantification de la couverture ligneuse présente sur ces sites. Toutefois,

l'abondance moyenne de ces phytolithes est de 4% pour les assemblages de KT, contre 11% pour les assemblages de TM (Figure VII-6, p.188), ce qui suppose l'existence d'un paysage plus ouvert sur KT que sur TM. La présence de milieux ouverts est attestée par l'abondance des restes de Bovidae Acelaphini et Antilopini découverts sur ce secteur (Brunet et al., 1997; Geraads et al., 2001). Le signal de savanes sèches identifié pour les sites KT33 et KT13 suppose l'existence de strate herbacée de type C₄. En effet, les environnements secs actuels de basses altitudes sont principalement composés de graminées de type C₄ (Ehleringer et al., 1997). Cette conclusion vient supporter les résultats d'analyse du signal isotopique du carbone de l'émail dentaire des grands mammifères de KT (ex. *Hipparion*, Bovidae, Proboscidae, Giraffidae, Hippopotamidae), qui indiquent que plus de 90% des spécimens investigués possédaient un régime alimentaire en C₄ pur (Zazzo et al., 2000).

Contrairement au secteur de TM, aucun signal de végétation aquatique n'est identifié sur le secteur de KT, alors que la faune ichtyologique suggère la présence d'habitats lacustre et/ou fluviale en association avec ce secteur (Otero et al., 2010a). Le fait que les phytolithes n'indiquent pas un signal de végétation aquatique/marécageuse suppose des conditions non favorables au développement d'une telle végétation *in situ*, et qui pourraient être dues à la présence de berges réduites ou d'une profondeur d'eau trop importante dans les systèmes aquatiques présents sur KT. Dans un autre cas de figure, le secteur de KT pourrait correspondre à un espace très ponctuellement inondé par un système lacustre ou fluviale lointain. Ainsi, un tel scénario ne serait pas propice au développement d'une végétation aquatique suffisamment durable sur cette zone. Cette dernière hypothèse pourrait notamment expliquer la rareté des restes fossiles d'Hippopotamidae sur le secteur de KT (Boisserie et al., 2003).

CONCLUSION GENERALE

Les contributions du travail présenté dans ce mémoire s'articulent autour des deux thématiques suivantes : 1) l'étude du signal environnemental des phytolithes dans l'Afrique tropicale subsaharienne actuelle, 2) la reconstruction des environnements mio-pliocènes du Tchad, contemporains aux espèces d'Hominines anciens *Sahelanthropus tchadensis* (7.32 Ma \pm 0.10) et *Australopithecus bahrelghazali* (3.65 Ma \pm 0.11).

Premièrement, ce travail a permis d'apprécier le potentiel des phytolithes à renseigner sur les caractéristiques physiologiques et environnementales des types de végétation sahéliens et soudaniens actuels. L'originalité de ce travail tient principalement au fait que ce dernier s'appuie sur :

- une nouvelle collection de plantes (Poaceae et Cyperaceae) et de sols d'Afrique Centrale (107 espèces végétales étudiées, et 57 échantillons de sols) ;
- la réalisation et l'utilisation d'un recueil de descriptions détaillées des sites de végétation actuels échantillonnés (structure, composition floristique) ;
- une discrimination importante de types morphologiques de phytolithes au cours des comptages (83 types de phytolithes, dont 43 types de phytolithes typiques de graminées).

La combinaison de ces trois stratégies a conduit à développer de nouveaux indices phytolithiques (indices Ia^o, Ime^o et Ixe^o) pour caractériser les associations écologiques de graminées à l'échelle de l'Afrique subsaharienne, et a permis de définir de nouveaux critères pour tracer certaines propriétés physiologiques des types de végétation subsaharienne (ex. nature de la couverture herbacée, densité de la couverture ligneuse).

Les indices, définis sur la base du contenu phytolithique des feuilles de 94 espèces de graminées, permettent, à l'échelle des assemblages retrouvés dans les sols/sédiments modernes, de tracer le signal des associations de graminées aquatiques (comme celles observées au niveau du Lac Tchad actuel), des associations de graminées semi-aquatiques/mésophytiques, et des associations de graminées xérophytiques. Aussi, ce travail a montré que la distribution des associations semi-aquatiques/mésophytiques et xérophytiques du Tchad est principalement liée au climat (précipitations annuelles, durée de la saison sèche), et peut aussi, dans une moindre mesure, être le fruit de contraintes locales extrinsèques au climat (ex. nature du sol, couvert arboré).

Les abondances relatives des types de phytolithes indicateurs d'herbacées, indicateurs de ligneux et types à caractères ubiquistes permettent de distinguer les formations à couverture herbacée homogène, continue et dominée par les graminées (milieux de savane ou prairies), des formations à couverture herbacée mixte (marécages à Poaceae, Cyperaceae, *Typha* ou milieux de steppe).

Enfin, l'estimation de la densité de couverture ligneuse par les phytolithes dans les milieux tropicaux non-forestiers est limitée, et ne peut être effectuée qu'au-delà de certains seuils d'abondance

des formes globulaires décorées. En deçà de 13% de globulaires décorés (épineux inclus), en effet, le couvert ligneux reconstruit peut être ouvert (0-20%) à dense (>40%).

Deuxièmement, ce travail a permis de donner une image des végétations mio-pliocènes du Tchad à partir de l'étude de trois localités fossilifères du Djourab (16°N) datées à 7.32 Ma (± 0.10), 5.44 Ma (± 0.66) et 3.65 Ma (± 0.11), et de l'analyse d'un enregistrement sédimentaire lacustre discontinu daté entre ~ 7 et ~ 2 Ma, et effectué dans la zone d'archipel nord du Lac Tchad actuel, au niveau de la localité de Bol (13°N).

L'analyse des phytolithes révèle l'existence d'un environnement général mosaïque dans le Djourab (16°N) à ~ 7 Ma, constitué de savanes à couvert graminéen mésophytique ou xérophytique, prairies et marécages aquatiques, de steppes et de milieux à couverture ligneuse dense (>40%). Parmi tous les milieux caractérisés, les savanes et les milieux à végétation aquatiques (type prairie à graminées ou marécages à couverture herbacé mixte) sont trouvés dominants. Aussi, les phytolithes indiquent l'existence d'une couverture ligneuse de densité intermédiaire (20-40%) à dense (>40%) sur trois des quatre sites de savanes mis en évidence, et la présence d'associations graminéennes à dominante xérophytique sur quatre sites. Ce dernier résultat implique l'existence de conditions climatiques sèches de type sahélienne (PANN < 400 mm/an, DSL : 9-11 mois), même éphémères/cycliques, à ~ 7 Ma dans le Djourab. A ~ 5.4 Ma, un milieu de palmeraie à couverture herbacée mixte est identifié, mais le contexte climatique général du Djourab est difficile à évaluer à cette période. A ~ 3.6 Ma, les phytolithes indiquent l'existence d'un environnement général plus homogène que celui identifié dans le Djourab trois millions et demi d'années auparavant. Cet environnement est composé de milieux de savane possédant une composition graminéenne principalement xérophytique. Ce dernier résultat implique l'existence de conditions climatiques sèches de type sahéliennes plus marquées à ~ 3.6 Ma qu'à ~ 7 Ma dans la région du Djourab.

L'enregistrement sédimentaire lacustre du forage de Bol (13°N) n'apporte pas d'information sur le signal des végétations présentes dans cette région avant ~ 5.5 Ma, ce qui ne permet pas de discuter plus largement du signal enregistré dans le Djourab (16°N) à ~ 7 Ma. A ~ 5.5 Ma et jusqu'à ~ 4.2 Ma, les phytolithes (et les pollens) observés dans les sédiments de Bol suggèrent l'existence de conditions climatiques humides dans la région de Bol, proches de celles observées dans la zone soudanienne actuelle (PANN : >400 mm/an, DSL ≤ 8 mois). A partir de ~ 3.7 Ma, une alternance entre influence sèche sahélienne et humide soudanienne est observée à Bol, avec une influence sèche plus marquée à 3.6 Ma et 3.2 Ma. L'influence sèche observée à ~ 3.6 Ma à Bol est contemporaine de l'existence de conditions climatiques sèches marquées dans le Djourab, là où ont été trouvés les restes d'*Australopithecus bahrelghazali*, en accord avec de précédentes études.

Les résultats des reconstructions menées sur les sites de *Sahelanthropus tchadensis* (7.32 Ma \pm 0.10) et *Australopithecus bahrelghazali* (3.65 Ma \pm 0.11) définissent deux contextes environnementaux distincts pour ces deux espèces. *Sahelanthropus tchadensis* est associée à un contexte environnemental hétérogène, tandis qu'*Australopithecus bahrelghazali* est associée à un contexte environnemental plus homogène et aride. Si certains sites contemporains à *Sahelanthropus tchadensis* montrent une densité de couverture ligneuse intermédiaire (20-40%) à dense (>40%), il n'a pas été possible d'évaluer ce paramètre sur le site TM266, où ont été décrits la majorité des restes rapportés à cette espèce. Cependant, la potentialité d'existence d'un milieu de densité ligneuse élevée n'est pas à exclure, et évidemment pas incompatible avec la caractérisation d'un milieu de savane pour le site TM266. En effet, les milieux de savanes actuels sont caractérisés par une densité de couverture ligneuse très variable, pouvant parfois atteindre 60 à 70% sur certains sites explorés dans le Tchad moderne. Un échantillonnage plus large des niveaux contemporains à *Sahelanthropus tchadensis* sur le site TM266 permettrait de mieux renseigner la densité de couverture ligneuse présente sur ce site. Aussi, cette information est importante à préciser aux regards des résultats de reconstruction environnementale obtenus dans les cas des premiers Hominines *Orrorin tugenensis* (~6 Ma) et *Ardipithecus ramidus* (~4.4 Ma), qui indiquent que ces deux premières formes étaient associées à des milieux boisés à forestiers.

Les perspectives dessinées par ce travail sont multiples, et certaines d'entre elles ont déjà été abordées au fur et à mesure des chapitres présentés dans ce mémoire. Parmi ces perspectives, je choisis d'en exposer ici trois principales à mon sens.

La première consiste en un échantillonnage plus exhaustif et plus grand (en nombre d'échantillons) des milieux d'Afrique tropicale subsaharienne. En effet, certains types de milieux comme les steppes ou les forêts claires sont peu représentés dans la base de données moderne utilisée, ce qui rend leur signal difficile à contraindre par les phytolithes. D'autre part, aucun équivalent physiognomique au site fossile TM275 n'a pu être trouvé dans la base de données moderne, ce qui suppose que l'échantillonnage actuel utilisé n'est pas entièrement représentatif de la diversité des milieux présents autour de 7 Ma. Aussi, compte-tenu du signal de couverture ligneuse dense malgré tout identifié sur TM275, et de la forte représentativité des milieux aquatiques sur le secteur de TM à ~7 Ma, mes nouveaux choix d'échantillonnage s'orienteraient vers des milieux boisés ou forestiers contraints par la présence d'entités aquatiques tels que les types physiognomiques « forêt marécageuse », « forêt périodiquement inondée » et « forêt ripicole » définies dans la classification de Yangambi (1957).

La seconde perspective envisagée consiste à tester la validité de l'indice Ia^q défini dans cette étude pour tracer les associations de graminées aquatiques, dans un autre contexte lacustre d'Afrique

tropicale que celui du Lac Tchad. Cette démarche s'avère indispensable pour valider le nouveau proxy défini ici, et dont les implications visent à une meilleure appréciation du signal des végétations extra-locales aux contextes lacustres.

Enfin, la troisième perspective consiste à mener une étude comparative de fond entre le signal des phytolithes observé sur chacun des sites fossilifères du Djourab, la composition et structure écologique des faunes retrouvées sur ces mêmes sites, et les résultats de biogéochimie isotopique associés. Cette dernière entreprise permettrait de discuter des préférences écologiques (régimes alimentaires, adaptations morphologiques) identifiées chez les taxons fossiles de chaque site, au regard du signal de végétation apporté par les phytolithes.

Le travail entrepris au cours de cette thèse n'est pas figé, et s'encre dans une nouvelle dynamique d'appréciation de la relation plantes-phytolithes-végétation à l'échelle du paysage en Afrique subsaharienne, et dans une dynamique plus récente d'utilisation des phytolithes pour reconstruire les paléoenvironnements associés aux Hominines anciens sur le continent africain.

BIBLIOGRAPHIE

- Albert, R. M., Bamford, M. K., Cabanes, D., 2006. Taphonomy of phytoliths and macroplants in different soils from Olduvai Gorge (Tanzania) and the application to Plio-Pleistocene palaeoanthropological samples. *Quaternary International* 148, 78 - 94.
- Albert, R. M., Bamford, M. K., Cabanes, D., 2009. Palaeoecological significance of palms at Olduvai Gorge, Tanzania, based on phytolith remains. *Quaternary International* 193, 41 - 48.
- Aleman, J., Leys, B., Apema, R., Bentaleb, I., Dubois, M. A., Lamba, B., Lebamba, J., Martin, C., Ngomanda, A., Truc, L., Yangakola, J. -M., Favier, C., Bremond, L., 2011. Reconstructing savanna tree cover from pollen, phytoliths and stable carbon isotopes. *Journal of Vegetation Science* 23, 187–197.
- Alexandre, A., Meunier, J.-D., Lézine, A.-M., Vincens, A., Schwartz, D., 1997. Phytoliths: indicators of grassland dynamics during the late Holocene in intertropical Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 136, 213-229.
- Arbonnier, Michel, 2002. Arbres, arbustes et lianes des zones sèches d'Afrique de l'Ouest, CIRAD, MNHN, 574 p.
- Bader, J. -C., Lemoalle, J., Leblanc, M., 2011. Modèle hydrologique du Lac Tchad. *Hydrological Sciences Journal* 56, 411-425.
- Ball, T. B., 2002. Phytoliths of Dhofar, Oman, Arabia, CD-ROM, Brigham Young University, Provo, UT.
- Ball, T. B., Gardner, J. S., Anderson, N., 1999. Identifying inflorescence phytoliths from selected species of wheat (*Triticum monococcum*, *T. dicoccon*, *T. dicoccoides*, and *T. aestivum*) and barley (*Hordeum vulgare* and *H. spontaneum*) (Gramineae) 86, 1615-1623.
- Bamford, M. K., Albert, R. M., Cabanes, D., 2006. Plio-Pleistocene macroplant fossil remains and phytoliths from Lowermost Bed II in the eastern palaeolake margin of Olduvai Gorge, Tanzania. *Quaternary International* 148, 95 - 112.
- Barboni, D., Ashley, G. M., Dominguez-Rodrigo, M., Bunn, H. T., Mabulla, A. Z. P., Baquedano, E., 2010. Phytoliths infer locally dense and heterogeneous paleovegetation at FLK North and surrounding localities during upper Bed I time, Olduvai Gorge, Tanzania. *Quaternary Research* 74, 344 - 354.
- Barboni, D., Bonnefille, R., Alexandre, A., Meunier, J.D., 1999. Phytoliths as paleoenvironmental indicators, West Side Middle Awash Valley, Ethiopia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 152, 87 - 100.
- 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* 158, 29-41.
- Barboni, D., Bremond, L., Bonnefille, R., 2007. Comparative study of modern phytolith assemblages from inter-tropical Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 246, 454-470.

- Barkworth, M. E., Capels, K. M., Long, S., Piep, M. B., 2003. Flora of North America: Panicoideae, Arundinoideae, Chloridoideae, Centothecoideae, Aristidoideae, and Danthonioideae (volume 25), Available at: <http://herbarium.usu.edu/webmanual> (accessed July 2012).
- Beal, W. J., 1886. The Bulliform or hygroscopic cells of grasses and sedges compared. *Botanical Gazette* XI, 319-326.
- Blondel, C., Merceron, G., Andossa, L., Taisso, M. Hassane, Vignaud, P., Brunet, M., 2010. Dental mesowear analysis of the late Miocene Bovidae from Toros-Menalla (Chad) and early hominid habitats in Central Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 292, 184-191
- Boisserie, J. -R., Brunet, M., Andossa, L., Vignaud, P., 2003. Hippopotamids from the Djurab Pliocene faunas, Chad, Central Africa. *Journal of African Earth Sciences* 36, 15-27.
- Boisserie, J. -R., Zazzo, A., Merceron, G., Blondel, C., Vignaud, P., Likius, A., Mackaye, H. T., Brunet, M., 2005. Diets of modern and late Miocene hippopotamids: Evidence from carbon isotope composition and micro-wear of tooth enamel. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 221, 153 - 174.
- Bonnefille, R., 1995. A Reassessment of the Plio-Pleistocene Pollen Record of East Africa, in: E. S. Vrba, G. H. Denton, T. C. Partridge, L. H. Burckle (Eds.), *Paleodimate and Evolution, with Emphasis on Human Origins*. London: Yale University Press.
- Bonnefille, R., 2010. Cenozoic vegetation, climate changes and hominid evolution in tropical Africa. *Global and Planetary Change* 72, 390 - 411.
- Boudet, G., 1975. *Manuel sur les pâturages tropicaux et les cultures fourragères*, Ministère de la Coopération, 254 p.
- Boughey, A. S., 1957. The physiognomic delimitation of West African vegetation types. *Journal of African Science Association* 3, 148-165.
- Bowdery, D., Hart, D. M., Lentfer, C., Wallis, L. A., 2001. A universal phytolith key, in: J.-D. Meunier, F. Colin (Eds.), *Phytoliths: Application in Earth Sciences and Human History*. Lisse (Netherlands): Balkema.
- Bremond, L., Alexandre, A., Hély, C., Guiot, J., 2005a. A phytolith index as a proxy of tree cover density in tropical areas: Calibration with Leaf Area Index along a forest–savanna transect in southeastern Cameroon. *Global and Planetary Change* 45, 277-293.
- Bremond, L., Alexandre, A., Peyron, O., Guiot, J., 2004. Grass water stress estimated from phytoliths in West Africa. *Journal of Biogeography* 31, 1-17.
- Bremond, L., Alexandre, A., Peyron, O., Guiot, J., 2005b. Grass water stress estimated from phytoliths in West Africa. *Journal of Biogeography* 32 311–327.
- Bremond, L., Alexandre, A., Peyron, O., Guiot, J., 2008a. Definition of grassland biomes from phytoliths in West Africa. *Journal of Biogeography* 35, 2039-2048.

- Bremond, L., Alexandre, A., Wooller, M. J., Hély, C., Williamson, D., Schäfer, P. A., Majule, A., Guiot, J., 2008b. Phytolith indices as proxies of grass subfamilies on East African tropical mountains. *Global and Planetary Change* 61, 209-224.
- Brown, D. A., 1984. Prospects and limits of a phytolith key for grasses in the Central United States. *Journal of Archaeological Science* 11, 345-368.
- Brunet, M., Beauvilain, A., Coppens, Y., Heintz, E., Moutaye, A. H. E., Pilbeam, D., 1995. The first australopithecine 2500 kilometres west of the Rift Valley (Chad). *Nature* 378, 273-275.
- Brunet, M., Beauvilain, A., Geraads, D., Guy, F., Kasser, M., Mackaye, H. T., Maclatchy, L. M., Mouchelin, G., Sudre, J., Vignaud, P., 1998. Tchad : découverte d'une faune de mammifères du Pliocène inférieur. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 326, 153 - 158.
- Brunet, M., Beauvilain, A., Geraads, D., Guy, F., M. Kasser, H.T., Mackaye, Maclatchy, M.L., Mouchelin, G., Sudre, J., Vignaud, P., 1996. *Australopithecus bahrelghazali*, une nouvelle espèce d'Hominidé ancien de la région de Koro Toro (Tchad). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris Série IIa* 322, 907-913.
- Brunet, M., Geraads, D., Guy, F., Kasser, M., Mackaye, H. T., MacLatchy, L. M., Mouchelin, G., Sudre, J., Vignaud, P., 1997. Tchad: un nouveau site à Hominidés Pliocène. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences IIa* 324, 341-345.
- Brunet, M., Guy, F., Pilbeam, D., Lieberman, D. E., Likius, A., Mackaye, H. T., Léon, M. S. Ponce de, Zollikofer, C. P. E., Vignaud, P., 2005. New material of the earliest hominid from the Upper Miocene of Chad. *Nature* 434, 752 - 755.
- Brunet, M., Guy, F., Pilbeam, D., Mackaye, H. T., Likius, A., Ahounta, D., Beauvilain, A., Blondel, C., Bocherensk, H., Boisserie, J.-R., Bonis, L. de, Y. Coppens, Dejax, J., Denys, C., Düringer, P., Eisenmann, V., Fanone, G., Fronty, P., Geraads, D., Lehmann, T., Lihoreau, F., Louchart, A., Mahamat, A., Merceron, G., Mouchelin, G., Otero, O., Pelaez-Campomanes, P., Leon, M. Ponce De, Rage, J.-C., Sapanetk, M., Schuster, M., Sudre, J., Tassy, P., Valentin, X., Vignaud, P., Viriot, L., Zazzo, A., Zollikofer, C., 2002. A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature* 418, 145 - 151.
- Brunet, Michel, M.P.F.T., 2000. Chad, discovery of a vertebrate fauna close to the mio-pliocene boundary. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20, 205 - 209.
- Bryson, C. T., Carter, R., 2008. The Significance of Cyperaceae As Weeds, in: Robert F. C. Naczi, Bruce A. Ford (Eds.), *Sedges: Uses, Diversity, and Systematics of the Cyperaceae*. Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden.
- Cerling, T. E., Harris, J. M., MacFadden, B. J., Leakey, M. G., Quade, J., Eisenmann, V., Ehleringer, J. R., 1997. Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary. *Nature* 389, 153-158.
- Cerling, T. E., Levin, N. E., Quade, J., Wynn, J. G., Fox, D. L., Kingston, J. D., Klein, R. G., Brown, F. H., 2010. Comment on the Paleoenvironment of *Ardipithecus ramidus*. *Science* 328.

- Cerling, T.E., 1992. Development of grasslands and savannas in East Africa during the Neogene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 97, 241 - 247.
- César, J., Lebrun, J.-P., 2003. Flore du Tchad. N'Djaména: Laboratoire de Recherches Vétérinaires et Zootechniques de Farcha.
- Chamley, H., 1989. Clay sedimentology. Berlin: Springer-Verlag, 623 p.
- Clayton, W. D., Harman, K. T., Williamson, H., 2006. GrassBase - The Online world of grass flora. Available at: <http://www.kew.org/data/grasses-db.html> (accessed on March 2012).
- Cocquyt, C., 1998. Diatoms from the Northern Basin of Lake Tanganyika, in: J. Cramer (Ed.), *Bibliotheca Diatomologica*, Band 39. Berlin, Stuttgart: Gebrüder Borntraeger.
- Coppens, Y., Koeniguer, J. C., 1976. Sur les flores ligneuses disparues Plio-Quaternaires du Tchad et du Niger. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 265, 1282-1285.
- Dart, R. A., 1925. *Australopithecus africanus*, the man-ape of South Africa. *Nature* 115, 195-199.
- deMenocal, Peter B., 2004. African climate change and faunal evolution during the Pliocene-Pleistocene. *Earth and Planetary Science* 220, 3 - 24.
- Diester-Haass, L., Sehrader, H. T., Thiede, T., 1973. Sedimentological and paleoclimatological investigations of two pelagic ooze cores off Cape Barbas, North-West Africa. 'Meteor' *Forschungs-Ergeb. Reihe C* 16, 19-66.
- Duggen, S., Hoernle, K., van den Bogaard, P., Rüpke, L., Morgan, J. P., 2003. Deep roots of the Messinian salinity crisis. *Nature* 422, 602-606.
- Duringer, P., Schuster, M., Genise, J. F., Likius, A., Mackaye, H. T., Vignaud, P., Brunet, M., 2006. The first fossil fungus gardens of Isoptera: oldest evidence of symbiotic termite fungiculture (Miocene, Chad basin). *Naturwissenschaften* 93, 610-615.
- Ehleringer, J. R., Cerling, T. E., Helliker, B. R., 1997. C4 photosynthesis, atmospheric CO₂, and climate. *Oecologia* 112, 285-299.
- Eichhorn, B., Neumann, K., Garnier, A., 2010. Seed phytoliths in West African Commelinaceae and their potential for palaeoecological studies. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 298, 300-310.
- Ellis, R. P., 1979. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. II. The epidermis as seen in surface view. *Bothalia* 12, 641 - 671.
- Esau, K., 1965. Plant anatomy, in: John Wiley and Sons (Ed.). New York, 767 pp.
- Fahmy, A. G., 2008. Diversity of lobate phytoliths in grass leaves from the Sahel region, West tropical Africa: Tribe Paniceae. *Journal of Plant Systematics and Evolution* 270, 1-23.
- Fahn, A., Cutler, D. F., 1992. Xerophytes, *Handbuch der Pflanzenanatomie* (band XIII, teil 3). Berlin, Stuttgart: Gebrüder Borntraeger.
- Fara, E., Likius, A., Mackaye, H. T., Vignaud, P., Brunet, M., 2005. Pliocene large-mammal assemblages from northern Chad: sampling and ecological structure. *Naturwissenschaften* 92, 537-541.

- Fauquette, S., Suc, J. -P., Bertini, A., Popescu, S. -M., Warny, S., Bachiri-Taoufiq, N. B., Perez-Villa, M. -J., Chikhi, H., Feddi, N., Subally, D., Clauzon, G., Ferrier, J., 2006. How much did climate force the Messinian salinity crisis? Quantified climatic conditions from pollen records in the Mediterranean region. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 238, 281-301.
- Finne, M., Norstrom, E., Risberg, J., Scott, L., 2010. Siliceous microfossils as late-Quaternary paleo-environmental indicators at Braamhoek wetland, South Africa. *Holocene* 20, 747-760.
- Fontes, J. C., Maglione, G., Roche, M. A., 1970. Eléments d'hydrologie isotopique dans le bassin du lac Tchad, in: International Atomic Energy Agency (Ed.), *In Peaceful uses of atomic energy in Africa*. Vienne, pp. 209-219.
- Fotius, G., Lemoalle, J., 1976. Reconnaissance de l'évolution de la végétation du Lac Tchad entre janvier 1974 et juin 1976. N'Djaména: Office de la recherche scientifique et technique outre-mer.
- Fourtanier, E., Gasse, F., 1988. Premiers jalons d'une biostratigraphie et évolution des diatomées lacustres d'Afrique depuis 11 Ma. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 306, Série II, 1401-1408.
- Fredlund, G. G., Tieszen, L. T., 1994. Modern Phytolith Assemblages from the North American Great Plains. *Journal of Biogeography* 21, 321-335.
- Gallego, L., Distel, R. A., 2004. Phytolith Assemblages in Grasses Native to Central Argentina. *Annals of Botany* 94, 1-10.
- Gasse, F., 1986. East African diatoms, taxonomy, exological distribution, in: J. Cramer (Ed.), *Bibliotheca Diatomologica, Band II*. Berlin, Stuttgart: Gebrüder Borntraeger.
- Gaston, A., 1996. Agropastoralisme, in: Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique, Elevage et Médecine Vétérinaire Tropicale (Eds.), *Atlas d'Elevage du Bassin du Lac Tchad*. Wageningen: Centre Technique de Coopération Agricole et Rurale, pp. 39-55.
- Gaston, A., Dulieu, D., 1976. Pâturages naturels du Tchad. Maison Alfort: Département d'Elevage et Médecine Vétérinaire des Pays Tropicaux.
- Geraads, D., Brunet, M., Mackaye, H. T., Vignaud, P., 2001. Pliocene Bovidae (Mammalia) from the Koro Toro Australopithecine sites, Chad. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21, 335 - 346.
- Ghosh, R., Naskar, M., Bera, S., 2011. Phytolith assemblages of grasses from the Sunderbans, India and their implications for the reconstruction of deltaic environments. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 311, 93-102.
- Gils, H. A. M. J. van, Wijngaarden, W. van, 1984. Vegetation structure in reconnaissance and semi-detailed surveys. *ITC Journal* 3.
- Griffiths, J. F., 1972. General introduction, in: J. F. Griffiths (Ed.), *Climates of Africa*. Amsterdam: Elsevier, 604 p.

- Grigore, M. -N., Toma, C., Boscaiu, M., 2010. Ecological implications of bulliform cells on halophytes, in salt and water stress natural conditions. *Scientific Annals of Alexandru Ioan Cuza University of Iasi. New Series, Section 2. Vegetal Biology* 56, 5-15.
- Haile-Selassie, Y., 2001. Late Miocene hominids from the Middle Awash, Ethiopia. *Nature* 412, 178 - 181.
- Haile-Selassie, Y., Woldegabriel, G., White, T. D., Bernor, R. L., Degusta, D., Renne, P. R., Hart, W. K., Vrba, E., Stanley, A., Howell, F. C., 2004. Mio-Pliocene mammals from the Middle Awash, Ethiopia. *Geobios* 37, 536 - 552.
- Hansen, M. C., DeFries, R. S., Townshend, J. R. G., Carroll, M., Dimiceli, C., Sohlberg, R. A., 2003. Global Percent Tree Cover at a Spatial Resolution of 500 Meters: First Results of the MODIS Vegetation Continuous Fields Algorithm. *Earth Interactions* 7, 1 - 15.
- Hodson, M. J., White, P. J., Mead, A., Broadley, M. R., 2005. Phylogenetic variation in silicon composition of plants. *Annals of Botany* 96, 1027 - 1046.
- Honaine, M. F., Zucol, A. F., Osterrieth, M. L., 2006. Phytolith Assemblages and Systematic Associations in Grassland Species of the South-Eastern Pampean Plains, Argentina. *Annals of Botany* 98, 1155 - 1165.
- Jacobs, B. F., Deino, A. L., 1989. An extinct species of *Pollia* Thunberg (Commelinaceae) from the Miocene Ngorora Formation, Kenya. *Review of Palaeobotany and Palynology* 59, 67-76.
- Jacobs, B. F., Deino, A. L., 1996. Test of climate-leaf physiognomy regression models, their application to two Miocene floras from Kenya, and $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ dating of the Late Miocene Kapturo site. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 123, 259-271.
- Jacobs, B. F., Kabuye, C. H. S., 1987. A middle Miocene (12.2 my old) forest in the East African Rift Valley, Kenya. *Journal of Human Evolution* 16, 147-155.
- Jacobs, B. F., Winkler, D. A., 1992. Taphonomy of a middle Miocene autochthonous forest assemblage, Ngorora Formation, Central Kenya. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 99, 31-40.
- Jacques, L., 2007. Les préférences écologiques (paléorégimes alimentaires, paléohabitats) des grands mammifères herbivores des sites à hominidés du miocène supérieur du Nord Tchad. Reconstitution au moyen de l'analyse isotopique en carbone et oxygène du carbonate de l'émail dentaire, PhD Thesis, Université de Poitiers.
- Johanson, D. C., White, T. D., Coppens, Y., 1978. A new species of the genus *Australopithecus* (Primates: Hominidae) from the Pliocene of eastern Africa. *Kirtlandia* 28, 1-14.
- Jones, M. B., 1988. Photosynthetic responses of C3 and C4 wetland species in a tropical swamp. *Journal of Ecology* 76, 253-262.
- Jones, M. B., Hannon, G. E., Coffey, M. D., 1981. C4 photosynthesis in *Cyperus longus* L., a species occurring in temperate climates. *Plant, Cell & Environment* 4, 161-168.

- K. Fægri, K. Iversen, J., 1989. Textbook of pollen analysis, fourth edition, in: K. Fægri, P. E. Kaland, K. Krzywinski. (Eds.). Chichester: John Wiley & Sons, 328 pp.
- Kellogg, E. A., 2001. Evolutionary History of the Grasses. *Plant Physiology* 125, 1198 - 1205.
- Kingston, J. D., 2007. Shifting Adaptive Landscapes: Progress and Challenges in Reconstructing Early Hominid Environments. *Yearbook of physical anthropology* 50, 20 - 58.
- Kondo, R., Childs, C., Atkinson, I., 1994. Opal phytoliths of New Zealand. Lincoln: Manaaki Whenua Press, 85 pp.
- Kusnir, I., Moutaye, H. A., 1997. Ressources minérales du Tchad: une revue. *Journal of African Earth Sciences* 24, 549-562.
- Leakey, M. G., Felbel, C. S., McDougall, I., Walker, A., 1995. New four-million-year-old hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya. *Nature* 376, 565-571.
- Lebart, L., Morineau, A., Piron, M., 2000. *Statistique Exploratoire Multidimensionnelle*, Dunod ed, 181-184.
- Lebatard, A.-E., Bourlès, D. L., Braucher, R., Arnold, M., Durringer, P., Jolivet, M., Moussa, A., Deschamps, P., Roquin, C., Carcaillet, J., Schuster, M., Lihoreau, F., Likius, A., Mackaye, H. T., Vignaud, P., Brunet, M., 2010. Application of the authigenic $^{10}\text{Be}/^9\text{Be}$ dating method to continental sediments: Reconstruction of the Mio-Pleistocene sedimentary sequence in the early hominid fossiliferous areas of the northern Chad Basin. *Earth and Planetary Science Letters* 297, 57-70.
- Lebatard, A.-E., Bourlès, D. L., Durringer, P., Jolivet, M., Braucher, R., Carcaillet, J., Schuster, M., Arnaud, N., Monié, P., Lihoreau, F., Likius, A., Mackaye, H. T., Vignaud, P., Brunet, M., 2008. Cosmogenic nuclide dating of *Sahelanthropus tchadensis* and *Australopithecus bahrelghazali*: Mio-Pliocene hominids from Chad. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105, 3226-3231.
- Leblanc, M., Favreau, G., Maley, J., Nazoumou, Y., Leduc, C., Stagnitti, F., van Oevelen, P. J., Delclaux, F., Lemoalle, J., 2006. Reconstruction of Megalake Chad using Shuttle Radar Topographic Mission data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 239, 16–27.
- Leblanc, M., Lemoalle, J., Bader, J. C., Tweed, S., Mofor, L., 2011. Thermal remote sensing of water under flooded vegetation: New observations of inundation patterns for the ‘Small’ Lake Chad. *Journal of Hydrology* 404, 87-98.
- Lebrun, J. -P., Stork, A. L., 2008a. Tropical African Flowering Plants, Ecology and distribution, Vol.3 - Mimosaceae - Fabaceae (incl. *Derris*), in: Conservatoire et Jardins botaniques de Genève (Ed.). Genève, 325 p.
- Lebrun, J. -P., Stork, A. L., 2008b. Tropical African Flowering Plants, Ecology and distribution, Vol.4 - Fabaceae (*Desmodium-Zornia*), in: Conservatoire et Jardins botaniques de Genève (Ed.). Genève, 291 p.

- LeFur, S., Fara, E., Mackaye, H. T., Vignaud, P., Brunet, M., 2009. The mammal assemblage of the hominid site TM266 (Late Miocene, Chad Basin): ecological structure and paleoenvironmental implications. *Naturwissenschaften* 96, 565-574.
- Lemoalle, J., Hourtal, D., 1996. Eaux de surface, in: Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique, Elevage et Médecine Vétérinaire Tropicale (Eds.), Atlas d'Elevage du Bassin du Lac Tchad. Wageningen: Centre Technique de Coopération Agricole et Rurale, pp. 23-28.
- Leroy, S. A. G., Dupont, L. M., 1996. Marine palynology of the ODP site 658 (N-W Africa) and its contribution to the stratigraphy of the Late Pliocene. *Geobios* 30, 351-359.
- Leroy, S., Dupont, L., 1994. Development of vegetation and continental aridity in northwestern Africa during the Late Pliocene: the pollen record of ODP Site 658. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 109, 295-316.
- Letouzey, R., 1968. Etude phytogéographique du Cameroun, in: Paul Lechevalier (Ed.), *Encyclopedia biologica* n°69. Paris, 511.
- Lézine, A.-M., Watrin, J., Vincens, A., Hély, C., 2009. Are modern pollen data representative of west African vegetation? *Review of Palaeobotany and Palynology* 156, 265-276.
- Livingstone, D. A., Clayton, W. D., 1980. An altitudinal cline in tropical African grass floras and its paleoecological significance. *Quaternary Research* 13, 392-402.
- Louchart, A., Mourer-Chauviré, C., Vignaud, P., Mackaye, H. T., Brunet, M., 2005a. A finfoot from the Late Miocene of Toros Menalla (Chad, Africa): Palaeobiogeographical and palaeoecological implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 222, 1-9.
- Louchart, A., Vignaud, P., Likius, A., Mackaye, H. T., Brunet, M., 2005b. A new swan (Aves: Anatidae) in Africa, from the latest Miocene of Chad and Libya. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25, 384-392.
- Louis, P., 1970. Contribution géophysique à la connaissance géologique du bassin du Lac Tchad. Paris: Office de la recherche scientifique et technique outre-mer.
- Lu, H., Liu, K., 2003a. Phytoliths of common grasses in the coastal environments of southeastern USA. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 58, 587 - 600.
- Lu, H. Y., Liu, K. B., 2003b. Morphological variations of lobate phytoliths from grasses in China and the south-eastern United States. *Diversity and Distributions* 9, 73 - 87.
- Madella, M., Alexandre, A., Ball, T., 2005. International Code for Phytolith Nomenclature 1.0. *Annals of Botany* 96, 253-260.
- Maley, J., 1972. La sédimentation pollinique actuelle dans la zone du lac Tchad (Afrique Centrale). *Pollen et Spores* 14, 263-307.
- Mauseth, J. D., 2008. Plant anatomy, in: A. Crowley, R. Williams, L. Faust, L. Kenney (Eds.). Caldwell: Blackburn Press, 576 pp.

- Mercader, J., Astudillo, F., Barkworth, M., Bennett, T., Esselmont, C., Kinyanjui, R., Grossman, D. L., Simpson, S., Walde, D., 2010. Poaceae phytoliths from the Niassa Rift, Mozambique. *Journal of Archaeological Science*, 1953-1967.
- Mercader, J., Bennett, T., Esselmont, C., Simpson, S., Walde, D., 2009. Phytoliths in woody plants from the Miombo woodlands of Mozambique. *Annals of Botany* 104, 91-113.
- Mercader, J., Bennett, T., Esselmont, C., Simpson, S., Walde, D., 2011. Soil phytoliths from miombo woodlands in Mozambique. *Quaternary Research*.
- Metcalf, C. R., 1960. Anatomy of the monocotyledons, in: C. R. Metcalf (Ed.), *Anatomy of the monocotyledons*. Oxford: Clarendon Press, 731 pp.
- Morley, R. G., 2000. *Geological evolution of the tropical rain forests*. London: John Wiley and Sons.
- Morley, R. J., Richards, K., 1993. Gramineae cuticle: a key indicator of Late Cenozoic climatic change in the Niger Delta. *Review of Palaeobotany and Palynology* 77, 119-127.
- Motoruma, H., Fujii, T., Suzuki, M., 2006. Silica Deposition in Abaxial Epidermis before the Opening of Leaf Blades of *Pleioblastus chino* (Poaceae, Bambusoideae). *Annals of Botany* 97, 513 - 519.
- Moullia, B., 1994. The biomechanics of leaf rolling. *Biomimetics* 2, 267-281.
- Moussa, A., 2010. Les séries sédimentaires fluviatiles, lacustres et éoliennes du bassin du Tchad depuis le Miocène terminal, Ph-D thesis, Université de Strasbourg, 250 p.
- Mulholland, S. C., 1989. Phytolith shape frequencies in North Dakota grasses: a comparison to general patterns. *Journal of Archaeological Science* 16, 489-511.
- Mulholland, S. C., Rapp, G., 1992. A morphological classification of grass silica-bodies, in: G. Rapp, S. C. Mulholland (Eds.), *Phytolith systematics*. New York: Plenum, 65 - 89.
- Neumann, K., Fahmy, A., Lespez, L., Ballouche, A., Huysecom, E., 2009. The early holocene palaeoenvironment of Ounjougou (Mali): Phytoliths in a multiproxy context. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 276, 87-106.
- New, M., Lister, D., Hulme, M., Makin, I., 2002. A high-resolution data set of surface climate over global land areas. *Climate research* 21 1–25.
- Nicholson, S. E., Some, B., Kone, B., 1999. An analysis of recent rainfall conditions in West Africa, including the rainy seasons of the 1997 El Niño and the 1998 La Niña years. *Journal of Climate* 13, 2628-2640.
- Novello, A., Barboni, D., Berti-Equille, L., Mazur, J. -C., Poilecot, P., Vignaud, P., 2012. Phytolith signal of aquatic plants and soils in Chad, Central Africa. *Review of Palaeobotany and Palynology* 178, 43-58.
- Olivry, J.-C., Chouret, A., Vuitlaume, G., Lemoalle, J., Bricquet, J.-P., 1996. *Hydrologie du lac Tchad*. Paris: Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération.

- Ollendorf, A. L., 1992. Toward a classification scheme of sedge (Cyperaceae) phytoliths, in: G. Rapp Jr., S. C. Mulholland (Eds.), *Phytolith Systematics*. New York: Plenum Press.
- Ollendorf, A. L., Mulholland, S. C., Jr., G. Rapp, 1988. Phytolith analysis as a means of plant identification: *Arundo donax* and *Phragmites communis*. *Annals of Botany* 61, 209-214.
- Ollendorf, A. L., Mulholland, S. C., Rapp, G. Jr., 1987. Phytolith from Israeli sedges. *Israel Journal of Botany* 36, 125 - 132.
- Otero, O., Lécuyer, C., Fourel, F., Martineau, F., Mackaye, H. T., Vignaud, P., Brunet, M., 2011. Freshwater fish $\delta^{18}\text{O}$ indicates a Messinian change of the precipitation regime in Central Africa. *Geology* 39, 435-438.
- Otero, O., Pinton, A., Mackaye, H. T., Likius, A., Vignaud, P., Brunet, M., 2010a. The early/late Pliocene ichthyofauna from Koro-Toro, Eastern Djurab, Chad. *Geobios* 43, 241-251.
- Otero, O., Pinton, A., Mackaye, H. T., Likius, A., Vignaud, P., Brunet, M., 2010b. The fish assemblage associated with the Lare Miocene Chadian hominid (Toros-Menalla, Western Djurab) and its palaeoenvironmental significance. *Palaeontographica, Abt. a: Palaeozoology, Stratigraphy* 292, 21-51.
- Palmer, P. G., Gerbeth-Jones, S., Hutchison, S., 1985. A scanning electron microscope survey of the epidermis of East African grasses, III. Washington: Smithsonian Contributions to Botany, 136 pp.
- Parry, D. W., Smithson, F., 1964. Types of Opaline Silica Depositions in the Leaves of British Grasses. *Annals of Botany* 28, 169 - 185.
- Peigné, S., Bonis, L. de, Likius, A., Mackaye, H. T., Vignaud, P., Brunet, M., 2008. Late Miocene Carnivora from Chad: Lutrinae (Mustelidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 152, 793–846.
- Pickford, M., Senut, B., 2001. The geological and faunal context of Late Miocene hominid remains from Lukeino, Kenya. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 332, 145-152.
- Piperno, D. R., 1988. *Phytolith analysis - An archaeological and geological perspective*. New York: Academic Press (Harcourt Brace Jovanovich), 280 pp.
- Piperno, D. R., 2006. *Phytoliths. A Comprehensive Guide for Archaeologists and Paleoecologists*. Oxford: AltaMira Press (Rowman & Littlefield).
- Piperno, D. R., Pearsall, D. M., 1998. The silica bodies of tropical American grasses: Morphology, taxonomy, and implications for grass systematics and fossil phytolith identification. *Smithsonian Contribution to Botany* 85, 1-40.
- Piperno, Dolores R., 2009. Identifying crop plants with phytoliths (and starch grains) in Central and South America: A review and an update of the evidence. *Quaternary International* 193, 146 - 159.

- Poilecot, P., 1999. Les Poaceae du Niger, in: Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique, Conservatoire et Jardins botaniques de Genève, Union Internationale pour la Conservation de la Nature (Eds.). Genève: Boissiera (vol.56), 766.
- Prasad, V., Strömberg, C. A. E., Leaché, A. D., Samant, B., Patnaik, R., Tang, L., Mohabey, D. M., Ge, S., Sahni, A., 2011. Late Cretaceous origin of the rice tribe provides evidence for early diversification in Poaceae. *Nature Communications* 2, 480.
- Quézel, P., 1965. La végétation du Sahara. Du Tchad à la Mauritanie, in: Gustaf Fisher Verlag (Ed.). Stuttgart: Geobotanica Selecta 2, 333.
- Radomski, K. U., Neumann, K., 2009. Grasses and grinding stones: inflorescence phytoliths from modern West African Poaceae and archaeological stone artefacts, in: Sonja Magnavita (Ed.), Proceedings of the 6th International Workshop on African Archaeobotany. Cairo, Egypt: Africa Magna Verlag.
- Rossouw, L., 2009. The application of fossil grass-phytolith analysis in the reconstruction of late Cenozoic environments in the South African interior, PhD Thesis. Bloemfontein: University of the Free State.
- Rossouw, L., Scott, L., 2011. Phytoliths and Pollen, the Microscopic Plant Remains in Pliocene Volcanic Sediments Around Laetoli, Tanzania, in: Terry Harrison (Ed.), Paleontology and Geology of Laetoli: Human Evolution in Context. New York: Springer, 201 - 215.
- Rovner, I., 1971. Potential of opal phytoliths for use in paleoecological reconstruction. *Quaternary Research* 1, 343 - 359.
- Runge, F., 1999. The opal phytolith inventory of soils in central Africa —quantities, shapes, classification, and spectra. *Review of Palaeobotany and Palynology* 107, 23-53.
- Sage, R. F., 2000. C3 versus C4 photosynthesis in rice: ecophysiological perspectives, in: J.E. Sheehy, P. L. Mitchell, B. Hardy (Eds.), Redesigning Rice photosynthesis to increase yield. Amsterdam: Elsevier.
- Salzmann, U., Williams, M., Haywood, A. M., Johnson, A. L. A., Kender, S., Zalasiewicz, J., 2011. Climate and environment of a Pliocene warm world. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 309, 1-8.
- Sangster, A. G., Parry, D. W., 1969. Some Factors in Relation to Bulliform Cell Silicification in the Grass Leaf. *Annals of Botany* 33, 315 - 323.
- Schmidt, M., Thiombiano, A., Zizka, A., König, K., Brunken, U., Zizka, G., 2011. Patterns of plant functional traits in the biogeography of West African grasses (Poaceae). *African Journal of Ecology* 49, 490-500.
- Schneider, J.-L., 1989. Géologie et hydrogéologie de la République du Tchad, PhD Thesis. Avignon: Université des Sciences, 547 p.
- Schuster, M., 2002. Sédimentologie et paléocologie des séries à vertébrés du paléolac Tchad depuis le Miocène supérieur, PhD Thesis. Strasbourg: Université Louis-Pasteur, 152 p.

- Schuster, M., Düringer, P., Ghienne, J.-F., Roquin, C., Sepulchre, P., Moussa, A., Lebatard, A., Mackaye, H. T., Likius, A., Vignaud, P., Brunet, M., 2009. Chad Basin: Palaeoenvironments of the Sahara since the Late Miocene. *Comptes Rendus Geoscience* 341, 603 - 611.
- Schuster, M., Düringer, P., Ghienne, J. -F., Vignaud, P., Beauvilain, A., Mackaye, H. T., Brunet, M., 2003. Coastal conglomerates around the Hadjer el Khamis inselbergs (western Chad, central Africa): new evidence for Lake Mega-Chad episodes. *Earth Surface Processes and Landforms* 28, 1059–1069.
- Schuster, M., Roquin, C., Düringer, P., Brunet, M., Fontugne, M., Mackaye, H. T., Vignaud, P., Ghienne, J. -F., 2005. Highlighting Holocene Lake Mega-Chad palaeoshorelines from space. *Quaternary Science Reviews* 24, 1821–1827.
- Schwartz, D., Mariotti, A., 1996. Le delta¹³C des principales graminées et cypéracées du Congo, conséquences pour les études isotopiques des savanes et forêts d'Afrique centrale, Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux. Paris: Centre National de la Recherche Scientifique, Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer, pp. 89-92.
- Scurfield, G., Anderson, A., Segnit, E. R., 1974. Silica in Woody Stems. *Anatomical Journal of Botany* 22, 211 - 229.
- Senut, B., Pickford, M., Gommery, D., Mein, P., Cheboi, K., Coppens, Y., 2001. First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 332, 137 - 144.
- Servant, M., 1973. Séquences continentales et variations climatiques : Evolution du bassin du Tchad au Cénozoïque supérieur. Paris: Office de la recherche scientifique et technique outre-mer, 159 p.
- Strömberg, C. A. E., 2003. The origin and spread of grass-dominated ecosystems during the Tertiary of North America and how it relates to the evolution of hypsodonty in equids, PhD Thesis, Integrative Biology. Berkeley: University of California, 779 p. .
- Strömberg, C. A. E., 2004. Using phytolith assemblages to reconstruct the origin and spread of grass-dominated habitats in the great plains of North America during the late Eocene to early Miocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 207, 239 - 275.
- Strömberg, C. A. E., 2011. Evolution of grasses and grassland ecosystems. *Annual Review of Earth Planetary Sciences* 39, 517-544.
- Strömberg, C. A. E., Werdelin, L., Friis, E. M., Saraç, G., 2007. The spread of grass-dominated habitats in Turkey and surrounding areas during the Cenozoic: Phytolith evidence. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 250, 18 - 49.
- Thorn, V. C., 2004. An annotated bibliography of phytolith analysis and atlas of selected new Zealand subantarctic and subalpine phytoliths *Antarctic Data Series* 29, 1 - 67.

- Tieszen, L. L., Senyimba, M. M., Imbamba, S. K., 1979. The distribution of C3 and C4 grasses and carbon isotope discrimination along an altitudinal and moisture gradient in Kenya. *Oecologia* 37, 337-350.
- Trochain, J. -L., 1980. *Ecologie de la zone intertropicale non désertique*. Toulouse: Université Paul Sabatier.
- Twiss, P. C., 1992. Predicted world distribution of C3 and C4 grass phytoliths, in: S. C. Mulholland (Ed.), *Phytoliths Systematics Emerging Issues*. Advance Archaeological Museum Science, 113-128.
- Twiss, P. C., Suess, E., Smith, R. M., 1969. Morphology classification of grass phytoliths. *Soil Science Society of America* 33, 109-115.
- UNEP, United Nations Environment Programme, 2004. Lake Chad basin, Global International Waters Assessment.
- Vignaud, P., Durringer, P., Mackaye, H. T., Likies, A., Blondel, C., Boissier, J.-R., Bonis, L. de, Eisenmann, V., Etienne, M.-E., Geraads, Denis, Guy, F., Lehmann, T., Lihoreau, F., Lopez-Martinez, N., Mourer-Chauviré, C., Otero, O., Rage, J.-C., Schuster, M., Viriot, L., Zazzo, A., Brunet, M., 2002. Geology and Palaeontology of the Upper Miocene Toros-Menalla hominid locality, Djurab Desert, Northern Chad. *Nature* 418, 152-155.
- Vincens, A., Bremond, L., Brewer, S., Buchet, G., Dussouillez, P., 2006. Modern pollen-based biome reconstructions in East Africa expanded to southern Tanzania. *Review of Palaeobotany and Palynology* 140, 187–212.
- Wallis, L., 2003. An overview of leaf phytolith production patterns in selected northwest Australian flora. *Review of Palaeobotany and Palynology* 125, 201 - 248.
- Watson, L., Dallwitz, M. J., 1992. *GrassBase - The Grass Genera of the World: descriptions, Illustrations, Identification, and Information Retrieval; Including Synonyms, Morphology, Anatomy, Physiology, Phytochemistry, Cytology, Classification, Pathogens, World and Local Distribution, and References*. Available at: <http://delta-intkey.com/grass/> (accessed on January 2012).
- White, F., 1983. *The Vegetation Map of Africa, Recherches sur les ressources naturelles*. Paris: Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer, United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization, 384.
- White, T. D., Ambrose, S. H., Suwa, G., WoldeGabriel, G., 2010. Response to Comment on the Paleoenvironment of *Ardipithecus ramidus*. *Science* 328.
- White, T. D., Suwa, G., Asfaw, B., 1994. *Australopithecus ramidus*, a new species of hominid from Aramis, Ethiopia. *Nature* 371, 306-312.
- WoldeGabriel, G., Ambrose, S. H., Barboni, D., Bonnefille, R., Bremond, L., Currie, B., DeGusta, D., Hart, W. K., Murray, A. M., Renne, P. R., Jolly-Saad, M. C., Stewart, K. M., White, T. D.,

2009. The geological, isotopic, botanical, invertebrate, and lower vertebrate surroundings of *Ardipithecus ramidus*. *Science* 326, 65e61-65.
- WoldeGabriel, G., Halle-Selassie, Y., Rennet, P. R., Hart, W. K., Ambrose, S. H., Asfaw, D., Heiken, G., White, T., 2001. Geology and palaeontology of the late Miocene Middle Awash valley, Afar rift, Ethiopia. *Nature* 412, 175-177.
- Yemane, K., Robert, C., Bonnefille, R., 1987. Pollen and clay mineral assemblages of a Late Miocene lacustrine sequence from the Northwestern Ethiopian highlands. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 60, 123 - 141.
- Yost, C. L., Blinnikov, M. S., 2011. Locally diagnostic phytoliths of wild rice (*Zizania palustris* L.) from Minnesota, USA: comparison to other wetland grasses and usefulness for archaeobotany and paleoecological reconstructions. *Journal of Archaeological Science* 38, 1977-1991.
- Zazzo, A., Bocherens, H., Brunet, M., Beauvilain, A., Billiou, D., Mackaye, H. T., Vignaud, P., Mariotti, A., 2000. Herbivore paleodiet and paleoenvironmental changes in Chad during the Pliocene using stable isotope ratios of tooth enamel carbonate. *Paleobiology* 26, 294-309.

ANNEXES

Phytolith types	Grass species	Ro1	Ro2	Ro3	Ro4	Ro5	Ro6	Ro7	Ro8	Tr1	Bi1	Bi2	Bi3	Bi4	Bi5	Bi6	Bi7	Bi8	Bi9	Bi10	Bi11	Bi12	Bi13	Bi14	Bi15	Cr1	Cr2	Cr3	Cr4	Cr5	Cr6	Cr7				
	<i>Acrachne racemosa</i>																																			
	<i>Acroceras amplexens</i>	1																																		
	<i>Alloteropsis paniculata</i>																																			
	<i>Anadelphia afziliania</i>																																			
	<i>Andropogon chinensis</i>		21																																	
	<i>Andropogon fastigiatus</i>		27																																	
	<i>Andropogon gayanus var. bisquamulatus</i>																																			
	<i>Andropogon gayanus var. gayanus</i>		7																																	
	<i>Andropogon gayanus var. polycladus</i>		1																																	
	<i>Andropogon gayanus var. tridentatus</i>			1																																
	<i>Andropogon pseudapricus</i>			61																																
	<i>Andropogon tectorum</i>			1																																
	<i>Antephora nigriflora</i>																																			
	<i>Aristida adscensionis</i>																																			
	<i>Aristida funiculata</i>			1																																
	<i>Aristida mutabilis</i>																																			
	<i>Aristida siebierana</i>																																			
	<i>Aristida stipoides</i>																																			
	<i>Bracharia deflexa</i>																																			
	<i>Bracharia orthostachys</i>																																			
	<i>Brachiaria ramosa</i>																																			
	<i>Brachiaria xantholeuca</i>																																			
	<i>Cenchrus biflorus</i>																																			
	<i>Chloris lamproparia</i>																																			
	<i>Chloris pilosa</i>																																			
	<i>Coelorachis afreurita</i>																																			
	<i>Ctenium elegans</i>																																			
	<i>Ctenium newtonii</i>																																			
	<i>Cymbopogon giganteus</i>																																			
	<i>Cymbopogon shoenanthus var. proximus</i>																																			
	<i>Cymbopogon shoenanthus var. shoenanthus</i>																																			
	<i>Cynodon dactylon</i>																																			
	<i>Dactyloctenium aegyptium</i>																																			
	<i>Digitaria ciliaris</i>																																			
	<i>Digitaria gayana</i>																																			
	<i>Diheteropogon amplexens</i>																																			
	<i>Echinochloa obtusiflora</i>																																			

Appendix I

Phytolith types	Grass species	Ro1	Ro2	Ro3	Ro4	Ro5	Ro6	Ro7	Ro8	Tral	Bi1	Bi2	Bi3	Bi4	Bi5	Bi6	Bi7	Bi8	Bi9	Bi10	Bi11	Bi12	Bi13	Bi14	Bi15	Ct1	Ct2	Ct3	Ct4	Ct5	Ct6	Ct7			
	<i>Echinochloa stagnina</i>	10																																	
	<i>Elytrophorus spicatus</i>																																		
	<i>Enneapogon desvauxii</i>																																		
	<i>Enteropogon prieurii</i>																																		
	<i>Eragrostis atrovirens</i>	200																																	
	<i>Eragrostis barteri</i>	115	1							2																									
	<i>Eragrostis gangetica</i>	133	2							8																									
	<i>Eragrostis pilosa</i>									1																									
	<i>Eragrostis squamata</i>																																		
	<i>Eragrostis tremula</i>	155																																	
	<i>Hemathria altissima</i>																																		
	<i>Hyparrhenia bagirmica</i>	5																																	
	<i>Hyparrhenia barteri</i>									49																									
	<i>Hyparrhenia rufa</i>									31																									
	<i>Hyparrhenia subplumosa</i>									28																									
	<i>Hyperthelia dissoluta</i>																																		
	<i>Imperata cylindrica</i>																																		
	<i>Leersia hexandra</i>	4																																	
	<i>Leptochloa fuca</i>	12																																	
	<i>Loudetia annua</i>	2								56																									
	<i>Loudetia simplex</i>									6																									
	<i>Loudetia togoensis</i>	3																																	
	<i>Louisellia fluetens</i>	11																																	
	<i>Oryza barthii</i>	6								2																									
	<i>Oryza brachyantha</i>									1																									
	<i>Oryza longistaminata</i>	2																																	
	<i>Panicum anabaptistum</i>																																		
	<i>Panicum fluvicola</i>	16																																	
	<i>Panicum laetum</i>																																		
	<i>Panicum subalpinum</i>																																		
	<i>Panicum turgidum</i>																																		
	<i>Parahyparrhenia annua</i>	1																																	
	<i>Paspalum scrobiculatum</i>																																		
	<i>Pennisetum pedicellatum</i>																																		
	<i>Pennisetum ramosum</i>																																		
	<i>Pennisetum violaceum</i>																																		
	<i>Phacelurus gabonensis</i>																																		

Appendix I

Grass species	Phytolith types										
<i>Phragmites australis</i>	Ro1										
<i>Rhynchachne rottboellioides</i>	Ro2	41									
<i>Rottboellia cochinchinensis</i>	Ro3										
<i>Sacciolepis africana</i>	Ro4										
<i>Schizachyrium exile</i>	Ro5	25									
<i>Schizachyrium sanguineum</i>	Ro6		12								
<i>Schoenefeldia gracilis</i>	Ro7										
<i>Sehima ischaemoides</i>	Ro8										
<i>Setaria longestia</i>	Tra1										
<i>Setaria sphacelata</i>	Bi1		68	16		62		15			
<i>Sorghastrum stipoides</i>	Bi2		2	5	6			49			
<i>Sorghum arundinaceum</i>	Bi3			1	4	40		12			
<i>Sorghum purpureo-sericeum</i>	Bi4							43	1	11	
<i>Sporobulus cordofanus</i>	Bi5					19		18	21		
<i>Sporobulus helvolus</i>	Bi6										4
<i>Sporobulus pectinellus</i>	Bi7		23	32		57		37	30	1	23.5
<i>Sporobulus spicatus</i>	Bi8		1	46		3		52	1	1	20.5
<i>Stipagrostis uniplumis</i>	Bi9							1		1	
<i>Thelepogon elegans</i>	Bi10										
<i>Tragus berteronianus</i>	Bi11		34					7			4
<i>Tripogon minimus</i>	Bi12		21						51	63	5
<i>Vetiveria nigriflora</i>	Bi13							2			
<i>Vossia cuspidata</i>	Bi14		52	17	15			3	15		3
	Bi15							24	23		
	Cr1									11	
	Cr2		10	13	1						1
	Cr3								1		
	Cr4								1		5
	Cr5										20
	Cr6		19	12					23		1
	Cr7				1						
								17	8		4
											2
											3
											50
											76
											9

Appendix I

Grass species	<i>Phragmites australis</i>	<i>Rhynchospora rostrata</i>	<i>Rottboellia cochinchinensis</i>	<i>Sacciolepis africana</i>	<i>Schizachyrium exile</i>	<i>Schizachyrium sanguineum</i>	<i>Schoenefeldia gracilis</i>	<i>Setaria ischaemoides</i>	<i>Setaria longistia</i>	<i>Setaria sphacelata</i>	<i>Sorghastrum stipoides</i>	<i>Sorghum arundinaceum</i>	<i>Sorghum purpureo-sericeum</i>	<i>Sporobolus cordofanus</i>	<i>Sporobolus helvolus</i>	<i>Sporobolus pectinellus</i>	<i>Sporobolus spicatus</i>	<i>Stipagrostis uniplumis</i>	<i>Thelepogon elegans</i>	<i>Tragus berteronianus</i>	<i>Tripogon minimus</i>	<i>Vetiveria nigriflora</i>	<i>Vossia cuspidata</i>
Phytolith types																							
Cr8								1															
Poly1		1	1	107		2			58	1		1	19		1								
Poly2				6					26				1										
Poly3				1																			
Poly4				3																			
S1							132				12			5						137	94		
S2							67													11	28		
S3		2					5				10			4						28	42		
S4	82													3		1							
S5	61	15									71	28	3	37		113				18	1	3	
S6		34									19					39				3			
Aci1		4	1			8		54	1	8			3	1	1		1	9	9		2		
Aci3											2												
Blo2																							
Blo4											5	14		1		1					1		
Blo5			3								1	5	2	1					3		1		9
Blo7													4										
Blo8													2						4				
EI3		10		13		8	5	47	12	26	8	42		3	4	18	4	3				5	6
EI4																							
EI5								3															
Glo5						3				1													
Sto1			1			1					1			1	30				5				
Str1																	3	2					
Trac1															2								
Pla6																							
Pla9						2					1					2		1				1	
Undefined																	1						
Sum	209	205	203	207	Sterile	205	209	247	206	203	209	203	226	210	207	207	220	214	208	209	175	215	116
Sum GSSCs	209	191	198	194		183	204	143	193	168	191	203	156	206	169	201	197	198	184	209	171	209	101

Phytolith types	Grass species	211	212	206	203	204	196	103	205	206	208	206	203	104	32	242	208	206	206	203	203	14	9	170	194	207	196	211	19	208	208	202		
	<i>Andropogon fastigiatus</i>																																	
	<i>Andropogon gayanus</i> var. <i>bisquamulatus</i>																																	
	<i>Andropogon gayanus</i> var. <i>gayanus</i>																																	
	<i>Andropogon gayanus</i> var. <i>polycladus</i>																																	
	<i>Andropogon gayanus</i> var. <i>tridentatus</i>																																	
	<i>Andropogon pseudapricus</i>						1																											
	<i>Antephora nigritana</i>							103	205	206	208	206																						
	<i>Aristida funiculata</i>							18																										
	<i>Aristida mutabilis</i>									38																								
	<i>Aristida siebierana</i>																																	
	<i>Aristida stipoides</i>										11											2												
	<i>Bracharia deflexa</i>																																	
	<i>Brachiaria ramosa</i>																																	
	<i>Brachiaria xantholeuca</i>													203	104	32	242	208	206	206	203		14	9	170	194	207	196	211	19	208	208	202	
	<i>Chloris lamproparia</i>									5				33	32	204	208	51	206	203		1	8	117	179	191	183	208	9	208	118	202		
	<i>Chloris pilosa</i>														*							*												
	<i>Ctenium elegans</i>										38																							
	<i>Ctenium newtonii</i>																																	
	<i>Cymbopogon giganteus</i>										2							119																
	<i>Cymbopogon shoenanthus</i> var. <i>proximus</i>																		41															
	<i>Cymbopogon shoenanthus</i> var. <i>shoenanthus</i>																		9	3														
	<i>Cynodon dactylon</i>																																	
	<i>Dactyloctenium aegyptium</i>																					1												
	<i>Digitaria ciliaris</i>																																	
	<i>Digitaria gayana</i>																						1											
	<i>Diheteropogon amplexans</i>																																	
	<i>Echinochloa obtusiflora</i>																								4									
	<i>Echinochloa pyramidalis</i>																								27									
	<i>Echinochloa stagnina</i>																									6								
	<i>Enneapogon desvauxii</i>																																	
	<i>Eragrostis atrovirens</i>																																	
	<i>Eragrostis barteri</i>																																	
	<i>Eragrostis squamata</i>																																	
	<i>Eragrostis tremula</i>																																	
		Sum	211	212	206	203	204	196	103	205	206	208	206	203	104	32	242	208	206	206	203	14	9	170	194	207	196	211	19	208	208	202		
		Sum	211	212	206	203	204	196	103	205	206	208	206	203	104	32	242	208	206	206	203	14	9	170	194	207	196	211	19	208	208	202		
		GSSCs	211	212	206	203	204	154	103	169	168	198	192	203	33	32	204	208	51	206	203	1	8	117	179	191	183	208	9	208	118	202		
		Acil								2	38				50																			
		Bl06										1						2																
		Bl08					41		18						4	38		119			13		1	53	15	10	13		5	75				
		EJ3													5																			
		EJ4																																
		Gl05																																
		Str2																								6			1					
		Trac1										2			3			2											3					
		Pla6													9																			
		Undefined					1		16		10							32										1						
		Sum	211	212	206	203	204	196	103	205	206	208	206	203	104	32	242	208	206	206	203	14	9	170	194	207	196	211	19	208	208	202		
		Sum	211	212	206	203	204	196	103	205	206	208	206	203	104	32	242	208	206	206	203	14	9	170	194	207	196	211	19	208	208	202		
		GSSCs	211	212	206	203	204	154	103	169	168	198	192	203	33	32	204	208	51	206	203	1	8	117	179	191	183	208	9	208	118	202		

* pseudo-sterile ($N_{phyto} \leq 42$)

Appendix III

Herbaceous indicators

Ligneous indic.

Ubiquist

Details of attribution on Table IV.6

ID samples	54	53	52a	52b	51	B	C1	C2	A3	A4	A1	A2	39a	39b	40	50	48	41	46	44	43	57e	57d	57c	57b	57a	56	58	38	37	36	22	26	28	
Phytolith types																																			
Ro1	20	21	20	48	32	22	18	15	6	1	5	9	3	1	5	36	11	30	1	10	7	17	15	14	15	30	7	8	14	14	11		2	15	
Ro2	6	4	13	5		3	4	4			9	14	1		17		1		2		1	19	3	9	4	5		4	2	1		1			
Ro3							1	1					1									6		1		1									1
Ro4	7			1	2			1					3	1		1	1		3			1		4		4		2	8			2	30		
Ro5	3	7		6	7		3	11	1		1				5	13		1		3	3	7	2	6	4	15	2	3	14	13	2	1	17	1	
Ro6	2	3		14		3	7	2			2	2	2	3	8		2	15		1	1	15	8	15	5	22		7	5	15	12	1	4	2	
Ro7	8	2		2	1	1												2				6	2		1	8									
Ro8	2	1							1					2		1		1		7	6				1		1		4		1		6	12	
Tra1				4		1	1				5	3			1	1	1				2				1			1	1	7	4				
Bi1	2	7	13	31	7	12	17	13	6		4	9	1	5	6	2	4	11	11	19	12	9	10	11	14	24	5	5	10	19	27	5	12	32	
Bi2	3	6	29	2	9	6	20	16	8	1	14	6	2	4	9	5	9	14	11	13	13	3	15	11	16	31		10	16	10	30	1	28	9	
Bi3				2									2							20	2			4			2		1	2			1	14	
Bi4	3	1	3		2						1		1	3	1	6	5					3	4		1			9		3	2		5	3	
Bi5							3						2	4			1	4	1	8			1	2				4	2				2	29	
Bi6		2	4	5											1						2					4									
Bi7	3	2	11	10	5	15	8	18	6		6	7	2	5	18	1	8	2	3	12	12	15	5	14	3	10		15	22	19	14	1	15	36	
Bi8	3	3	10	10	6	3	6	3			2	8	2	6	17	3	4	4	4	8	11	5	6	7	4	12	5	2	5		2	1	12	21	
Bi9		2		2			1		1			1	1		2				2		6	1	1	5		4	1		1	1	5	2	6		
Bi10	1					1	1		1		1	3			1		1					1	2			14			1	1	4			3	
Bi11	7	7	9	5		3	5		10		19	7	1	4	9	4	2		1	4	8	27	10	11	15	26		3	17	11	7		23	14	
Bi12			5	6		9			4			6	2						1		7	25	3	5	10	25		3					7	1	
Bi13																																			1
Bi14			2	18	2		3	3	4		5	1	1				2	5	1	5	15	7	11					3	7	4	3	2	10	16	
Bi15	1				1									2		1	2				2				1	1	1		6	1				2	
Cr1				1										2	2			1	1	1			1	3	1			1	5		2			7	
Cr2				4				1	3						3	2	2	4	1	3	1	3	4	6	3				3	1	3			3	2
Cr3			2	7		8	3	5			5	2		1						7		7	2	1	3	23		1	5				1	3	
Cr4			3	2											1							6	4		3				1	6	2			13	8
Cr5	3		5	1		1	3		1		16	4			3		1	2	1	1	11	6	10	4		9		1	2	1	1	1		1	4
Cr6			7	7	5	8	3	5	1		2	5		1	5			5		1	11	7	2		5	14		2		1	1			3	
Cr7				7											2					1		1	2	1	2	10		1						1	
Cr8														1																					2
Poly1			1	5	1						1	1		1	5			2	6			3			1	3		3	1	1	1	3		2	
Poly2																																		1	
Poly3				1											1			1											2						
Poly4																																			1
S1	7	3	35	5	21	6	13	23	1		2		11	22	57	25	38	74	3	85	40	4	2	5	5	9	5	101	51	46	60	6	31	15	
S2	5	4	13	4		5	6	10			3		6	10	34		21	28	2	36	32		2	4	1	2	2	20	28	18	22	1	16	12	
S3	4	2	21	5	4		9	26			2	1	8	15	41		42	37	6	22	19		1	1	1	2	4	108	23	42	33	2	36	17	
S4						1			3	2	9	8	1		5						7	3	7	9	6	1		2		1					
S5		2	13		11	4	8	18	6		6	4		4	10	7	3	16	2	8	35	1		6	2	9		6	22	29	17	3	36	11	
S6			11	1	1			3						1	1	2						5	2		1	3		3	13	6				20	23

Appendix III



Herbaceous indicators



Ligneous indic.



Ubiquist

Details of attribution on Table IV.6

ID samples	54	53	52a	52b	51	B	C1	C2	A3	A4	A1	A2	39a	39b	40	50	48	41	46	44	43	57e	57d	57c	57b	57a	56	58	38	37	36	22	26	28	
Phytolith types																																			
S7													3														6	3	6				14		
Blo1	14	12	9	4	17					18				2	3	16		2	5	1	5	7	11	8	9		2	1	2	2	6	2		5	
Blo2		4		6	16	15		8			11	14				9				2		14	2	10	6	10									
Blo3	8	3	6										8	28	10		27	8	85		1							2	9	6	4	23	2	4	
Blo4	31	38	17	11	27	33	36	60	38	26	98	47	2	13	9	20		2	64	13	7	11	13	28	31	9	10	3	7	5	2	21	3	4	
Blo5	15	8	10		2	34				5		20	1		1	2	13					13	15	22	36	17	3	2	6	5		1			
Blo6	33	19	8			29	7	11	37	28			3	13		24	8	5	21		1	14	23	11			4	4	10	2	9	12	4	1	
Blo7	5	13	11	14	22		28	69		33			5	18	9		22	8	34	12	7	19		14			12	2	5	13	8	22	1	10	
Blo8			2				1	5	83	1	24	71		1			1					1				3						3			
Blo9		1																					1									6			
Blo10	5	33	10		10								2	10	11	56	12	2	14	3	18							3	2	2	1	26	8		
Blo11																																			
El1		17			40		1	1		1			6	3	2	12	1		2	6				1			10	2	3		1	3	3	1	
El2	54			1	6	5		7				5		4	7		13	21			2	5	30	1			2	2	6	1	2	15	2	2	
El3	69	46	47	76	57	106	90	117	610	47	196	242	17	32	23	21	38	39	28	38	45	95	95	85	131	45	39	33	24	24	29	15	9	29	
El4	4		2	4	6													1		1						1	2				1			1	
El5																													1						
El6	4	10		15	21				16		2		2	3	1	15	2	4	6		1						1				3	6	2	1	
Str1																						1													
Str2				1																			1			3	3								
Sto1				1	1					1				1								2		2	4	3	1		1		3	1		1	
Trac1	1	3	3	1	8								1	2	3		6		1	4	4	1				1	6	2	4	3	3		3		
Glo1	2	1	10	1	1	16	50	31			58	42	108	98	52		41	16		11	8	5	17	8	3	1	1	3		2		116	1	2	
Glo2	4	9	3		11	6	24	43		1		4	128	6	2	96	10		14	5	1	2	1	1	2	3		2	3	5	10	13	13	1	
Glo3	1	1		1	1	24	10	14	3	10	26	58	31	22	3	12		5	3			1	6	1			2			5		18			
Glo4						3		3	3	3	6	3	2	1			1										1								
Glo5			2	2		4	7	6		5	2		2		9	2			6	1			3	6			23	1	2	1	8	4	1	1	
Glo6		5	4	4			7	3	16				10	2		4		7		12	6			3			1	2	8	1	13				
Glo7	3	2			2										4							1					2							1	
Glo8	19	38	9	4	20		5			1	9	10	1	8	1	30	4	12	19	9	6	10	9	10	23	11	16	2		1	1	13		4	
Glo9													4					1	1										2	2	5				
Pol1													1	6	1		2										1				1	1			
Pla1												1															1								
Pla2				6				2												3				18	2		16		2						
Pla3				4																				4	5	1									
Pla4	2	2	1	3		1								8	2	3	2	1			4	1	7	1		1		2		3	3				
Pla5		1		4	2				1			2			1					4		5		12	10	1									2
Pla6																																			
Pla7																													1	2	2				
Pla8		1																1														1		3	
Pla9				1		1	2	1						3	2		3			1	5	4	1	3	1		1		4		2		2		
Pla10													2																						

Appendix III

Herbaceous indicators Ligneous indic. Ubiquist Details of attribution on Table IV.6

ID samples	54	53	52a	52b	51	B	C1	C2	A3	A4	A1	A2	39a	39b	40	50	48	41	46	44	43	57e	57d	57c	57b	57a	56	58	38	37	36	22	26	28	
Phytolith types																																			
Pla11																		5																	
Aci1	25	38	14	23	27	22	23	12	44	6	34	29	16	26	27	23	46	5	45	22	12	10	7	11	12	1	26	22	25	29	38	47	5	14	
Aci2			2			27	14	22	3	9	5	40			1					7			15	3	1								1	5	
Aci3	4													1			1			4				1											
Undefined			1											9	2			1								1	5								
Sum	393	383	399	407	414	437	435	599	904	210	589	696	405	416	440	465	414	413	411	432	409	429	407	404	408	413	234	413	411	408	413	417	413	410	
Sum GSSCs	90	77.5	228	220	117	111	142	178	63	4	118	103	50.5	93	266	109	159	267	62.5	273	274	208	133	156	128	305	48	318	288	285	266	33	344	313	

Appendix III

ID samples	29	30	1	21	2	20	19	15	14	13	12	11a	11b	10a	10b	9a	9b	16	17	7	18	6	5
Phytolith types																							
Ro1	12	10	12	48	21	10	33	8	12	12	8	28	4	5		18	11	52	7	2	9	11	9
Ro2	4	2	4	10	2	1		1	4	2	2	3		9			6	3	6	3	3		5
Ro3				1		1	1								1								1
Ro4	1	7	7			1			10	7	3			2				1	4	1	1	8	
Ro5	3	13	7	7	8		3	17	11	10		6		3	1	4		12			3	2	4
Ro6	2	11	6	13	8	6	8	7	9	8	36	14		2	14	4	11	16	17	10	3		15
Ro7		3			9	1	4		1	2		1			3	1	2	7					
Ro8			1					3	2						2		1			2	2		6
Tra1		1		3		4		2		1		1				3	1	2			7	3	
Bi1	54	31	33	25	36	31	59	36	19	43	45	20	54	58	59	61	29	1	34	19	38	9	32
Bi2	46	30	33	32	21	46	36	19	24	38	41	39	19	44	56	41	13	45	29	16	38	17	18
Bi3	7	9	1	4	31	27	27	12		22	5		10	24	10	7	2	24		1	2		
Bi4	10		2					5	1	14	3	3	16	4	5		3	1	2		1	4	
Bi5				16	9			9			4	4	3	6	5	1	3			1	2		
Bi6	3	8					2			1	3			2	4	2	3	6	12	3			1
Bi7	27	21	16	8	4		6	14	9	44	28	33	37	15	41	26	25	21	36	16	26	2	11
Bi8	26	41	12	24	17	27	36	23	12	38	27	11	11	26	45	60	26	30	31	12	46	5	24
Bi9	12	13	3	21	7	36	10	4	7	7	5	10	3	12	8	13	5		4	6		1	
Bi10												5								9			
Bi11	13	8	3	12	25	16	14	19	5	26	3	10	17	21	24	10	17	42	8	6	7	5	5
Bi12	2	5	3	1	25		7	6	3	9		5	12	4		5	1			5			
Bi13		1	2		1			1			1												
Bi14	3		10	5	26		1	7	1	15	9	2	20	12	18	3	8	8	5	1	15	1	25
Bi15			1	3																			
Cr1	4		3	1			3			7	7			6	3	3		1	6	5	10		
Cr2	3	3	10	6	1	13	10	1		4	14	2		4	1	5				4		2	51
Cr3		5		3		1		3		8		11		1	4			8					
Cr4	3	6	1	1	1	6	5	9	2			3	12	17	11		9	1	1	1	3		6
Cr5		7	8	12	14	9	12	5		7	6	7	15	7	7	7	18	12		4	1		
Cr6	1	5		3	27	5		5	1	6		8	5	1		2	5		2		1		5
Cr7					23			8	2	3	2		3	7		3	3	15					1
Cr8			1				1				1						2						
Poly1	2	1	1	2	3	4	1	5	1		3	3	4		7	1	3	2	1	4			7
Poly2			1								1	1					1						
Poly3			6												1								
Poly4																							
S1	36	27	24	18	7	3	11	10	8	2	2	5	1	14	1	4	1	2	14	6	5	4	36
S2		17	11	4	1		2	10				2	5		6	1	5	5	7	6	4	2	8
S3	11	15	23		1		6		5		2	4		1		1	1		9	1	7	6	7
S4		1			4	1	4	19													2	2	2
S5			9		7	12	6		7	6	6	7	1			7					4		
S6	1	1	15					8											5				

Appendix III

ID samples	29	30	1	21	2	20	19	15	14	13	12	11a	11b	10a	10b	9a	9b	16	17	7	18	6	5	
Phytolith types																								
S7	5																							
Blo1	4	2	4			6		3	9	4	2	3		2		2	2			4	1		4	
Blo2						1		2		7										1	10			
Blo3			10						7	3	8	14	1	1		3	7			1	4	15	2	
Blo4	6	12	4	18	2	6	14	3		5	6	2	1		1	10	6	3	9	12	6	3	5	
Blo5	2	3	4	16	1	10	9	1		3	3	3	5	2	1	4								1
Blo6	4	10	3					1	3		5	3	2	5	4	4	6			4			7	3
Blo7	15		5					3	11		10	9	7	1	1		2	4			5	1	2	3
Blo8								5			2	5	14	2	3			1						
Blo9																								
Blo10	6	7	7		3				16			3		2		1	3			1	7	1	20	7
Blo11																								
El1	1		1						2		8	5	4			5		1					7	
El2	11	6	7	1	1		6	3	8	3	3	2	9	4	1	4	15	7		2		12	2	
El3	47	19	37	30	53	29	23	28	44	49	42	26	44	40	29	29	44	32	20	39	37	12	28	
El4											3		4			1					5			
El5												1	2			2					1			
El6	4	14	4	1						2						1		2	2	2				
Str1											1													
Str2		1			1		1	3	1				9	1	1						4			
Sto1				1	3		1		1		5	3	2		2			2	4	2	1	1		
Trac1		1	5					6		1		3	4	1		2	5							
Glo1			9	4			2	1	6	5	1	2	1	2		4	30	7			3		14	
Glo2	5	8	10	1	3		1	56	111	1	10	10	1		1	13	14	1	101	142	114	214	59	
Glo3		2	6							1		4				5				1	9			3
Glo4																								
Glo5	9		3	7		3	2	3	4	9	9	7	2	5	2	4	7	7	5	5	1	13	7	
Glo6										1		5			2	2		1		3	8		3	
Glo7								2																1
Glo8	3	11	2			1	4	1	2		2	1	10	9	2	18	4	4			6	2	1	
Glo9													4											
Pol1			2																	4	3			
Pla1																					1			
Pla2										1	1	3	2			1	2							
Pla3			1	5					3	7				1	7									3
Pla4		2	1	3		1		1	1			1			1					1	2			1
Pla5													1							1				
Pla6			4											9										
Pla7	1																				8			
Pla8								3									1				1		1	
Pla9	1	2	2	1	5	4	4	2			4	3	3	2		3	3	5	6	3				
Pla10			3						1				3											

Appendix III

ID samples	29	30	1	21	2	20	19	15	14	13	12	11a	11b	10a	10b	9a	9b	16	17	7	18	6	5	
Phytolith types																								
Pla11																							2	
Aci1	32	18	30	6		7		12	32	4	24	19	17	8	3	12	17	7	12	16	8	21	13	
Aci2								5					1	4	4	1	6					2		
Aci3												1	1											
Undefined								2				1				1				1	1			
Sum	432	425	430	380	410	321	380	418	412	448	418	383	407	409	402	424	384	404	412	420	443	415	438	
Sum GSSCs	285	300	268	282	338	259	307	275	156	340	266	247	250	306	335	295	211	316	239	143	239	83	278	

Appendix IV *indicate those counted by D. Barboni

ID samples	5a	6p	8n*	9e	10b	11a	12l	13e*	17a	17h	19a	21a	21j*	22a	24n	25a*	25j	26a	27n	28a	30j	32a	32e*	35a	35e*	
Phytolith types																										
Ro1	10		20	13	10	88	1	13	2	7	14	6	9	10	13	11	16	4		25	9					
Ro2			11	1			2	8	1	7	20	1	13	11	6	2	7	3		10	3					
Ro3			1	1				3		33	4	1	1	4		2		1								
Ro4			1	1				1	1		1	2			1	1				4	4					
Ro5	1		2	4	6					2		2	2	12	1	9		1		5	6					
Ro6			5	1	9	8		6	2	2		3	10	1	15	8	2	1		9	2					
Ro7	4		13	2	10	2	3	4		3	7	3	2	1	6	5	7	2		3	4				2	
Ro8					2			1										3							1	
Tral	5		1	5	4	1			2	2	7		3	1		1	1									
Bi1	5		12	22	19	3	5	10	12	10	2	9	13	24	7	35	17	16		8	22					
Bi2	23		8	9	3	23	10	7	19	24	10	36	16	36	13	3	7	12		18	13					
Bi3													2			1		1								
Bi4			2					2				1	2													
Bi5													1					3		2						
Bi6							2					3														
Bi7	15		8	11	9	12	21	28	20	20	16	22	7	15	11	12	8	7			14					
Bi8	9		40	10	25	27	9	10		23	22	4	25	4	13	8	14	4		22	32				2	
Bi9	19			18	9	7	26		18	11	7	1	6				1	2		15						
Bi10	10		1	3	16		22	5		2	11		1	4	10	10	3				2					
Bi11	12		6	13	5	17	8		7	2	5	8	9	16	4	8	5	4		5	15				3	
Bi12	8			12	7		2	5	3		2	2	2		5		3	3		3						
Bi13				1			2		6																	
Bi14	12		14	2	5	24	27	2	12	10	5	9	4	18	39	11	30	10		8	6					
Bi15																										
Cr1				9			2	7					4													
Cr2	13		9	1	10	10	21	6	58	37	36	21	9	26	27	17	35	23		1	16					
Cr3			7			24	7	1	12	5	3	1	12	6		3	1			5						
Cr4			5		5		1			2	2	4	4	3	1	3		4								
Cr5	20		13	30	22	14	36	54	16	15	25	31	12	9	14	20	14	4		30	10					
Cr6	1			9	12	7	1	1	2			3		4	5	2	8	10		7	14					
Cr7	1		4		2	3	2	5	6		5	5	1	4		5		3		4						
Cr8	3		4	1		1				2			3					1								
Poly1			2			1	2			4	3			1		1				3						
Poly2																									2	
Poly3	2		7		2	1	3	9			5		4	2		6	3	1								
Poly4	1			2			1		5		2			3				1								
S1	5				4			5	3	3	3	5	12	5	10	18	5	4		7						
S2	1		1						2	5	1	4	7		3		1	4		1	1					
S3			8		2	4		2		2	3	4		2	7	1	3			1	4					
S4	3		8	2	6	1		3	3	4	16		13	22	1	4	5	6			8				1	
S5	18		7				2	5		2		5				2	7	6		8	5					
Blo1			6	30	14			1																	2	
Blo2																										

Appendix IV *indicate those counted by D. Barboni

ID samples	5a	6p	8n*	9e	10b	11a	12l	13e*	17a	17h	19a	21a	21j*	22a	24n	25a*	25j	26a	27n	28a	30j	32a	32e*	35a	35e*
Blo3, Blo6 or Blo7	14		19	52	55	279	257	15	266	29	12	114	13	31	51			3		100	7	7			
Blo4 or Blo5	16		24	49	46	598	172	16	302	24	2	45	5	15	48	8	10			132	11	4			
Blo8	1		1													3	1			5					
Blo9										1		2		2											
Blo10													2							1					
E11					4																				
E12			1					5					1				2								
E13	40		4	114	70	328	288	6	184	43	42	110	22	69	94	10	85	22		22	53	4			
E14																									
E15				3																					
E16																									
Str1																									
Str2																									
Sto1						2																			
Trac1			1					2					3			1									
Glo1	2			1	1			2	3	1	2	12	17	3	22	2	2	2			39				
Glo2	11			4	21	3	1	4	7	4		20	13	6	15		9	2			2	3			
Glo3																									
Glo4																									
Glo5	7			11	4				1		1			2	3		4				1				
Glo6																									
Glo7																									
Glo8																									1
Pol1			1																						
Pla1																									
Pla2					7																				
Pla3								1	2		2					1									
Pla4						2	1		1			3	4		4										
Pla5	1			1							1				2										
Pla6																									
Pla7																									
Pla8																									
Pla9			1					2				1					3								
Aci1	11		7	16	2	100	59	6	59	6	8	31	9	10	16	12	3	1			4				
Aci2																									
Aci3																									
Undefined			1			2		3		1			9			11									
Sum	302.5	Sterile	284.5	454	423.5	1596	1002	264.5	1035	348.5	306.5	532.5	305	379.5	465.5	254.5	322.5	172.5	Sterile	463	310.5	28	Sterile	Sterile	Sterile
Sum GSSCs	199.5	Sterile	218.5	173	199.5	282	223.5	201.5	210	239.5	236.5	195.5	206	241.5	210.5	206.5	203.5	142.5	Sterile	203	191.5	9	Sterile	Sterile	Sterile

Appendix IV *indicate those counted by D. Barboni

ID samples	5a	6p	8n*	9e	10b	11a	12l	13e*	17a	17h	19a	21a	21j*	22a	24n	25a*	25j	26a	27n	28a	30j	32a	32e*	35a	35e*
Ratio of diatom/sponge spicule/phytolith particles observed during the counting of phytoliths																									
Diatom	21.8	100.0	20.1	2.9	26.2	5.3	0.3	37.1	0.3	4.9	45.4	4.9	65.6	12.4	2.9	43.5	59.9	81.8	100.0	18.2	20.4	0.0	0.0	0.0	0.0
Sponge spicule	0.5	0.0	5.5	2.1	0.0	0.1	3.6	1.8	1.5	5.9	0.4	5.2	2.3	0.5	1.0	2.1	0.1	0.0	0.0	0.2	1.3	0.0	0.0	0.0	0.0
Phytolith	77.7	0.0	74.4	95.0	73.8	94.5	96.1	61.0	98.2	89.2	54.2	89.9	32.1	87.1	96.1	54.3	40.0	18.2	0.0	81.6	78.3	0.0	0.0	0.0	0.0

Appendix V



Herbaceous indicators



Ligneous indic.



Ubiquist

Details of attribution on Table IV.6

ID samples	KT12	KT13	KT33	KL2	KL5	KB3	KB4	KB7	TM09	TM32	TM43	TM88	TM90	TM112	TM115	TM133	TM148	TM160	TM202	TM215	TM219	TM242	TM243	TM252			
Phytolith types																											
Ro1	19	30	22					9		4	2				19	3	18	4							23		
Ro2	1	3	1				1								7												
Ro3																	1										
Ro4																										2	
Ro5	7	7	11		2		1									1	2	2									
Ro6	6	4	13							1					10		6									2	
Ro7			1							2	1				3		3										
Ro8			1							1	1																
Tra1		1	4				2								2	3	6	1								1	
Bi1	10	35	6		1		1			14					10	4		3								5	
Bi2	26	30	53				2	13		9	6				53	4	21	12								12	
Bi3																											
Bi4		3	2				1			10						6		1									
Bi5	9						3	1									1	1								11	
Bi6	1	3	2							4	3					1											
Bi7	13	20	20					1		8	3				28	1	17									14	
Bi8	9		34				2	6	1	22					33	4	42	7								6	
Bi9	1		5								5				1	1	6									2	
Bi10	1								1										3								
Bi11	8	3	9					1	3	5	2				27	5	7	10								8	
Bi12	8	2	3						3		2					1	9										
Bi13	2																										
Bi14	16	3	4				1		8	2	1				24	5		42								4	
Bi15																	3										
Cr1																											
Cr2	3	2			1					5					26	1	2	2									
Cr3		2							1	3					16			1								6	
Cr4	1	1	1													2	2										
Cr5	10	10	16					1		5	1					1	9									3	
Cr6		2	6						2						6		6	4									
Cr7	4		7						2	2					5		2										
Cr8																											
Poly1		1	3												1											3	
Poly2			1																								
Poly3	4								1						1												
Poly4																											
S1	8	47	44		3		3	1		12	4				28	28	13	3								26	
S2	10	10	27								1				10	19	7	1								8	
S3	6	12	14		1			2		1	5				2	8	9	6								17	
S4	4				3				1	2					8		1	4								45	
S5	3	12	36					1		2	18				7		3										
S6	1		18				6	7	4						4	7	10	2									

Appendix V



Herbaceous indicators



Ligneous indic.



Ubiquist

Details of attribution on Table IV.6

ID samples	KT12	KT13	KT33	KL2	KL5	KB3	KB4	KB7	TM09	TM32	TM43	TM88	TM90	TM112	TM115	TM133	TM148	TM160	TM202	TM215	TM219	TM242	TM243	TM252		
Phytolith types																										
Pla11	1																									
Aci1	23	6	13				67	43	6	24	65					42	25	18			48				2	
Aci2																										
Aci3																										
Undefined			2					2		1					2		1									
Sum	416	373	427	Sterile	18	Sterile	454	401	408	403	403	Sterile	Sterile	Sterile	396	472	412	408	Sterile	Sterile	483	3	Sterile		21	
Sum GSSCs	189	243	363	Sterile	11	Sterile	23	42	27	115	55	Sterile	Sterile	Sterile	330	105	206	109	Sterile	Sterile	198		Sterile		2	

Appendix V

ID samples TM254 TM266 TM267 TM275 TM290 TM299 TM316 TM326 TM337 TM349

Phytolith types

Ro1	19	32		1		8
Ro2	1	1	1			2
Ro3						
Ro4		14	2			
Ro5	9	3	1			2
Ro6		5				5
Ro7		13				4
Ro8						
Tra1	1		1		1	2
Bi1	6	14				4
Bi2	33	14	2			9
Bi3		1				
Bi4	2					
Bi5		7				
Bi6	2					
Bi7	4	5	1		1	46
Bi8	33	19				15
Bi9		2	2			4
Bi10		2				4
Bi11	13	3				8
Bi12	15	7				
Bi13						
Bi14	1	1				15
Bi15						
Cr1						2
Cr2		9				6
Cr3						
Cr4		4				
Cr5	2					16
Cr6	2	1				5
Cr7	2					5
Cr8						
Poly1	2					1
Poly2						
Poly3						
Poly4						
S1	30	24	4			15
S2	26	3				19
S3	13	11				2
S4						
S5	16	5				
S6	1	20				12

Appendix V

ID samples TM254 TM266 TM267 TM275 TM290 TM299 TM316 TM326 TM337 TM349

Phytolith types

S7

Blo1	5							6
Blo2			28	6		12		
Blo3			1			11		
Blo4	36	72	4	4		36		20
Blo5	3	15	1			4		12
Blo6	13		1	3		12		
Blo7		3	9			20		1
Blo8								2
Blo9								
Blo10			2			5		
Blo11								
E11				1				1
E12		2	6			3		
E13	46	6	10			4		23
E14								
E15						1		
E16		29				4		7
Str1	1							
Str2								
Sto1								
Trac1								
Glo1	69	40				10		6
Glo2	2	3	47			3		3
Glo3								9
Glo4								
Glo5	2	4	1	1				7
Glo6						1		
Glo7								
Glo8						3		
Glo9						2		
Pla1								
Pla2	6							
Pla3	4	1						1
Pla4	2	2		1				
Pla5		1						
Pla6								
Pla7								
Pla8								
Pla9								1
Pla10								

Appendix V

ID samples	TM254	TM266	TM267	TM275	TM290	TM299	TM316	TM326	TM337	TM349
Phytolith types										
Pla11										
Aci1	31	28		4			21		1	
Aci2										
Aci3										
Undefined	2						2			
Sum	452	426	Sterile	127	17	Sterile	156	Sterile	310	Sterile
Sum GSSCs	230	220	Sterile	13	1	Sterile	2	Sterile	210	Sterile

Appendix VI

Species	Subfamily	Tribe	Photosynthesis	Light-requirement	Water-requirement
<i>Acrachne racemosa</i> (Roem. & Schult.) Ohwi	Chloridoideae	Eragrostideae	C4 PS-PCK (PCK)	Open	Me
<i>Acroceras amplexans</i> Stapf	Panicoideae	Paniceae	C3	Open	Hy/He
<i>Alloteropsis paniculata</i> (Benth.) Stapf	Panicoideae	Paniceae	C4	Open	Hy/He
<i>Anadelphia afzilianana</i> (Rendle) Stapf	Panicoideae	Andropogoneae	C4	Open	Me (He)
<i>Andropogon chinensis</i> (Nees) Merr.	Panicoideae	Andropogoneae	C4 MS (NADP-ME)	Open	Xe
<i>Andropogon fastigiatus</i> Sw.	Panicoideae	Andropogoneae	C4 MS (NADP-ME)	S/O	Me
<i>Andro. gayanus</i> var. <i>bisquamulatus</i> (Hochst.) Hack.	Panicoideae	Andropogoneae	C4 MS (NADP-ME)	Open	Me
<i>Andro. gaya</i> var. <i>gayanus</i> Kunth	Panicoideae	Andropogoneae	C4 MS (NADP-ME)	Open	Me (He)
<i>Andro. gaya</i> var. <i>polycladus</i> (Hack.) Clayton	Panicoideae	Andropogoneae	C4 MS (NADP-ME)	Open	Me
<i>Andro. gaya</i> var. <i>tridentatus</i> (Hack.)	Panicoideae	Andropogoneae	C4 MS (NADP-ME)	Open	Xe
<i>Andropogon pseudapricus</i> Stapf	Panicoideae	Andropogoneae	C4 MS (NADP-ME)	Open	Me (Xe)
<i>Andropogon tectorum</i> Schum. & Thonn. Beskr. Guin.	Panicoideae	Andropogoneae	C4 MS (NADP-ME)	Shade	Me
<i>Antheophora nigriflora</i> Stapf & C. E. Hubb.	Panicoideae	Paniceae	C4 PS-PCK (PCK)	Open	Me
<i>Aristida adscensionis</i> L.	Aristidoideae	Aristideae	C4 MS (NADP-ME)	Open	Xe
<i>Aristida funiculata</i> Trin. & Rupr.	Aristidoideae	Aristideae	C4 MS (NADP-ME)	Open	Xe
<i>Aristida mutabilis</i> Trin. & Rupr.	Aristidoideae	Aristideae	C4 MS (NADP-ME)	Open	Xe
<i>Aristida sieberana</i> Trin.	Aristidoideae	Aristideae	C4 MS (NADP-ME)	Open	Xe
<i>Aristida stipoides</i> Lam.	Aristidoideae	Aristideae	C4 MS (NADP-ME)	Open	Xe
<i>Brachiaria deflexa</i> (Schumach.) Robyns	Panicoideae	Paniceae	C4 PS-PCK (PCK)	S/O	Me
<i>Brachiaria orthostachys</i> (Mez) Clayton	Panicoideae	Paniceae	C4 PS-PCK (PCK)	S/O	Xe
<i>Brachiaria ramosa</i> (L.) Stapf	Panicoideae	Paniceae	C4 PS-PCK (PCK)	Open	Xe
<i>Brachiaria xantholeuca</i> (Schinz) Stapf	Panicoideae	Paniceae	C4 PS-PCK (PCK)	S/O	Xe
<i>Cenchrus biflorus</i> Roxb.	Panicoideae	Paniceae	C4 MS (NADP-ME)	Open	Xe
<i>Chloris lamproparia</i> Stapf	Chloridoideae	Cynodonteae	C4 PS-PCK (PCK)	Open	Me
<i>Chloris pilosa</i> Schumach.	Panicoideae	Andropogoneae	C4	Open	Hy/He
<i>Coelorachis afraurita</i> (Stapf) Stapf	Panicoideae	Andropogoneae	C4	Open	He
<i>Ctenium elegans</i> Kunth	Chloridoideae	Cynodonteae	C4 PS-NAD (NAD-ME)	S/O	Xe
<i>Ctenium newtonii</i> Hack.	Chloridoideae	Cynodonteae	C4 PS-NAD (NAD-ME)	S/O	Me
<i>Cymbopogon giganteus</i> Chiov.	Panicoideae	Andropogoneae	C4 MS (NADP-ME)	Open	Xe
<i>Cymbo. shoe.</i> var. <i>proximus</i> (A. Rich.) Maire & Weiller	Panicoideae	Andropogoneae	C4 MS (NADP-ME)	Open	Xe
<i>Cymbo. shoe.</i> var. <i>shoeranthus</i> (L.) Spreng.	Panicoideae	Andropogoneae	C4 MS (NADP-ME)	Open	Xe
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	Chloridoideae	Cynodonteae	C4 PS-NAD (NAD-ME)	Open	Xe (Me)
<i>Dactyloctenium aegyptium</i> (L.) Willd.	Chloridoideae	Eragrostideae	C4 PS-PCK (PCK)	Open	Xe (Me)
<i>Digitaria ciliaris</i> (Retz.) Koeler	Panicoideae	Paniceae	C4 MS (NADP-ME)	Shade	Me
<i>Digitaria gayana</i> (Kunth) A. Chev.	Panicoideae	Paniceae	C4 MS (NADP-ME)	Open	Xe (Me)
<i>Diheteropogon amplexans</i> (Nees) Clayton	Panicoideae	Andropogoneae	C4 MS (NADP-ME)	S/O	Xe (Me)
<i>Echinochloa obtusiflora</i> Stapf	Panicoideae	Paniceae	C4 MS (NADP-ME)	Open	Hy/He
<i>Echinochloa pyramidalis</i> (Lam.) Hitchc. & Chase	Panicoideae	Paniceae	C4 MS (NADP-ME)	Open	Hy/He
<i>Echinochloa stagnina</i> (Retz.) P. Beauv.	Panicoideae	Paniceae	C4 MS (NADP-ME)	Open	Hy/He
<i>Elytrophorus spicatus</i> (Willd.) A. Camus	Danthonioideae	Danthonieae	C3	Open	Hy/He
<i>Enneapogon desvauxii</i> P. Beauv.	Chloridoideae	Pappophoreae	C4 PS-NAD (NAD-ME)	Open	Xe
<i>Enteropogon prieurii</i> (Kunth) Clayton	Chloridoideae	Cynodonteae	C4 MS (NADP-ME)	S/O	Xe
<i>Eragrostis atrovirens</i> (Desf.) Steud.	Chloridoideae	Eragrostideae	C4 PS-PCK (PCK)	Open	Hy/He
<i>Eragrostis barteri</i> Hubb.	Chloridoideae	Eragrostideae	C4	Open	Hy/He
<i>Eragrostis gangetica</i> (Roxb.) Steud.	Chloridoideae	Eragrostideae	C4 PS-PCK (PCK)	Open	Hy/He
<i>Eragrostis pilosa</i> (L.) P. Beauv.	Chloridoideae	Eragrostideae	C4 PS-NAD (NAD-ME)	S/O	Xe
<i>Eragrostis squamata</i> (Lam.) Steud.	Chloridoideae	Eragrostideae	C4	Open	Hy/He
<i>Eragrostis tremula</i> Steud.	Chloridoideae	Eragrostideae	C4 PS-PCK (PCK)	Open	Xe
<i>Hemarthria altissima</i> (Poir.) Stapf & C. E. Hubb.	Panicoideae	Andropogoneae	C4	Open	Hy/He
<i>Hyparrhenia bagirmica</i> (Stapf) Stapf	Panicoideae	Andropogoneae	C4 MS (NADP-ME)	Open	Me
<i>Hyparrhenia barteri</i> (Hack.) Stapf	Panicoideae	Andropogoneae	C4 MS (NADP-ME)	Open	Me
<i>Hyparrhenia rufa</i> (Nees) Stapf	Panicoideae	Andropogoneae	C4 MS (NADP-ME)	Open	Me
<i>Hyparrhenia subplumosa</i> Stapf	Panicoideae	Andropogoneae	C4 MS (NADP-ME)	Open	Me
<i>Hyperthelia dissoluta</i> (Nees ex Steud.) Clayton	Panicoideae	Andropogoneae	C4 MS (NADP-ME)	Open	Me
<i>Imperata cylindrica</i> (L.) Rauschel	Panicoideae	Andropogoneae	C4 MS (NADP-ME)	Open	Me
<i>Leersia hexandra</i> Swartz	Ehrhartoideae	Oryzeae	C3	Open	Hy/He
<i>Leptochloa fusca</i> (L.) Kunth	Chloridoideae	Eragrostideae	C4	Open	Hy/He
<i>Loudetia annua</i> (Stapf) Hubb.	Panicoideae	Arundinelleae	C4 MS (NADP-ME)	Open	Hy/He
<i>Loudetia simplex</i> (Nees) Hubb.	Panicoideae	Arundinelleae	C4 MS (NADP-ME)	Open	Me (Xe)
<i>Loudetia togoensis</i> (Pilg.) Hubb.	Panicoideae	Arundinelleae	C4 MS (NADP-ME)	Open	Me (Xe)
<i>Louisellia fluetens</i> Hubb. & Leonard	Panicoideae	Paniceae	C4	Open	Hy/He
<i>Oryza barthii</i> A. Chev.	Ehrhartoideae	Oryzeae	C3	Open	Hy/He
<i>Oryza brachyantha</i> A. Chev. & Roehr.	Ehrhartoideae	Oryzeae	C3	Open	Hy/He

Appendix VI

Species	Subfamily	Tribe	Photosynthesis	Light-requirement	Water-requirement
<i>Oryza longistamina</i> A. Chev. & Roehr.	Ehrhartoideae	Oryzeae	C3	Open	Hy/He
<i>Panicum anabaptistum</i> Steud.	Panicoideae	Paniceae	?	Open	Hy/He
<i>Panicum fluviicola</i> Steud.	Panicoideae	Paniceae	C4 PS (NAD-ME or PCK)	Open	Hy/He
<i>Panicum laetum</i> Kunth	Panicoideae	Paniceae	C4 PS-NAD (NAD-ME)	Open	Xe (Me)
<i>Panicum subalbidum</i> Kunth	Panicoideae	Paniceae	C4 PS-NAD (NAD-ME)	Open	Hy/He
<i>Panicum turgidum</i> Forssk.	Panicoideae	Paniceae	?	Open	Xe
<i>Parahyparrhenia annua</i> (Hack.) Clayton	Panicoideae	Andropogoneae	C4	Open	Hy/He
<i>Paspalum scrobiculatum</i> L.	Panicoideae	Paniceae	C4 MS (NADP-ME)	Open	Me (He)
<i>Pennisetum pedicellatum</i> Trin.	Panicoideae	Paniceae	C4	S/O	Me
<i>Pennisetum ramosum</i> (Hochst.) Schweinf.	Panicoideae	Paniceae	C4	Open	Hy/He
<i>Pennisetum violaceum</i> (Lam.) Rich.	Panicoideae	Paniceae	C4 MS (NADP-ME)	Open	Xe
<i>Phacelurus gabonensis</i> (Steud.) Clayton	Panicoideae	Andropogoneae	C4	Open	Hy/He
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin.	Arundinoideae	Arundineae	C3	Open	Hy/He
<i>Rhynchachne rattboellioides</i> Desv.	Panicoideae	Andropogoneae	C4	Open	Me (He)
<i>Rottboellia cochinchinensis</i> (Lour.) Clayton	Panicoideae	Andropogoneae	C4 MS (NADP-ME)	Shade	Me
<i>Sacciolepis africana</i> C. E. Hubb. & Snowden	Panicoideae	Paniceae	C3	Open	Hy/He
<i>Schizachyrium exile</i> (Hochst.) Pilger	Panicoideae	Andropogoneae	C4 MS (NADP-ME)	S/O	Xe
<i>Schizachyrium sanguineum</i> (Retz.) Alston	Panicoideae	Andropogoneae	C4 MS (NADP-ME)	S/O	Me
<i>Schoenefeldia gracilis</i> Kunth	Chloridoideae	Cynodonteae	C4 PS-NAD (NAD-ME)	Open	Xe
<i>Sehima ischaemoides</i> Forssk.	Panicoideae	Andropogoneae	C4 PS-PCK (PCK)	Open	Me
<i>Setaria longestia</i> P. Beauv.	Panicoideae	Paniceae	C4	S/O	Me
<i>Setaria sphacelata</i> (Schumach.) Moss	Panicoideae	Paniceae	C4 MS (NADP-ME)	Open	Hy/He
<i>Sorghastrum stipoides</i> (Kunth) Nash	Panicoideae	Andropogoneae	C4	Open	Hy/He
<i>Sorghum arundinaceum</i> (Desv.) Stapf	Panicoideae	Andropogoneae	C4	Open	Hy/He
<i>Sorghum purpo-sericeum</i> (Hochst. ex A. Rich.) Aschers. & Schweir	Panicoideae	Andropogoneae	C4	Open	Hy/He
<i>Sporobulus cordofanus</i> (Steud.) Coss.	Chloridoideae	Eragrostideae	C4	Open	Me
<i>Sporobulus helvolus</i> (Trin.) T. Durand & Schinz	Chloridoideae	Eragrostideae	C4	Open	Me (He)
<i>Sporobulus pectinellus</i> Mez	Chloridoideae	Eragrostideae	C4	Open	Hy/He
<i>Sporobulus spicatus</i> (Vahl) Kunth	Chloridoideae	Eragrostideae	C4	Open	Me (He)
<i>Stipagrostis uniplumis</i> (Licht.) de Winter	Aristidoideae	Aristideae	C4	Open	Xe
<i>Thelepogon elegans</i> Roem. & Schult.	Panicoideae	Andropogoneae	C4 MS (NADP-ME)	Shade	Me (Xe)
<i>Tragus berteronianus</i> Schult.	Chloridoideae	Cynodonteae	C4 PS-NAD (NAD-ME)	Open	Xe
<i>Tripogon minimus</i> (A. Rich.) Steud.	Chloridoideae	Eragrostideae	C4 PS-NAD (NAD-ME)	S/O	Xe
<i>Vetiveria nigritana</i> (Benth.) Stapf	Panicoideae	Andropogoneae	C4	Open	Hy/He
<i>Vossia cuspidata</i> (Roxb.) Grill.	Panicoideae	Andropogoneae	C4	Open	Hy/He

Appendix VII

Species also studied for their phytolith content (60/80 species)

	Modern sites (ID)	1	2	5	6	7	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	26	28	29	30	36	37	38	39	40	41	43			
Grass species																																		
<i>Acroceras amplexans</i> Stapf											20			2			5	5	80															
<i>Andropogon fastigiatus</i> Sw.																					2				5	2								
<i>Andro. gaya. var. gayanus</i> Kunth																							5	2										
<i>Andropogon pseudapricus</i> Stapf																					5	2												
<i>Andropogon tectorum</i> Schum. & Thonn. Beskr. Guin.								20	5	5			5										2	20										
<i>Antheophora nigriflora</i> Stapf & C. E. Hubb.																					2													
<i>Aristida adscensionis</i> L.		2			2										2	2					2	2					5	2	2					
<i>Aristida hordeacea</i> Kunth																									2									
<i>Aristida mutabilis</i> Trin. & Rupr.																													80	2				
<i>Aristida sieberana</i> Trin.																2																		
<i>Aristida stipoides</i> Lam.																																2		
<i>Brachiaria jubata</i> Stapf			5														5	20																
<i>Brachiaria orthostachys</i> (Mez) Clayton		2																																
<i>Brachiaria ramosa</i> (L.) Stapf							2				2	2	2	2	2																			
<i>Brachiaria xantholeuca</i> (Schinz) Stapf																																		
<i>Cenchrus biflorus</i> Roxb.		5																											2	2	2			
<i>Chasmopodium caudatum</i> (Hack.) Stapf													5																					
<i>Chloris lamproparia</i> Stapf																								5										
<i>Chloris pilosa</i> Schumach.		2	2																		2			2	2		2						2	
<i>Chloris virgata</i> Sw.																												20	2				2	
<i>Ctenium elegans</i> Kunth																																	2	
<i>Cymbopogon giganteus</i> Chiov.																											2							
<i>Dactyloctenium aegyptium</i> (L.) Willd.																																		
<i>Digitaria ciliaris</i> (Retz.) Koeler		2	2	2	2								2		2	2																		
<i>Digitaria gayana</i> (Kunth) A. Chev.		2			2							2																						
<i>Digitaria horizontalis</i> Willd.				2																														
<i>Digitaria longiflora</i> (Retz.) Pers.		2																																
<i>Diheteropogon amplexans</i> (Nees) Clayton								5	20	20			5																					
<i>Echinochloa colona</i> (L.) Link			2																					2	2									
<i>Echinochloa pyramidalis</i> (Lam.) Hitchc. & Chase																		20																
<i>Enteropogon prieurii</i> (Kunth) Clayton																						5												
<i>Eragrostis atrovirens</i> (Desf.) Steud.														2																				
<i>Eragrostis cilianensis</i> (All.) F. T. Hubbard																									2	2	2	5						
<i>Eragrostis ciliaris</i> (L.) R. Br.																													2				2	
<i>Eragrostis gangetica</i> (Roxb.) Steud.														2							2				2			2	2				2	
<i>Eragrostis pilosa</i> (L.) P. Beauv.																																		
<i>Eragrostis squamata</i> (Lam.) Steud.														50			5	20																
<i>Eragrostis tremula</i> Steud.															2	2												2	2	50	80	20		
<i>Hyparrhenia bagirmica</i> (Stapf) Stapf								20		5											5	80	20											
<i>Hyperthelia dissoluta</i> (Nees ex Steud.) Clayton										20		50																						
<i>Leersia hexandra</i> Swartz			5																						2									

Appendix VII

Species also studied for their phytolith content (60/80 species)

	Modern sites (ID)	1	2	5	6	7	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	26	28	29	30	36	37	38	39	40	41	43							
Grass species																																						
<i>Loudetia simplex</i> (Nees) Hubb.								50	80	20		20		20																								
<i>Loudetia togoensis</i> (Pilg.) Hubb.																					5																	
<i>Louisellia fluetens</i> Hubb. & Leonard																																						
<i>Microchloa indica</i> (L. f.) P. Beauv.							2																															
<i>Oryza barthii</i> A. Chev.											20									2					2													
<i>Oryza longistamina</i> A. Chev. & Roehr.											50			50				20		20																		
<i>Panicum anabaptistum</i> Steud.							20																															
<i>Panicum fluviicola</i> Steud.			20														5																					
<i>Panicum laetum</i> Kunth																								50	2		2	2							20			
<i>Panicum maximum</i> Jacq.																					2																	
<i>Panicum pansum</i> Rendle																					5																	
<i>Panicum repens</i> L.																																						
<i>Panicum subalbidum</i> Kunth										2	20			20						5																		
<i>Panicum turgidum</i> Forssk.																																						
<i>Parahyparrhenia annua</i> (Hack.) Clayton														5																								
<i>Paspalidium germinatum</i> (Forssk.) Stapf																				2																		
<i>Paspalum scrobiculatum</i> L.														5																								
<i>Pennisetum pedicellatum</i> Trin.		5		2								2										5	2	20		20			2						2			
<i>Pennisetum polystachion</i> (L.) Schult.		2		2			2														2																	
<i>Pennisetum violaceum</i> (Lam.) Rich.																																						
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin.																																						
<i>Rottboellia cochinchinensis</i> (Lour.) Clayton									2					20							2			2														
<i>Sacciolepis africana</i> C. E. Hubb. & Snowden																																						
<i>Schizachyrium exile</i> (Hochst.) Pilger					2																	2	2				20									2		
<i>Schoenefeldia gracilis</i> Kunth		2																				2	2		2	20	50	50	2	20	2				50			
<i>Setaria barbata</i> (Lam.) Kunth														2																								
<i>Setaria longestia</i> P. Beauv.														2																								
<i>Setaria pumila</i> (Poir.) Roem. & Schult.																											2											
<i>Setaria sphacelata</i> (Schumach.) Moss			20											20				5	5	5																		
<i>Sorghum arundinaceum</i> (Desv.) Stapf																																						
<i>Sporobolus cordofanus</i> (Steud.) Coss.							5														5																	
<i>Sporobolus festivus</i> Hochst. ex. A. Rich													2									2	2				5	2										
<i>Sporobolus helvolus</i> (Trin.) T. Durand & Schinz																																						
<i>Sporobolus pyramidalis</i> P. Beauv							2																															
<i>Thelepogon elegans</i> Roem. & Schult.																												2										
<i>Tragus berteronianus</i> Schult.																																						
<i>Urochloa trichopus</i> (Hochst.) Stapf																					2	2	2			2												
<i>Vetiveria nigriflora</i> (Benth.) Stapf			50				20				2							50	50	2																		
<i>Vossia cuspidata</i> (Roxb.) Grill.																																						

Appendix VII

Species also studied for their phytolith content (60/80 species)

	Modern sites (ID)	44	46	48	50	51	52	53	54	56	57	58	Water-Requirement
Grass species													
<i>Acroceras amplexans</i> Stapf													Hy/He
<i>Andropogon fastigiatus</i> Sw.													Me
<i>Andro. gaya. var. gayanus</i> Kunth													Me
<i>Andropogon pseudapricus</i> Stapf													Me
<i>Andropogon tectorum</i> Schum. & Thonn. Beskr. Guin.													Me
<i>Antheophora nigriflora</i> Stapf & C. E. Hubb.													Me
<i>Aristida adscensionis</i> L.													Xe
<i>Aristida hordeacea</i> Kunth													Xe
<i>Aristida mutabilis</i> Trin. & Rupr.		20		50		2	20			2		20	Xe
<i>Aristida sieberana</i> Trin.													Xe
<i>Aristida stipoides</i> Lam.													Xe
<i>Brachiaria jubata</i> Stapf													Me
<i>Brachiaria orthostachys</i> (Mez) Clayton													Xe
<i>Brachiaria ramosa</i> (L.) Stapf													Xe
<i>Brachiaria xantholeuca</i> (Schinz) Stapf							2			2			Xe
<i>Cenchrus biflorus</i> Roxb.				50		2	20			2		5	Xe
<i>Chasmopodium caudatum</i> (Hack.) Stapf													Me
<i>Chloris lamproparia</i> Stapf													Me
<i>Chloris pilosa</i> Schumach.		2											Xe
<i>Chloris virgata</i> Sw.		2					2						Me
<i>Ctenium elegans</i> Kunth													Xe
<i>Cymbopogon giganteus</i> Chiov.													Xe
<i>Dactyloctenium aegyptium</i> (L.) Willd.						20	2	2		2		2	Xe
<i>Digitaria ciliaris</i> (Retz.) Koeler										2			Me
<i>Digitaria gayana</i> (Kunth) A. Chev.													Me
<i>Digitaria horizontalis</i> Willd.													Me
<i>Digitaria longiflora</i> (Retz.) Pers.													Me
<i>Diheteropogon amplexans</i> (Nees) Clayton													Me
<i>Echinochloa colona</i> (L.) Link						2			2				Hy/He
<i>Echinochloa pyramidalis</i> (Lam.) Hitchc. & Chase												20	Hy/He
<i>Enteropogon prieurii</i> (Kunth) Clayton				20		5	2					50	Xe
<i>Eragrostis atrovirens</i> (Desf.) Steud.													Hy/He
<i>Eragrostis cilianensis</i> (All.) F. T. Hubbard													Me
<i>Eragrostis ciliaris</i> (L.) R. Br.													Me
<i>Eragrostis gangetica</i> (Roxb.) Steud.		2											Hy/He
<i>Eragrostis pilosa</i> (L.) P. Beauv.						5	2						Xe
<i>Eragrostis squamata</i> (Lam.) Steud.													Hy/He
<i>Eragrostis tremula</i> Steud.		2		2		2	20			2		20	Xe
<i>Hyparrhenia bagirmica</i> (Stapf) Stapf													Me
<i>Hyperthelia dissoluta</i> (Nees ex Steud.) Clayton													Me
<i>Leersia hexandra</i> Swartz												20	Hy/He

Appendix VII

Species also studied for their phytolith content (60/80 species)

	Modern sites (ID)	44	46	48	50	51	52	53	54	56	57	58	Water-Requirement
Grass species													
<i>Loudetia simplex</i> (Nees) Hubb.													Me
<i>Loudetia togoensis</i> (Pilg.) Hubb.													Me
<i>Louisellia fluetens</i> Hubb. & Leonard											5		Hy/He
<i>Microchloa indica</i> (L. f.) P. Beauv.													Me
<i>Oryza barthii</i> A. Chev.								2					Hy/He
<i>Oryza longistamina</i> A. Chev. & Roehr.											5		Hy/He
<i>Panicum anabaptistum</i> Steud.													Hy/He
<i>Panicum fluviicola</i> Steud.													Hy/He
<i>Panicum laetum</i> Kunth		2			20								Xe
<i>Panicum maximum</i> Jacq.													Me
<i>Panicum pansum</i> Rendle													Me
<i>Panicum repens</i> L.											2		Hy/He
<i>Panicum subalbidum</i> Kunth													Hy/He
<i>Panicum turgidum</i> Forssk.							20						Xe
<i>Parahyparrhenia annua</i> (Hack.) Clayton													Hy/He
<i>Paspalidium germinatum</i> (Forssk.) Stapf											20		Hy/He
<i>Paspalum scrobiculatum</i> L.													Me
<i>Pennisetum pedicellatum</i> Trin.				2									Me
<i>Pennisetum polystachion</i> (L.) Schult.													Me
<i>Pennisetum violaceum</i> (Lam.) Rich.									50		2		Xe
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin.											20		Hy/He
<i>Rottboellia cochinchinensis</i> (Lour.) Clayton													Me
<i>Sacciolepis africana</i> C. E. Hubb. & Snowden											5		Hy/He
<i>Schizachyrium exile</i> (Hochst.) Pilger		50								20			Xe
<i>Schoenefeldia gracilis</i> Kunth		80										5	Xe
<i>Setaria barbata</i> (Lam.) Kunth													Me
<i>Setaria longestia</i> P. Beauv.													Me
<i>Setaria pumila</i> (Poir.) Roem. & Schult.													Me
<i>Setaria sphacelata</i> (Schumach.) Moss													Hy/He
<i>Sorghum arundinaceum</i> (Desv.) Stapf		80											Hy/He
<i>Sporobolus cordofanus</i> (Steud.) Coss.													Me
<i>Sporobolus festivus</i> Hochst. ex. A. Rich													Me
<i>Sporobolus helvolus</i> (Trin.) T. Durand & Schinz								2	2				Me
<i>Sporobolus pyramidalis</i> P. Beauv													Me
<i>Thelepogon elegans</i> Roem. & Schult.													Me
<i>Tragus berteronianus</i> Schult.					2	2							Xe
<i>Urochloa trichopus</i> (Hochst.) Stapf													Me
<i>Vetiveria nigriflora</i> (Benth.) Stapf													Hy/He
<i>Vossia cuspidata</i> (Roxb.) Grill.											20		Hy/He

Appendix VIII

	Latitude (DD)	TANN (°C)	DTR (°C)	PANN (mm/an)	DSL (nb of months/yr)
ID sites					
54	13.922	29.0	15.6	289.0	10
53	13.846	29.0	15.6	289.0	10
52a	13.792	29.0	15.5	307.3	10
52b	13.792	29.0	15.5	307.3	10
51	13.776	29.0	15.5	307.3	10
B	13.434	27.9	15.5	271.2	10
C1	13.431	27.9	15.5	271.2	10
C2	13.431	27.9	15.5	271.2	10
A3	13.423	27.9	15.5	271.2	10
A4	13.423	27.9	15.5	271.2	10
A1	13.419	27.9	15.5	271.2	10
A2	13.419	27.9	15.5	271.2	10
39a	13.324	29.3	15.1	418.0	9
39b	13.324	29.3	15.1	418.0	9
40	13.312	29.3	15.1	418.0	9
50	13.282	28.9	15.3	386.2	9
48	13.254	28.9	15.3	386.2	9
41	13.222	29.3	15.1	430.7	9
46	13.159	29.0	15.2	419.2	9
44	13.063	29.1	15.2	424.1	9
43	13.025	29.1	15.2	424.1	9
57e	12.944	27.7	15.2	362.7	9
57d	12.930	27.7	15.2	362.7	9
57c	12.920	27.7	15.2	362.7	9
57b	12.914	27.7	15.2	362.7	9
57a	12.911	27.7	15.2	362.7	9
56	12.871	27.8	15.2	369.3	9
58	12.869	27.7	15.2	364.7	9
38	12.651	28.9	15.0	528.5	8
37	12.520	28.9	15.0	528.5	8
36	12.415	28.9	14.9	637.7	8
22	11.803	27.8	14.4	603.5	8
26	11.719	28.2	14.8	733.6	8
28	11.526	28.3	14.8	733.2	8
29	11.442	28.3	14.8	740.0	8
30	11.253	28.2	14.9	742.1	8
1	10.608	28.0	13.7	796.1	7
21	10.083	27.7	13.5	852.9	7
2	9.991	27.5	13.5	900.4	7
20	9.895	27.5	13.5	900.4	7
19	9.734	27.3	13.4	921.4	7
15	9.239	27.3	13.7	954.1	7
14	9.234	27.3	13.7	954.1	7
13	9.224	27.3	13.7	954.1	7
12	9.223	27.3	13.7	954.1	7
11a	9.219	27.3	13.7	954.1	7
11b	9.219	27.3	13.7	954.1	7
10a	9.216	27.3	13.7	954.1	7
10b	9.216	27.3	13.7	954.1	7
9a	9.193	27.5	13.8	961.6	6
9b	9.193	27.5	13.8	961.6	6
16	9.181	27.3	13.7	954.1	7
17	9.120	27.3	13.7	965.0	6
7	9.082	27.3	13.7	965.0	6
18	9.074	27.3	13.7	965.0	6
6	9.070	27.3	13.7	965.0	6
5	8.922	27.1	13.6	959.2	6

Appendix IX

Phytoliths in mud and surface soil samples from Chad (N=57, Lake Chad included)

