

Etude de l'écologie des communautés macrophytiques en vue de fournir des indicateurs paléo-environnementaux pour les lacs-cratères d'Afrique de l'Est

Julie Lebrun, Laboratoire d'Ecologie, Faculté Universitaire des Sciences
Agronomiques de Gembloux - 2, passage des Déportés, 5030 Gembloux, Belgique
Tel : +32 (0)81/62.25.47, Fax : +32 (0)81/61.48.17
E-mail : lebrun.j@fsagx.ac.be

Grégory Mahy, Laboratoire d'Ecologie, Faculté Universitaire des Sciences
Agronomiques de Gembloux - 2, passage des Déportés, 5030 Gembloux, Belgique
Tel : +32 (0)81/62.22.45, Fax : +32 (0)81/61.48.17
E-mail : mahy.g@fsagx.ac.be

Abstract

This research is part of an integrated paleoecological project which aims at coupling reconstructions of past vegetation and water-quality changes with climate variability. Crater-lakes from East Africa are favourable to the conservation of proxy indicators such as plant macrofossils used to reconstruct the lake ecosystem. The study of modern macrophytic communities in relationship with present environmental parameters was the first step of this research. Eventually, it will allow us to select species with high proxy-indicator value. Phytosociologic and environmental data were collected in 18 crater-lakes in South-western Uganda. In each relevé, species abundance and habitat conditions were described. Environmental parameters were used to develop a lake typology. A cluster analysis identified 6 aquatic and semi-aquatic communities and the indicator species were highlighted. The CA ordination emphasized the importance of geography, physico-chemistry and trophic level in the community structure. Temperature, pH, sediment type, depth and slope were the most correlated parameters to floristic variation in the CCA ordination. These preliminary results give some trends about the ecology of macrophytes communities. A complete dataset and the study of species ecological range will allow us to go further in the ecological significations of macrofossils.

Key-words : macrophytes, paleo-ecology, crater-lakes, East Africa

CLANIMAE (CLimatic and ANthropogenic IMPacts on African Ecosystems) est une recherche paléo-écologique multidisciplinaire qui tente de retracer sur le long-terme les interactions entre l'homme et l'environnement en Afrique de l'Est et d'en déduire les changements environnementaux passés.

L'objectif du projet est triple ; il s'agit de reconstruire simultanément (1) la dynamique de la végétation terrestre, (2) l'évolution de la qualité de l'eau et (3) la variabilité du climat. Ceci permettra, à terme, de distinguer les effets du changement climatique des activités anthropiques sur la végétation africaine.

Pour y parvenir, une approche paléo-limnologique est suivie. Les lacs représentent, en effet, des milieux privilégiés de conservation de l'écosystème aquatique mais

également de l'écosystème terrestre présent dans le bassin versant (Smol, 2002). Les archives contenues dans leurs sédiments ont ainsi un grand potentiel pour documenter l'histoire du climat en Afrique tropicale tant au niveau spatial que temporel (Verschuren, 2004).

L'étude qui est présentée ici contribue au deuxième et troisième objectif du projet en faisant appel aux macrofossiles végétaux aquatiques. Ceux-ci peuvent être définis comme toute partie végétative ou reproductive de plantes aquatiques ou semi aquatiques (fruits, graines, spores, feuilles, racines, tissus, etc.), incorporée dans une séquence sédimentaire (Warner 1990) et suffisamment grande pour être visible à l'œil nu, bien que leur identification nécessite souvent l'aide d'un binoculaire (Birks, 2001 ; Smol, 2002). Les macrophytes aquatiques jouent un rôle important dans la structure et le fonctionnement de l'écosystème lacustre (Carpenter et Lodge, 1986 ; Jeppesen *et al.*, 1998) et sont très sensibles aux changements environnementaux naturels ou anthropiques (Gouder de Beauregard & Mahy, 2004). Dès lors, leurs restes fossilisés contenus dans les sédiments représentent de très bons paléo-indicateurs, qui couplés à d'autres paléo-indicateurs biologiques, permettront de reconstruire fidèlement l'écosystème aquatique passé et d'en déduire des processus environnementaux comme les changements climatiques (Birks *et al.*, 2000).

De plus, comparés aux pollens, les macrofossiles végétaux offrent l'avantage d'une identification plus précise et d'une moindre dispersion permettant ainsi l'étude des changements avec une haute résolution spatiale et taxonomique (O'Sullivan, 2005 ; Schoonmaker et Foster, 1991).

Cependant, les caractéristiques écologiques des taxons africains et en particulier, des macrophytes aquatiques sont souvent méconnues (Birks, 1980 ; Gaudet, 1982 ; Smol, 2002 ; Talling & Lemoalle, 1998). Les macrofossiles végétaux sont par ailleurs peu étudiés sous les tropiques (Birks., 2001) au profit des diatomées et des invertébrés.

L'objectif de cette étude préliminaire est de calibrer les communautés macrophytiques modernes par rapport aux facteurs environnementaux actuels en vue de fournir des indicateurs paléo-environnementaux valables pour l'Afrique de l'Est. Ainsi, les communautés macrophytiques fossiles retrouvées dans les sédiments permettront de reconstruire les conditions environnementales passées.

1. Méthodologie et analyse des résultats

Dix-huit lacs-cratères ont été échantillonnés dans la partie occidentale de la vallée du Rift, au Sud-Ouest de l'Ouganda, dans les districts de Kabarole et Bushenyi en août 2007. Deux à quatre transects ont été placés dans la zone littorale de chaque lac, perpendiculairement au rivage et jusqu'à la limite de développement des plantes aquatiques. Sur chaque transect, les stations ont été identifiées visuellement et des relevés de végétation ont été effectués sur une surface d'environ 5 m². Au total, 90 relevés ont été réalisés. Les macrophytes ont été récoltés à l'aide d'un râteau équipé d'un manche de 4 mètres de long et leur abondance a été estimée à l'aide de l'échelle DAFOR : Dominant, Abondant, Frequent, Occasional, Rare,

(very rare) (Kent et Coker, 1995). Ces données ont été ultérieurement converties en coefficients semi-quantitatifs de van der Maarel pour le traitement statistique (Jongman *et al.*, 1995). Les espèces récoltées ont été déterminées sur base de la Flore d'Afrique centrale, de la Flore tropicale d'Afrique de l'Est et de la Flore du Rwanda ainsi que des clés d'identification et des illustrations disponibles dans Cook (1996), Durand et Levêque (1980), Godfrey et Wooten (1982), Häfliger *et al.* (1982), Haines et Lye (1983), Holmgren (1998) et Lind et Tallantire (1962). Ces identifications ont été confirmées par comparaison avec les « types » ou « isotypes » du Jardin botanique national de Belgique.

Dans chaque relevé, l'habitat des espèces a été décrit. La profondeur de l'eau a été déterminée grâce à un écho-sondeur portable, la pente a été calculée sur base de la profondeur de l'eau et de la distance au rivage, la turbidité a été mesurée à l'aide d'un tubidimètre de terrain *Hach*. Les paramètres physico-chimiques : température (T°), conductivité, pH, oxygène dissout (DO) ont été mesurés en surface grâce à une sonde multi-paramètres *Hydrolab Quanta*. La cohésion des sédiments (meubles ou compacts) a été évaluée. Pour chaque lac, les concentrations littorales en nitrites, nitrates, ammonium, phosphates, phosphore total (TP) et chlorophylle-a (chl-a) ont été mesurées sur le terrain grâce à un spectrophotomètre portable. L'azote inorganique dissout (DIN) a été calculé comme la somme des concentrations en nitrites, nitrates et ammonium. L'altitude et la position géographique des lacs ont été évaluées par GPS. Enfin, certaines données morphologiques des lacs (profondeur maximale, surface, surface du cratère, pente moyenne du cratère) ont été utilisées à partir de la base de données du projet.

Les résultats ont été analysés à l'échelle régionale (lacs) et à l'échelle locale (relevés). Une première analyse en composante principale (ACP) a été réalisée de manière à mettre en évidence les grandes tendances au sein du jeu de données environnementales. Ensuite, une typologie a été élaborée au point de vue trophique, physico-chimique, physique et géographique grâce à une classification numérique des lacs. Au sein de chaque typologie, les facteurs explicatifs ont été sélectionnés par l'analyse de la matrice de corrélation de Pearson et par une ACP. Les relevés de végétation ont également été classés numériquement de façon à identifier les différents groupes écologiques ou communautés. Ensuite le logiciel INDVAL (Dufrêne & Legendre, 1997) a été utilisé pour déterminer les espèces indicatrices de chaque groupe. La classification des lacs et des relevés a été réalisée avec le logiciel MINITAB 15 (Minitab Inc., 2006) par la méthode de groupement hiérarchique agglomératif (méthode de Ward) à partir d'une matrice de distances euclidiennes.

L'influence des paramètres environnementaux sur la variabilité des communautés a été abordée selon les deux échelles étudiées. Premièrement, une analyse factorielle des correspondances (AFC) a été réalisée sur les communautés et la typologie des lacs. Deuxièmement, une analyse canonique de correspondance (ACC) a été exécutée entre les variables environnementales (mesurées à l'échelle du relevé) et les communautés. Les variables environnementales ont été sélectionnées en appliquant le test de Monte Carlo (499 permutations) avec un niveau de

signification de $p=0.05$. Toutes les analyses d'ordination ont été effectuées avec le logiciel CANOCO 4.5 et CANODRAW for WINDOWS (Ter Braak & Šmilauer, 2002).

2. Résultats

Typologie des lacs

Lors d'une analyse préliminaire, une ACP avait été réalisée sur l'ensemble des données relatives à l'environnement lacustre. Il en était ressorti une prépondérance de l'altitude, elle-même corrélée à d'autres données et qui empêchait d'identifier d'autres facteurs explicatifs. Pour contrer ce problème, la sélection des variables explicatives s'est opérée au sein de 4 grandes catégories de données : les données trophiques (nutriments, turbidité, chl-a), physico-chimiques (pH, t° , conductivité, DO), physiques (morphologie et sédiments) et géographiques (altitude et latitude).

Au niveau trophique, l'analyse de la matrice de corrélation de Pearson a permis de retenir 4 facteurs explicatifs principaux qui sont : la turbidité, la chl-a, DIN et TP. Parmi ceux-ci, la turbidité s'est révélée être le facteur le plus corrélé (63%) au premier axe de l'ACP. Le niveau trophique (oligotrophe à hyper-eutrophe) a ainsi pu être déterminé pour chacun des lacs.

Au niveau physico-chimique, les 4 facteurs ont été retenus mais c'est le pH qui contribue le plus à l'axe 1 de l'ACP (63,1%), suivi par la température (53,8%). Les lacs se différencient donc selon leurs eaux neutres et plus froides (groupe 1) ou leurs eaux basiques et plus chaudes (groupes 2 et 3) avec une distinction pour les lacs du groupe 3 qui sont moins salins, mieux oxygénés et un peu plus chauds.

Au niveau physique, seuls la surface, la profondeur maximale et le type de sédiment ont été retenus. La surface est le facteur explicatif principal avec une contribution de 69% à l'axe 1 de l'ACP. Trois groupes ont ainsi pu être identifiés : un premier groupe de petits lacs à sédiments meubles, un second comprenant des lacs de taille moyenne mais peu profonds et un troisième groupe avec des lacs plus grands et plus profonds.

Au niveau géographique, 3 groupes ont été créés : (1) les lacs situés au Sud de l'équateur, de faible altitude, (2) les lacs situés au Nord, de moyenne altitude et (3) les lacs situés au Nord, de haute altitude.

Identification des communautés

La classification numérique des relevés de végétation a permis de dégager 6 communautés aquatiques et semi-aquatiques (figure 1). Les quatre premiers groupes sont représentés par des héliophytes avec respectivement, *Phragmites mauritianus* Kunth, *Cladium mariscus* (L.) Pohl subsp. *jamaicense* (Crantz) Kük., *Typha australis* K. Schum. & Thonner et *Paspalidium geminatum* (Forssk.) Stapf comme principale espèce indicatrice de chaque communauté. La cinquième communauté est constituée de l'hydrophyte à feuilles flottantes : *Nymphaea nouchali* Burm. f. var. *caerulea* (Savigny) Verdc. et d'hydrophytes submergés : *Ceratophyllum demersum* L. et *Chara setosa* Klein ex Willd. Enfin la dernière communauté est uniquement composée d'hydrophytes submergés : *Potamogeton pectinatus* L. et *Potamogeton schweinfurthii* A. Benn.

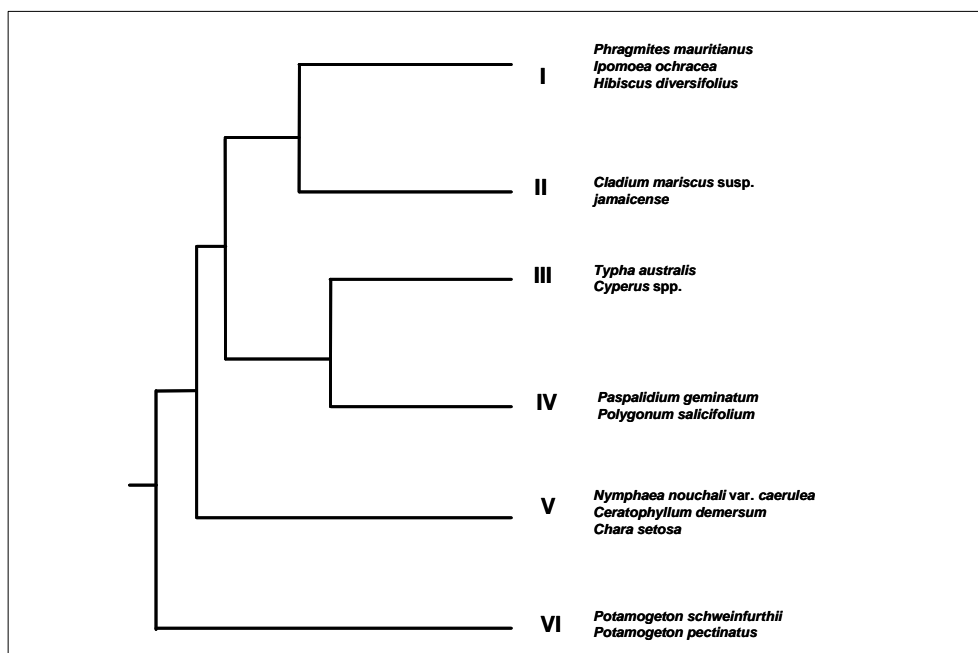


Figure 1 : dendrogramme représentant la classification numérique, basée sur la distance euclidienne entre les 90 relevés et la méthode de Ward, en 6 communautés avec leurs espèces indicatrices identifiées par INDVAL.

Ecologie des communautés

Les deux premiers axes de l'AFC expliquent respectivement 32,5% et 16,7% de la relation communauté-environnement. La structure des communautés est dominée en premier lieu par la géographie, puis par la physico-chimie et la trophie (figure 2A). Ainsi les communautés I, II et III se retrouvent dans des lacs de moyenne à haute altitude, dans des eaux plus froides et neutres. Tandis que les trois autres communautés prennent place dans des lacs de moyenne à basse altitude, dans des eaux plus chaudes, neutres à basiques. Au niveau trophique, les communautés I, V et VI peuvent exister dans des lacs mésotrophes à eutrophes. La communauté IV se distingue par sa grande tolérance à l'(hyper)eutrophisation.

Concernant l'ACC, les deux premiers axes expliquent respectivement 33,4% et 23,1% de la relation espèces-environnement. Les variables les plus corrélées à la variation floristique sont par ordre d'importance la température, le pH, le type de sédiment, la profondeur et la pente. Sur la figure 2B, on remarque ainsi que les communautés d'hélophytes I et III à *P. mauritianus* et *T. australis* supportent mieux les stations à pente forte. La communauté II à *C. mariscus* semble être liée à la présence de sédiments meubles alors que la communauté IV à *P. geminatum* tolère des sols plus compacts. Enfin les communautés V et VI, plus aquatiques, se retrouvent à des profondeurs plus importantes mais nécessitent un sol meuble pour leur enracinement.

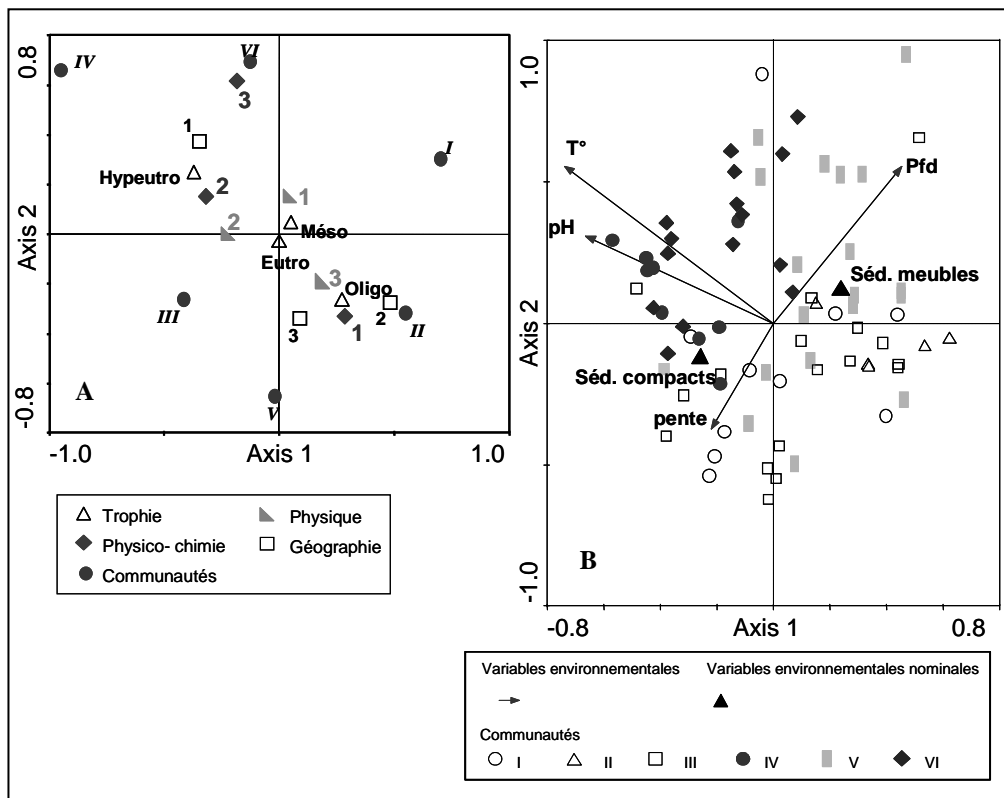


Figure 2 : A) graphe de l'ACP entre les communautés et la typologie des lacs obtenue par classification numérique ; B) graphe des résultats de l'ACC basée sur les espèces et les paramètres environnementaux spécifiques aux 90 relevés issus des 18 lacs et utilisant uniquement les paramètres environnementaux significatifs

3. Discussion

Parmi les 19 facteurs environnementaux de départ, nous avons pu démontrer l'importance de l'altitude, du pH, de la température, du niveau trophique, du type de sédiment, de la profondeur et de la pente de la station dans l'écologie des communautés macrophytiques. L'ACC montre la prédominance des facteurs physico-chimiques (T° et pH, corrélés à l'altitude) dans l'explication de la variabilité floristique. Ce constat confirme que le gradient biogéographique prévaut sur les autres gradients influençant la zonation de la végétation au sein des lacs (profondeur de la station, distance au rivage, pente et cohérence des sédiments). Cependant, si les données étaient traitées individuellement pour chaque lac, on pourrait s'attendre à ce que l'un de ces facteurs soit mis en avant puisque les communautés identifiées se distinguent bien selon leur type biologique qui chacun domine une zone le long du *continuum*.

On remarque aussi que la T° ressort plus dans l'ACC que dans l'ACP, ce qui indiquerait une plus grande influence de ce paramètre dans la différence entre relevés qu'entre lacs. Il est à noter que la turbidité, paramètre révélé par l'ACP,

n'apparaît pas dans l'ACC, ce qui prouve que la trophie reste encore un facteur explicatif de moindre importance face à la biogéographie.

La typologie des lacs présente l'avantage de travailler avec des données à l'échelle des lacs et des données à l'échelle des relevés et ainsi, de conserver la variabilité floristique locale entre micro-habitats ; ce qui nous permettra de définir l'amplitude écologique des espèces. C'est pourquoi l'analyse de la relation environnement-végétation entre les lacs, par le biais de la présence-absence des macrophytes, n'a pas été examinée comme c'est le cas dans Gacia *et al.* (1994) par exemple.

La deuxième série de données récoltée récemment conduira à l'approfondissement de l'identification des communautés et infirmera ou confirmera ces tendances au niveau de la structure des communautés. Une meilleure distinction des différences écologiques entre communautés sera rendue possible par l'analyse de la variance.

Remerciements

La présente étude est financée par la Politique Scientifique fédérale belge (BELSPO) dans le cadre du projet CLANIMAE. Merci à nos collègues B. Rumes et P.-D. Plisnier qui ont participé à la collecte des données durant la mission de terrain. Merci également à C. Cocquyt (BR), P. Compère (BR), M. Reynders (UGent) et E. Belfroid (UGent) pour leur aide dans la détermination des herbiers.

Références bibliographiques

Birks H H (1980). Plant macrofossils in Quaternary lake sediments. Heft 15. *In* : Elster H J, Ohle W (eds). *Ergebnisse der Limnologie*. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele u. Obermiller), Stuttgart 1-59.

Birks H H (2001). Plant macrofossils. *In*: Smol J P, Birks H J B. & Last W M (eds.). *Tracking Environmental Change using Lake Sediments, Vol. 3, Terrestrial, Algal and Siliceous Indicators*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 49-74.

Birks H H, Battarbee R W & Birks H J B (2000). The development of the aquatic ecosystem at Kråkenes Lake, western Norway, during the late-glacial and early-Holocene – a synthesis. *Journal of Paleolimnology* **23**: 91-114.

Carpenter S R & Lodge D M (1986). Effects of submerged macrophytes on ecosystem processes. *Aquatic Botany* **26**: 342–370.

Cook C D K (1996). *Aquatic plant book*. SPB academic publ., Amsterdam, 2nd rev. ed., 228 p.

Dufrêne M & Legendre P (1997). Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* **64** (3) : 345-366.

Durand J R & Levêque C (1980). *Flore et Faune aquatiques de l'Afrique Sahelo-soudanienne, Tome 1*, ORSTOM, Paris.

- Gacia E, Ballesteros E, Camarero L, Delgado O, Palau A, Riera J L & Catalan J (1994). Macrophytes from lakes in the eastern Pyrenees : community composition and ordination in relation to environmental factors. *Freshwater Biology* **32**: 73-81.
- Gaudet J J (1982). Les macrophytes (végétation aquatique). In : Symoens J J, Burgis M & J J Gaudet (eds), *The ecology and utilization of African inland waters*. UNEP Reports and Proceedings, Series 1. Nairobi, UNEP, 191 p.
- Godfrey R K, Wooten J W (1981). *Aquatic and wetland plants of southeastern United States. Dicotyledons*. The university of Georgia Press, Athens, 933 p.
- Gouder de Beauregard A-C & Mahy G (2004). Considering macrophytes species as crucial components of the aquatic ecosystem : a case study of the shallow and freshwater lakes of tropical Eastern Africa. *Ecohydrol Hydrobiol* **2** : 337-344.
- Häfliger E, Kuhn U, Hämet-Ahti L, Cook C D K, Faden R & Speta F (1982). *Monocot Weeds 3*. Ciba Geigy Ltd., Basel, Switzerland.
- Haines R W & Lye K A (1983). *The Sedges and Rushes of East Africa*. East African Natural History Society, Nairobi. 406 p.
- Holmgren N H (1998). *Illustrated companion to Gleason and Cronquist's manual. Illustrations of the vascular plants of northeastern United States and adjacent Canada*. The New York Botanical Garden, Bronx, New York, 937 p.
- Jeppesen E, Sondergaard M, Sondergaard M & Christoffersen K (eds) (1998). *The structuring role of submerged macrophytes in lakes*. Springer, New York, 423 p.
- Jongman R H G, Ter Braak C J F, Van Tongeren O F R (1995). *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, 299p.
- Kent M & Coker P (1995). *Vegetation description and analysis. A practical approach*. Chichester: Wiley, 363 p.
- Lind E M & Tallantire A C (1962). *Some common Flowering Plants of Uganda*. Oxford university Press, Londres, 257p.
- Minitab Inc. (2006). *MINITAB Logiciel d'analyse statistique. Version 15*.
- O'Sullivan P E (2005). Paleolimnology. In : O'Sullivan P E & Reynolds C S (eds.). *The lakes handbook . Vol. 1 : Limnology and Limnetic Ecology*. Blackwell Publishing, Oxford, 699 p.
- Schoonmaker P K, Foster D R 1991. Some implications of paleoecology for contemporary ecology. *The Botanical Research* **57**(3): 204-245.
- Smol J P (2002). *Pollution of Lakes and Rivers: A Paleoenvironmental Perspective*, Co-published by Oxford University Press, New York. 280 p.
- Talling J F & Lemoalle J (1998). *Ecological dynamics of tropical inland waters*. Cambridge University Press, Cambridge, 441 p.

Ter Braak C J F & Šmilauer P (2002). *CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: software for canonical community ordination (version 4.5)*. Microcomputer Power, Ithaca, 500 p.

Verschuren D (2004). Decadal and century-scale climate variability in Tropical Africa during the past 2000 years. *In* : Battarbee RW *et al.* (eds), *Past Climate Variability through Europe and Africa*, Springer, Dordrecht, The Netherlands, 139-158.

Warner B G (1990). Plants macrofossils. *In*: Warner B G (ed.). *Methods in Quaternary Ecology*. Geoscience Canada, Reprint Series 5, Geological Association of Canada, Love Printing Services ltd., Stittsville, 53-63.