

Les macrophytes des milieux lenticques de Madagascar : biotypologie, diversité, espèces envahissantes et mesure de conservation

Hery Lisy T. RANARIJAONA

Herylisy-simon@moov.mg

Département de Biologie Végétale

Option : Environnement et Biohydrosystèmes

Université de Mahajanga Madagascar

Christian Claude

Département de Biologie Végétale

Option : Valorisation de la Biodiversité Végétale

Université de Mahajanga Madagascar

christianclaudel@yahoo.fr

François Marie GIBON

François-Marie.Gibon@ird.fr

IRD, UMR BOREA

La flore aquatique malgache est diversifiée au niveau familial et aussi au niveau spécifique. Elle comprend 338 espèces dont 128 endémiques. A titre de comparaison, en Australie, on en rencontre 81 espèces, 29 espèces en Inde, 116 espèces en Asie, plus de 100 en Europe, et plus de 400 dans les zones tropicales (Cook, 1996, Ranarijaona, 1999). Cette diversité élevée s'explique, d'une part par un facteur historique, l'isolement ancien de Madagascar depuis l'éclatement du Gondwana, d'autre part par un facteur biologique le mode de dispersion des espèces. Les espèces végétales aquatiques sont dispersées soit par les courants (rivières et océans), soit par les oiseaux migrateurs ou le vent. Elles peuvent être également introduites, accidentellement ou volontairement, par l'homme sous la forme de fragments de tiges ou de graines. Certaines plantes aquatiques

possèdent une valeur économique importante, nous citerons **(1)**. l'alimentation humaine : l'importance du riz (*Oryza sativa*, POACEAE) n'est plus à souligner, *Nasturtium aquaticum* (BRASSICACEAE) (cresson) est consommé cuit ou en salade ; **(2)**. l'Alimentation du bétail : les plantes vasculaires aquatiques occupent une place importante dans les ressources fourragères surtout pendant la saison sèche. La Jacinthe d'eau, *Eichhornia crassipes*, est la plus connue. Elle est utilisée à Madagascar pour l'alimentation du bétail, (Radaniela, 1988), mais également comme engrais ; **(3)**. l'agriculture : l'espèce *Azolla pinnata* (AZOLLACEAE) commence à être reconnue comme utile dans l'agriculture à Madagascar alors qu'elle était considérée comme plante nuisible ou envahissante. Des paysans l'utilisent comme engrais vert aussi bien dans les rizières que dans les jardins potagers. Dans la région de Faratsiho, fivondronana d'Antsirabe II, dans la région de Marovoay, les paysans sont sensibilisés à l'utilisation d'*Azolla pinnata* comme engrais vert (observation personnelle), car elle est fixatrice d'azote. C'est une espèce endémique fréquente au Centre et à l'Ouest de Madagascar.

Par ailleurs, la valeur des lacs est également déterminante (réserve d'eau, site touristique, habitat de faune et de flore, source d'énergie ...). Il en est de même pour les étangs et les marais, surtout dans la région ouest où les eaux alimentent l'agriculture.

Cependant, de nombreux problèmes affectent les milieux lenticques d'eaux douce (ou eaux stagnantes). Parmi eux, on peut citer la pollution d'origine agricole ou industrielle, la pêche locale intensive, et l'augmentation de la sédimentation causée par le déboisement des bassins versants. Par ailleurs, la sédimentation favoriserait l'installation des plantes aquatiques envahissantes ainsi que des héliophytes.

La répartition et la diversité spécifique des plantes aquatiques Malgaches seraient de plus en plus influencées par les facteurs climatiques, le déboisement des bassins versants, et les plantes envahissantes.

Le présent travail a pour objectif de démontrer l'influence des espèces envahissantes sur la typologie et la diversité floristique des milieux lenticques (lacs, marais et étangs) Malgaches, en identifiant les facteurs qui interviennent dans la distribution des espèces

végétales aquatiques et les descripteurs qui permettent de déterminer leur diversité spécifique.

Sont exclus de cette étude les végétaux terrestres hygrophiles, les espèces colonisant les mangroves et les forêts marécageuses.

Méthodologie

Choix des sites étudiés

L'étude a été réalisée pendant cinq ans de 1994 à 1999. Une mise à jour des données a été effectuée en faisant une observation des plantes aquatiques et semi-aquatiques sur un lac de l'ouest notamment le lac Ravelobe (site n°29) à Ankarafantsika dans l'ouest de Madagascar en avril 2009.

Soixante seize lacs, étangs, marais ont été étudiés d'un point de vue floristique (figure 1). Le choix des sites a été réalisé en fonction des critères suivants : **(1)**. un certain nombre de plan d'eau devait appartenir aux catégories suivantes : lacs, étangs et marais ; **(2)**. les différentes divisions phytogéographiques de Madagascar devaient être représentées dans l'échantillonnage; **(3)**. les différentes zones climatiques, géologiques et altitudinales devaient être prises en compte; **(4)**. l'accessibilité a joué un rôle non négligeable dans la sélection. Les sites ont été visités durant la même saison afin de permettre la comparaison des résultats. Cette stratégie présente cependant l'inconvénient de ne pas inventorier les espèces germant hors saison d'échantillonnage.

Choix d'une méthode écologique

Nous cherchons à identifier les facteurs qui interviennent dans la distribution des plantes vasculaires des milieux lenticques. Sur la base des nombreux travaux antérieurs : Felzines, (1977, 1979 et 1981), Jeremie et Raynal-Roques, (1981), Spence (1982), Symoens (1988), Vaquer et al, (1991), nous étudierons l'hypothèse selon laquelle le mode de distribution des plantes aquatiques ou semi-aquatiques des milieux lenticques est influencé par la superficie, la profondeur et la conductivité de l'eau ainsi que par l'altitude, le climat et les espèces envahissantes.

Soixante seize milieux lenticques ont été inventoriés, mais seuls 59 (avec analyse chimique de l'eau) ont fait l'objet d'une analyse chimique de l'eau et d'une étude écologique approfondie suivant la méthode de transects. Les 17 milieux lenticques restants n'ont pas fait l'objet de relevés écologiques en raison soit de l'absence de toute végétation aquatique pour quelques lacs, soit des différentes contraintes apparues au cours de l'accomplissement du travail telles que le manque de paramètres physico-chimiques disponibles (à défaut d'appareil, aucune mesure n'a été effectuée dans certains sites). La végétation d'un lac, d'un étang ou d'un marais n'est jamais homogène. Elle se présente généralement comme une mosaïque constituée de motifs structuraux disposés en auréoles concentriques plus ou moins régulières. Cette structure concentrique de la végétation nous a amenée tout naturellement à choisir la méthode d'échantillonnage des transects (Duvigneaud, 1980). Suivant la forme et la dimension du lac, du marais ou de l'étang, le transect débute sur une berge ou au centre du plan d'eau et se termine sur la berge opposée. Un transect comprend plusieurs placeaux de 1 m², dont le nombre est fonction de la taille du plan d'eau et de l'homogénéité de la végétation.

Les paramètres pris en considération

Les paramètres mesurés dans l'étude typologique de la végétation aquatique des milieux lenticques de Madagascar sont des paramètres physico-chimiques tels que la profondeur, la turbidité, la température, le pH, la nature du sol, la conductivité, les cations (Ca, Mg, K, Na, NH₄) et les anions (Cl, SO₄, HCO₃, HNO₃, SiO₂), les facteurs édaphiques et climatologiques (les précipitations annuelles, l'altitude et le nombre de mois secs). Les analyses ont été réalisées par le laboratoire des Formations Superficielles de l'IRD (Bondy, France) (physico-chimie de l'eau et des sols),.

Les descripteurs « altitude », « conductivité », « précipitation » et « nombre de mois secs » sont codés en classes (tableau 1).

Logiciels

Le traitement des images

Le traitement des images a été réalisé à l'aide des logiciels ArcView 3.3 et COMAD.

Le traitement statistique

Le logiciel utilisé pour le traitement de données est ADE4 (Analyse des Données Ecologiques). C'est un logiciel pour le traitement de données statistiques édité par le Centre National de Recherche Scientifique et l'Université de Lyon. L'analyse factorielle de correspondances a été réalisée en deux temps. Une première analyse de la matrice M1 (croisant les 123 espèces et de 59 milieux lenticques) isole les sites salés. L'analyse suivante a été uniquement consacrée aux sites d'eaux douces. Les éléments qui ont les plus fortes contributions sont les plus explicatifs pour l'axe considéré. Le seuil de contribution est fixé à 2%. Ce seuil est choisi selon les écarts entre les valeurs de CTA, déterminés en fonction de la présence des espèces ubiquistes. On peut déduire les descripteurs à l'origine des différences de composition floristique entre sites en interprétant le mode de projection des sites ou des espèces.

Espèces caractéristiques exclusives et préférentielles

Rappelons qu'une espèce sera structurante ou caractéristique d'un groupe donné si elle est nettement associée à ce groupe. Ce qui se traduit par une contribution élevée au pourcentage d'inertie sur un axe donné. Quand l'espèce est présente dans tous les sites d'un groupe et absente dans les autres groupes, elle est nommée caractéristique exclusive. Elle est caractéristique préférentielle si avec la valeur de CTR choisie, elle est également présente dans d'autres groupes.

Résultats

Richesse floristique

Sur les 76 sites étudiés, 35 familles comprenant 72 genres et 126 espèces ou variétés ont été rencontrées (tableau 2). Parmi les 126 espèces ou variétés, 43 espèces soit 34% appartiennent à la famille des CYPERACEAE. Les autres familles les mieux représentées sont les FABACEAE (8 espèces), les ONAGRACEAE (ou OENOTHERACEAE) (6 espèces), les POLYGONACEAE (5 espèces), les POACEAE (5 espèces), et les ASTERACEAE (5 espèces). Dix huit espèces ou variétés (soit 14%)

sont endémiques de Madagascar. Parmi les 126 espèces ou variétés recensées, 98 (soit 78%) sont des héliophytes, et 28 soit 22% des hydrophytes. Suivant les catégories de milieux lenticques, 29 espèces ou variétés soit 23% se rencontrent dans les lacs, 23 (18%) se trouvent dans les marais, les autres sont communes aux lacs, marais et étangs.

Suivant les types de végétation de Humbert (1965) avec les correspondances respectives de Moat et Smith (2007)

Parmi les 126 espèces ou variétés recensées (tableau 3), 58 (soit 46%) se rencontrent dans tous les domaines phytogéographiques ; 24 (soit 19%) sont localisées dans le domaine du Centre (forêt humide, formation humide dégradée ou formation herbeuse boisée). 14 espèces ou variétés (soit 11%) sont communes au domaine du Centre et de l'Ouest (forêt sub humide). 11 espèces ou variétés (soit 9%) sont exclusives du domaine de l'Est, 10 espèces ou variétés (soit 8%) du domaine du Sud-ouest (formation sèche épineuse ou buissonnante). Les 9 espèces ou variétés restantes se répartissent entre l'Ouest, le Nord-ouest, l'Est et le Centre. Aucune espèce n'est exclusive du domaine de Sambirano.

Relevés phytoécologiques

Parmi les 59 milieux lenticques retenus, 123 espèces ont été relevées. Huit biotypes de milieux lenticques fondés sur leur composition floristique ont été révélés par l'analyse factorielle de correspondances (figure 2). Les lacs sans végétation (type A = lacs de cratère), n'ont pas été inclus dans les analyses, mais sont retenus dans la typologie. Avec une végétation très différente de celle des eaux douces, les lacs salés sont les premiers séparés des autres étendues d'eau et appelés type B. D'après l'analyse factorielle des correspondances, il y a isolement sur l'axe 1 des collections d'eau de type B et sur l'axe 2 celles du type C (figure 3a). Une analyse limitée aux sites d'eaux douces permet d'isoler sur l'axe 1 les sites du types C et sur l'axe 2 ceux de type D (figure 3b). Enfin, l'axe 3 de la dernière analyse sépare les types E, F, G et H selon un gradient (figure 3c). **(1).** Type A : Il s'agit des milieux totalement dépourvus de

végétation. Ce sont des lacs de cratère dont le fond est rocheux, les berges abruptes, rocheuses ou non et les profondeurs variables. Le pH est légèrement basique (de 8 à 8,6) ; la conductivité est faible (de 30 à 160 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$). Ces lacs volcaniques se rencontrent dans le centre de l'île (région d'Itasy) et dans la région de Diego Suarez située au Nord. Il s'agit des lacs Tritriva (site 73, profondeur maximale : 160 m), Andraikiba (site 74, profondeur maximale : 51 m), Matsaborimahilio (site 75, profondeur maximale : 9 m), Antohomadinika (site 76, profondeur maximale : 0,75 m). **(2).** Type B : Ce sont les eaux saumâtres du Sud-ouest. Les berges sont de pentes faibles à sub-horizontales. Le climat est de type sub-aride et l'hydrologie sahélienne. Elles sont représentées dans notre étude par les lacs Ihotry (site 61) et Tsimanampetsotsa (site 62, 63, 64). Le climat se caractérise par un nombre élevé de mois secs (8 à 11 mois) et une faible pluviométrie annuelle (<400 mm). Le pH est basique variant de 7,32 à 8,5, la conductivité est importante (8110 à 38250 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$). La richesse spécifique est peu élevée (12 à 14 espèces), Les espèces dominantes sont *Cyperus javanicus* Houtt. (Cyperaceae) et *Bacopa monnieri* L. Wettst (Scrophulariaceae) ; les espèces caractéristiques exclusives sont *Arthrochnenum indicum* (Willd) Moq. (Chenopodiaceae), *Salsola littoralis* Moq., *Schoenoplectus subulatus* (Vahl) Lye (Cyperaceae), *Cyperus javanicus* Houtt. et l'espèce caractéristique préférentielle est *Bacopa monnieri*. Ce biotype qui correspond aux sites d'eaux saumâtres de la région de Tuléar, se situe dans la forêt sèche de l'ouest (Faramalala, 1996 ; Moat et al, 2007) dont la végétation climacique est un fourré impénétrable. **(3).** Type C : Il correspond à l'ensemble des milieux lenticques des Hautes Terres de la région de Betafo-Antsirabe (sites n°32-33). Ils sont situés au-dessus de 2163 m. Le bioclimat est de type montagnard, la pluviométrie moyenne oscille autour de 2000 mm, sans mois sec. La profondeur est faible (<1 m), le pH varie entre 4,8 et 7,0 la conductivité est faible (32 à 82,3 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$). Cinq espèces sont caractéristiques, toutes exclusives : *Emilia adscendens* D.C. (Asteraceae), *Nymphoides bosseri* A. Raynal (Menyanthaceae), *Pycnus atropurpureus* Clarke (Cyperaceae), *Ranunculus multifidus* (Forssk.) (Ranunculaceae), *Rotala myriophylloides* Welw. (Lythraceae). Ces eaux sont envahies par les héliophytes, et contrairement à ce que l'on observe habituellement, les

hydrophytes occupent surtout les berges. Les sites étudiés sont les lacs de Farihimena (site 32) et d'Andranomalena (site 33). Le type C est situé dans des formations végétales de haute altitude dont la végétation climacique est le fourré à *Philippia* et la savane d'altitude (Faramalala, 1996), correspondant à la formation herbeuse boisée de Moat et Smith, 2007). **(4).** Type D : Il regroupe l'ensemble des étendues d'eau du littoral centre-est et sud-est. Ce sont les sites de Rasoamasay (site 46), Rasoabe (site 47), Loakangady (site 48), situés dans le Centre-est et les étendues d'eau de Mananivonord (site 66), Marokoky (site 67), situées dans le Sud-est. Ce sont de grandes étendues d'eaux libres, aux berges sont souvent abruptes, ne permettant pas l'installation de végétation aquatique ou semi-aquatique. Les précipitations annuelles sont supérieures à 2000 mm avec peu de mois secs. Ce type comprend des lacs littoraux associés à des lagunes. Le pH varie de 6,4 à 6,8 et la conductivité de 370 à 17 200 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$. Ces collections d'eau sont pauvres en espèces (3 à 11). Deux d'entre elles sont caractéristiques exclusives : *Scleria tessellata* et *Lepironia articulata* Willd (Cyperaceae) ; quatre espèces sont des caractéristiques préférentielles : *Typhonodorum lindleyanum* Schott. (Araceae), *Cyperus prolifer* Lam. (Cyperaceae), *Acrostichum aureum* (L.) et *Crinum firmifolium* Baker (Amaryllidaceae). Le type D qui correspond aux sites littoraux du Centre-est et du Sud-est, est situé dans la forêt littorale (Faramalala, 1996) ou forêt littorale orientale (Moat et Smith, 2007). **(5).** Type E : Ces étendues d'eau sont situées à des altitudes comprises entre 750 et 1320 m. Les berges ont des pentes moyennes, aisément colonisées par la végétation aquatique et semi-aquatique. La profondeur de l'eau varie de 1,50 m (lac Andranofotsy) à 15,8 m (lac Andranomena). Les précipitations annuelles sont de 1500 mm à 1750 mm, sous un climat sub-humide dont le nombre de mois secs varie de 5 à 7. Le pH varie de 7,5 à 8,3, la conductivité de 50 à 100 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$. Le nombre d'espèces varie de 8 à 42. Cinq espèces sont caractéristiques préférentielles : *Cyperus madagascariensis* Roem. (Cyperaceae), *Ipomoea indica* (L.) (Convolvulaceae), *Pychnostachys caerulea* Kunth (Labiatae), *Potamogeton octandrus* Hassk (Potamogetonaceae) et *Cyperus insidiosus* (Cyperaceae). Les espèces caractéristiques exclusives sont *Cyperus insidiosus* et *Potamogeton octandrus*. Les plans d'eau de Mahiatrondro (site 1), Itasy

(site 2), Ngilomby (site 3), Andranomena (site 4), Ilempona (site 5), Mandetika (site 6), Andranofotsy (site 8), Amparihikambana (site 9), Ankarakaraka (site 10), Alaotra (site 55), font partie du type E. Ce sont des sites de moyenne altitude (750 à 1320 m), localisés dans la forêt dense humide (Moat et Smith, 2007). **(6)**. Type F : Ces collections d'eau sont situées à des altitudes comprises entre 1250 m et 1780 m. Les collections d'eau de Mantasoa (site 38), d'Andranomanelatra, de Tritrivakely (site 31), de Vatovaky (site 52), de Mananjara (site 51), d'Andranotapahina (site 53), d'Ambohibao (site 54), (Manambato (près de) (site 48) en font partie. À l'exception du lac de Mantasoa qui est un lac de barrage, ces plans d'eaux de moyenne altitude possèdent des berges aux pentes relativement faibles. La profondeur maximale varie de 0,7 à 8,8 m. Les précipitations (1 250 à 1 750 mm) traduisent un climat de type humide dont le nombre de mois secs varie de zéro à deux. La conductivité, faible, varie de 7,8 à 100 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$, le pH de 6,5 à 7,9. Le nombre d'espèces de plantes aquatiques ou semi-aquatiques fluctue de 4 à 22. La seule espèce caractéristique est l'hélophyte *Cyperus madagascariensis* Roem (Cyperaceae) . Ces plans d'eau, correspondant aux sites de moyenne altitude, se situent dans la formation dense humide sempervirente saisonnière (Faramalala, 1996) ou une forêt humide ou formation herbeuse dégradée (Moat et Smith, 2007). **(7)**. Type G : Il est constitué par des sites de basse altitude, (au-dessous de 300 m), à savoir Ambondromifehy, Andtanimandry, Ambatomahita, Ambodiroka, Botretreky, Ambondrofe Belango, Andramangoa, Andranolava et Andranonapelabe. Les berges ont des pentes faibles à moyennes. la conductivité varie de 19,3 à 422 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ et le pH de 6,8 à 8,8. Les précipitations varient de 600 à 1500 mm, le nombre de mois secs de 6 à 12. Le nombre d'espèces est compris entre 9 et 29. Une seule espèce est caractéristique exclusive : *Aniseia martinicensis* (Jacq.) Proisy (Convolvulaceae). Une seconde *Neptunia oleracea* Lour. (Fabaceae) est caractéristique préférentielle. Les milieux lenticques du type G, situés à des altitudes inférieures à 300 m, appartiennent à la formation végétale de l'ouest qui est la forêt dense sèche et formation secondaire (Faramalala, 1996) ou forêt sub-humide de l'ouest (Moat et al., 2007) dont la végétation climacique est une forêt sèche dense. **(7)**. Type H : Il correspond aux étendues côtières de basse altitude du Nord-est situées

entre Vohémar et Diego Suarez. Ce sont les quatre lacs d'Ambondromifehy. L'altitude est inférieure à 300 m. Les pentes des berges sont très faibles. La profondeur est peu importante (<1 m). Ils subissent le régime hydrologique du Nord-est. La conductivité est moyenne (380 à 1190 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$), le pH basique (7,1 à 8,33). Les précipitations moyennes annuelles varient entre 1250 mm et 1500 mm. Le nombre d'espèces varie entre 7 et 17. *Bacopa monnieri* (L.) Wettst (Scrophulariaceae), *Neptunia oleracea* (Lour), *Marsilea diffusa* Lepr. (Marsileaceae) sont les espèces caractéristiques préférentielles ; *Lagarosiphon madagascariensis* Casp. (Hydrocharitaceae) est l'espèce exclusive ; toutes sont des hydrophytes. Les plans d'eau de type H, sont situés dans la savane boisée de l'ouest (Faramalala, 1996) ou la forêt sub-humide de l'ouest (Moat et Smith, 2007).

Ainsi, il y existe une bonne superposition entre la biotypologie des milieux lenticques Malgaches et la division phytogéographique de Faramalala (1996) ou celle de Moat et al. (2007).

Discussions

Représentativité de l'échantillonnage

Soixante seize milieux lenticques répartis sur tout le territoire Malgache ont été visités. Les zones de densité les plus fortes en lacs, étangs et marais ont été les mieux échantillonnées, c'est le cas de régions d'Antananarivo, de Mahajanga et d'Antsiranana. Cependant, 126 espèces de plantes aquatiques sur les 338 connues, ont été recensées dans le cadre de cette étude. Ce chiffre est faible et expliqué par les faits suivants : **(1)**. certaines plantes sont annuelles et passent une partie de leur vie sous forme de graines, elles sont donc, durant ces périodes, absentes des relevés; ainsi plusieurs visites par an seraient nécessaires pour réaliser un inventaire exhaustif ; **(2)**. 65% des espèces aquatiques malgaches se rencontrent dans les marais, seules 10% des espèces sont propres aux lacs. Or 8 marais seulement ont été visités. D'autres marais méritent d'être étudiés à Madagascar.

Diversité spécifique

Six espèces envahissantes se rencontrent souvent dans les milieux lenticques étudiés. Il s'agit de *Eichhornia crassipes*, *Ludwigia adscendens* subsp. *diffusa*, *Pistia stratiotes*, *Nymphaea stellata*, *Nymphaea lotus*, et *Salvinia hastata*. Dans les milieux lenticques où elles sont présentes, au moins l'une d'entre elle envahit les eaux libres. Elles se multiplient par voie végétative (stolon) en plus de la multiplication sexuée par graines ; ceci avec une efficacité très rapide par rapport aux autres plantes aquatiques. Par conséquent, la compétition interspécifique empêche la présence ou l'apparition des autres plantes. Outre ces espèces envahissantes, la présence des héliophytes augmente la diversité spécifique dans un milieu donné. Il est vrai que la biologie et le mode de dispersion des espèces aquatiques expliquent leur diversité dans un milieu donné. Les graines des héliophytes sont souvent des akènes, possédant la faculté de se propager à grande distance. Il reste à découvrir la capacité que possèdent les diaspores à séjourner dans l'eau et la durée de leur pouvoir germinatif. La connaissance de cette capacité de survie des diaspores permettrait d'expliquer la distribution géographique des espèces.

Eichhornia crassipes se rencontre sur tous les types de milieux lenticques notamment les sites E, F, G et H, sauf les sites de haute altitude à 2163 m et les milieux lenticques salés (type B) et même les chapelets littoraux.

Richesse spécifique

On constate que la diversité spécifique n'est pas fonction de la superficie. Nous avons rencontré : 29 espèces dans deux sites dont les superficies sont respectivement de 0.57 km² et 24 ha, 35 espèces dans un site dont la superficie est 30.91 km² et 42 espèces dans un site dont la superficie est égale à 231.31 km². Il est vrai que le plus grand lac malgache, le lac Alaotra (avec une superficie égale à 231.31 km²) est le plus riche en espèces; mais le lac Itasy avec une superficie de 30.91 km² possède une richesse spécifique égale à 35, le lac peu profond d'Andranolava (n°59) avec une superficie égale à 0.57 km² contient 29 espèces. De même, le lac Ilemona (n°5) avec une superficie de 0.22 km² possède 22 espèces tandis que le lac Andranomena (n°4) avec une superficie de 0.86 km² ne possède que 7 espèces. Le lac

salé Ihotry (n°61) avec une superficie de 97.16 km² n'en possède que 12. Ainsi, la diversité spécifique n'est pas corrélée à la superficie.

Endémisme

Malgré l'isolement ancien de Madagascar avec les autres éléments du Gondwana, les espèces endémiques malgaches ne représentent que 39 % des formes aquatiques (128 espèces sur les 338 recensées). Ce nombre est faible par rapport à celui des plantes terrestres (81 %). Le grand nombre d'espèces à large distribution s'explique, d'une part, par le mode de fonctionnement des milieux lenticules et, d'autre part, par un facteur physique : à Madagascar, les milieux lenticules isolés sont peu nombreux: la plupart d'entre eux sont alimentés par des rivières ou des fleuves. Selon Ferry *et al.* (1999), ce faible nombre d'espèces aquatiques endémiques (par rapport aux plantes terrestres) pourrait être dû aux variations climatiques qui se sont produites au moins pendant le quaternaire. A certaines époques, des lacs ont probablement été complètement asséchés ou, au contraire, certains lacs ont connu une extension plus importante qu'actuellement. Ces variations se sont produites pendant des périodes relativement longues (plusieurs centaines d'années à plusieurs millénaires). Alors que les plantes terrestres ont pu trouver des refuges dans des zones plus adaptées à leur maintien, quelques années déficitaires du point de vue pluviométrique peuvent causer l'assèchement complet d'un lac et la disparition des plantes aquatiques. Le lac Ihotry, par exemple, dont les variations saisonnières sont déjà particulièrement importantes, a connu des périodes d'assèchement complet au cours de l'époque historique.

Compétition interspécifique ; espèces envahissantes et dégradation des bassins versants

Les caractéristiques physiques et chimiques des eaux douces varient en fonction de plusieurs facteurs tels que la nature des substrats géologiques et pédologiques des bassins versants, les conditions climatiques, les diverses influences humaines, la nature et la densité des couvertures végétales.

La compétition entre espèces a une influence sur la richesse spécifique : une espèce envahissante empêche le développement des autres, ce qui entraîne une baisse de la richesse spécifique. C'est le cas des milieux lenticules du type B où les sites (n°61) et (n°62) ont respectivement 12 et 14 espèces alors que les sites moins saumâtres (n°63 et 64) n'en ont que 2. *Bacopa monnieri* y envahit toute la surface et *Cyperus javanicus* en occupe les berges. Des berges à pente très faible, presque nulle, une faible profondeur (0.70 m) et une conductivité égale à $8320 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ (valeur plus faible que celle des autres sites 61 et 62), sont des conditions très favorables au développement de *Bacopa monnieri*.

De même, l'envahissement par des hydrophytes flottantes libres telles *Salvinia hastata* et *Eichhornia crassipes* des milieux de faible profondeur y empêche le développement d'autres espèces ; ceci explique, par exemple le faible nombre d'espèces du lac Betsioky. Le même raisonnement est valable pour les autres sites où *Eichhornia crassipes*, *Salvinia hastata*, *Pistia stratiotes*, *Ludwigia diffusa* var. *adscendens*, et *Nymphaea spp.*. Pour le biotype E, l'environnement des sites est constitué par des terrains de culture parfois même dénudé ; celui du type F est caractérisé par des plantations de *Pinus sp.* ou des villages. Dans ces deux cas, l'une des espèces envahissantes au moins est présente. Pour les sites du type G, l'environnement est caractérisé par une formation dense sèche. Cependant, des espèces envahissantes sont également présentes. On peut avancer comme explication le déboisement des bassins versants, c'est le cas du lac Ravelobe, qui est envahi par *Eichhornia crassipes* (figure 4). En 1997, aucune partie de la surface du lac n'a été envahie par la jacinthe d'eau (observation personnelle). Actuellement 1/3 de la surface est recouverte par la jacinthe d'eau. Nous avançons l'explication suivante : une partie de la forêt de l'Ankarafantsika est parcourue annuellement par le feu (sauf l'année dernière). L'érosion causée par la dégradation forestière entraîne la sédimentation dans le lac, et y favorise l'installation de la jacinthe d'eau. En plus de la jacinthe d'eau, l'installation des héliophytes telles que *Phragmites mauritianus* et *Mimosa pudica*, sont favorisées. Le même phénomène s'est produit dans le lac Stormaren en Suède : la dégradation de la forêt et des arbres autour du site favorise la régénération de *Phragmites australis*

(Bertilius et Roberg, 2002). Or, l'envahissement de ces espèces exotiques modifie l'écosystème aquatique, ayant des impacts sur la faune endémique tels que les poissons ou les oiseaux. Dans le cas du lac Ravelobe, une diminution non négligeable des effectifs ainsi que de la taille des poissons endémiques est constatée depuis 15 ans par les pêcheurs et les villageois d'Ampijoroa. On y remarque également l'abandon de dortoirs et de sites de nidification par les oiseaux et la diminution du niveau des eaux (figure 5). Ces dégradations du milieu sont entraînées par la sédimentation, laquelle favorise l'envahissement par la jacinthe d'eau qui empêche la capture des poissons par les oiseaux.

Bien que les espèces aquatiques soient ubiquistes, la présence des espèces envahissantes sur presque tous les sites étudiés, explique la faible valeur de contribution (2 %) observées lors de l'analyse factorielle de correspondances ainsi que le faible nombre d'espèces caractéristiques pour chaque site.

Les descripteurs clés à l'origine de la typologie des milieux lenticques Malagasy

La figure 6 résume les descripteurs écologiques clés à la base de la typologie des milieux lenticques de Madagascar. La conductivité permet d'isoler les eaux lenticques saumâtres du type B des autres sites. Les sites du type B possèdent une conductivité élevée variant de 8310 à 38250 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ tandis que celle des autres plans d'eaux est faible ou moyenne, variant de 7.8 à 17200 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$. Parmi les eaux douces, l'altitude permet de discriminer trois groupes, le biotype C (altitude élevée égale à 2163 m), les biotypes E et F (avec une altitude moyenne de 750 à 1780 m), et les biotypes D, G et H (dont l'altitude est inférieure à 300 m). Les biotypes E et F diffèrent par leur origine d'une part (origine volcanique pour le type E et tectonique pour le type F), et par le nombre de mois secs d'autre part (moins de 2 mois secs pour le type F et de 5 à 7 mois secs pour le type E). La longueur de la saison sèche discrimine également le biotype D (2 mois secs) des biotypes G et H (7 mois secs). La conductivité est un bon critère car elle varie peu sur un même site ou en fonction de la profondeur. Elle demeure relativement stable au cours de l'année et ses valeurs ne sont significativement différentes que si le milieu est profondément modifié après

d'abondantes pluies, qui entraînent la dilution des sels. Inversement la conductivité augmente lorsque l'évaporation de l'eau est forte à la suite d'une période de sécheresse particulièrement sévère (Jérémie et Jeune, 1992). En comparaison, le pH et la transparence sont des paramètres instables, ils peuvent varier au cours d'une même journée. Ce qui fait que plusieurs séries de mesures sont nécessaires pour ces deux paramètres. C'est la raison pour laquelle nous ne les avons que peu pris en considération. Mais on sait qu'ils sont importants pour le développement des plantes immergées flottantes ou fixées. En réalité, ils sont eux-mêmes déterminés par une combinaison des facteurs géologiques (ou édaphiques), hydro-climatiques et écologiques (végétation du bassin versant) qui est plus sûrement et plus facilement intégrée à l'analyse par le recueil des données cartographiées existantes que des mesures ponctuelles et aléatoires réalisées sur le terrain.

D'après ces résultats, on peut conclure que les descripteurs à l'origine de la différence de composition floristique du biotype B sont la conductivité, la pluviométrie, le nombre de mois sec. . L'altitude est le descripteur du biotype C. Le nombre de mois sec et la conductivité sont les descripteurs du biotype D. Les descripteurs des biotypes E et F sont l'altitude et le nombre de mois sec.

Comparaison de la biotypologie botanique des milieux lenticques de Madagascar à celle bâtie avec d'autres critères hydrologiques.

Une correspondance est constatée en ce qui concerne la typologie des milieux lenticques de Madagascar à base de composition floristique et celle bâtie sur des critères à la fois géologiques, géomorphologiques et physico-chimiques de l'eau (Ferry et al., 1999). **(1)**. Les biotype C (haute altitude), H (basse altitude et saison sèche de 6 à 7 mois), E (moyenne altitude et sécheresse de 5 à 7 mois) et A (dépourvu de végétaux vasculaires) coïncident avec la classe des «lacs d'origine volcanique », à l'exception du site d'Alaotra (55) qui est classé parmi les «lacs d'origine tectonique ». **(2)**. **(2)**. Le biotype D (basse altitude et absence de mois secs) correspond aux «lacs littoraux et lagunes de l'Est ». **(3)**. Le biotype F (moyenne altitude et sécheresse de 0 à 2 mois) correspond aux « lacs d'origine tectonique » à l'exception du site 48 qui

appartient aux « lacs littoraux et lagunes de l'Est ». **(4)**. Les biotypes G (basse altitude et sécheresse de 6 à 7 mois) et B (forte conductivité, nombre de mois secs de 8 à 11 et faible pluviométrie annuelle) correspondent aux « lacs côtiers de l'Ouest ».

Mais, des différences locales existent. Le biotype B correspond aux « lacs côtiers de l'Ouest » dont les eaux sont chargées en éléments dissous et qui présentent une conductivité relativement importante. Cette conductivité élevée peut être due aux conditions géologiques (massifs karstiques), aux fortes évaporations à l'endoréisme (bassins dépourvus d'exutoire) ou à une combinaison de ces caractéristiques. C'est le cas des lacs Ihotry et de Tsimanampetsotsa qui diffèrent ainsi des autres lacs côtiers de l'Ouest. La conductivité du site de Kiliolio (n°57) qui est classé dans le biotype G, est anormalement faible car il bénéficie d'une alimentation en eau à partir du système dunaire voisin (Ferry et al, 1999).

Les « lacs d'origine volcanique » possèdent, en général, une conductivité faible (inférieure à $100\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$). C'est le cas des lacs volcaniques des hautes terres (le biotype E). Les lacs du Sud de la Montagne d'Ambre (biotype H) ont des conductivités relativement élevées qui sont dues au contact avec les massifs calcaires de l'Ankarana et de l'Andrafiarana.

Des ressemblances sont constatées entre les plans d'eau du type G et type D. Le biotype G coïncide bien avec « les lacs côtiers de l'ouest » et le biotype D coïncide avec les « lacs littoraux et lagunes de l'est ». Le biotype D est composé de plans d'eau en chapelet s'étendant le long de la côte Est, qui possèdent le même type d'alimentation en eau. Ils sont en communication avec les lagunes côtières. La conductivité de ces lacs est influencée par des intrusions marines, elle est donc relativement élevée sauf dans le cas du lac Loakangady (49) qui s'écarte du chapelet vers l'intérieur des terres. Sa conductivité de $370\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ semble faible par rapport aux eaux du même type.

Conclusion

La diversité floristique aquatique de Madagascar est menacée par les espèces envahissantes et le déboisement des bassins versants. Les espèces envahissantes

sont favorisées quand les milieux environnants sont dégradés ou dénudés. 59 sites avec 123 espèces ont été utilisés pour l'étude écologique des milieux lenticques de Madagascar en fonction de la végétation. Outre les types de milieux lenticques salés, l'espèce envahissante *Eichhornia crassipes* se rencontre sur tous les types de milieux lenticques. Ce travail a permis, à partir de l'étude floristique, la mise en évidence de huit types de milieux lenticques. Des correspondances existent entre deux typologies des lacs de Madagascar : l'une basée sur les critères géologiques, géomorphologiques et la physico-chimie de l'eau, l'autre basée sur la flore aquatique. Cependant, on note quelques différences locales en ce qui concerne les sites du type B et les sites du type H. De même, il existe une concordance générale entre les sept biotypes basés sur la flore aquatique et les grandes zones phytogéographiques terrestres. La richesse spécifique dépend de la géomorphologie du bassin c'est-à-dire de la pente des berges, de la présence éventuelle d'une zone temporairement inondée et de la compétition interspécifique. Elle n'est pas corrélée avec la superficie.

Au cours de cette étude, 37% des espèces aquatiques malgaches ont été inventoriées sur ou autour de 76 plans d'eaux continentaux. Un inventaire similaire des marais de la grande île reste à réaliser car nous savons que 65% des espèces végétales aquatiques sont des plantes de marais.

Des améliorations sont à apporter dans la méthodologie : des études réalisées pendant deux saisons différentes sont nécessaires pour obtenir de plus amples renseignements sur la flore aquatique. Il serait également nécessaire de disposer de valeurs physico-chimiques plus complètes pour mieux interpréter les résultats.

Des lacunes d'échantillonnages sont constatées pour les «dépressions périphériques de l'Ouest ». Il serait nécessaire d'échantillonner chaque origine des «lacs», afin d'avoir une meilleure comparaison des deux typologies.

Recommandations

Les différentes dépendances de l'homme aux milieux lenticques exigent à ce qu'ils soient conservés, afin d'éviter leur tarissement. Les recommandations suivantes sont avancées pour conserver nos milieux lenticques : **(1)**. Reboisement des bassins

versants, pour retenir le sol meuble et éviter l'érosion ; **(2)**. Sensibilisation des villageois pour respecter le calendrier de pêche, à conserver la forêt aussi bien sur les bassins versants que dans d'autres milieux ; **(3)**. Dès qu'on constate la présence d'une espèce envahissante, l'arrachage périodique est le seul moyen pour l'éradiquer ; si l'ampleur de l'envahissement est important, l'arrachage mécanique est le seul moyen efficace ; **(4)**. Apprendre aux gens comment valoriser la jacinthe d'eau pour le bétail par exemple, permet de diminuer la surface envahie et les encourage pour un arrachage manuel de temps en temps. Ce qui permet une certaine aération pour la faune qui vit dans le milieu, et un espace pour le développement des autres espèces végétales.

D'autres objectifs pourraient être envisagés pour l'écologie de la flore aquatique, la recherche pharmacologique des plantes aquatiques utilisées dans la médecine traditionnelle ; l'évaluation du risque de prolifération des espèces envahissantes.

Références bibliographiques

Cook, C.D.K., 1996. Aquatic and wetland plants of India : a reference book and identification manual for the vascular plants found in permanent or seasonal fresh water in the subcontinent of India south of the Himalayas. Oxford University Press, Oxford New York : 385 pp.

Bertilius, K., Roberg E. 2002. Wetland plants, life histories and distribution patterns. Project course in biology. University of Kalmar. 10p.

Duvigneaud P. 1980. La synthèse écologique. Ed. Odin, Paris, 380 pp.

Faramalala, M.H. 1988. Étude de la végétation de Madagascar à l'aide des données spatiales. Thèse de Doctorat d'État. (non publiée) Toulouse, France. 167 p + annexes.

Faramalala M.H. 1996. Formations végétales de Madagascar.

Felzines, J.C., 1979. L'AFC et l'information mutuelle entre les espèces et les facteurs du milieu : application à l'écologie des macrophytes aquatiques et palustres. *Bull. Soc. Bot. Nat. Fr.*, 32 (3-4) : 39-63.

Felzines, J.C., 1977. Analyse des relations entre la minéralisation des eaux douces stagnantes et la distribution des végétaux qui les peuplent. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, sér.12, (18) : 221-254.

Felzines, J.C., 1981. Un traitement des profil écologique des macrophytes à l'aide de l'analyse factorielle des correspondance et de l'analyse hiérarchique in studies on aquatic vascular plants. J.J. Symoens, S.S. Hooker & P. Compere, Royal botanical society of belgium, Brussels : 241 -248.

Fenelon. 1982. Qu'est-ce que l'analyse des données ? édition Lefonen, France, 515p.

Ferry L., L. Robison, H. Ranarijaona, F. Gasse, 1999. Les lacs de Madagascar : présentation et typologie (unpubl.). Rapport Laboratoire Hydrologie , Montpellier : 13 pp.

Jeremie, J. & Jeune B., 1992. Végétation des milieux aquatiques stagnants des Petites Antilles et relation entre la minéralisation des eaux et la distribution des macrophytes. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. Paris*, 4^e sér., 14 (2) : 297-330.

Jeremie, J. & Raynal-Roques, A. 1981. Dynamique de la végétation des mares de dolines aux Petites Antilles. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.*, Paris, sér. 4 (3) : 259-280 .

Moat J. et Smith P. et al. 2007. Atlas de végétation de Madagascar.

Spence, D.H.N. 1982. The zonation of plants in freshwater lakes. *Adv. ecol. res.*, 12, : 37-124.

Symoens, J., 1988. Vegetation of inland waters, vol. 15/1, Londres : 379 pp.

Vaquer et al., 1991. Spatial distribution of aquatic macrophytes in the récent reservoir of Ste Croix, Provence, France, in *Hydroécologie*, tome 3, vol. 1 : 127-145.

Radaniela, A.H. 1988. Utilisation de la jacinthe d'eau en alimentation du lapin. (unpubl.) Mémoire de fin d'étude. Antananarivo, Madagascar.

Ranarijaona, H.L.T. 1999. La flore des milieux lenticques malgaches (lacs, marais, étangs) : essai de typologie. (unpubl.). Thèse de Doctorat du 3^{ème} cycle Université d'Antananarivo, Madagascar.

Raynal-Roques, A. 1981 - Contribution à l'étude biomorphologique des angiospermes aquatiques tropicales. Essai d'analyse et d'évolution. Vol I, II, (unpubl.), Thèse.

Liste des figures

Figure 1 : Carte de Madagascar présentant les soixante seize sites étudiés.

Figure 2 : Biotypologie des milieux lenticques basée sur la flore aquatique.

Figure 3a : Mise en évidence des milieux lentiques A et B. Plan 1 x 2 de l'Analyse Factorielle des Correspondances.

Figure 3b : Mise en évidence des milieux lentiques C et D. Plan 1 x 2 de l'Analyse Factorielle des Correspondances.

Figure 3c : Mise en évidence des milieux lentiques de types C, E, F, G et H. Plan 1 x 3 de l'analyse Factorielle des Correspondances.

Figure 4 : La c Ravelobe envahi par la jacinthe d'eau.

Figure 5 : Lac Ravelobe avec les nids d'oiseaux, auxquels l'eau de surface libre est envahie par *Eichhornia crassipes*.

Figure 6 : Typologie floristique des milieux lentiques exprimée en fonction de descripteurs écologiques.

Liste des tableaux

Tableau 1 : Les différentes classes de descripteurs.

Tableau 2 : Richesse floristique des macrophytes dans les 76 milieux lentiques étudiés.

Tableau 3 : Pourcentage des macrophytes suivant la division phytogéographique terrestre.

Remerciements

Cette étude fait partie des programmes "Biodiversité et biotypologie des eaux continentales de Madagascar " et " Lacs et paléoclimats ". Nous tenons a remercier l'IRD et son équipe, notamment Messieurs Luc FERRY et J.M. ELOUARD, G.S. Andrianasetra ainsi que Mesdames France RAKOTONDRAINIBE, Hary VOLOLONIAINA JEANNODA et Monique SIMIER ; ANDRIANASETRA S. pour leur aide, conseils et assistance dans la réalisation des missions de terrain et le traitement des données.