



Dynamiques environnementales

Journal international de géosciences et de l'environnement

43-44 | 2019

Un patrimoine unique à partager et à protéger

Rôle de l'histoire du paysage sur la diversité des macrophytes dans les lacs du littoral Aquitain

The role of historical landscape on macrophyte diversity of coastal Aquitaine lakes

Aurélien Jamoneau, Liess Bouraï, Lise Devreux, Louise Percaille, Audrey Queau et Vincent Bertrin



Édition électronique

URL : <https://journals.openedition.org/dynenviron/3434>

DOI : 10.4000/dynenviron.3434

ISSN : 2534-4358

Éditeur

Université d'Orléans

Édition imprimée

Date de publication : 6 octobre 2019

Pagination : 32-51

ISSN : 1968-469X

Référence électronique

Aurélien Jamoneau, Liess Bouraï, Lise Devreux, Louise Percaille, Audrey Queau et Vincent Bertrin, « Rôle de l'histoire du paysage sur la diversité des macrophytes dans les lacs du littoral Aquitain », *Dynamiques environnementales* [En ligne], 43-44 | 2019, mis en ligne le 01 avril 2022, consulté le 09 avril 2023. URL : <http://journals.openedition.org/dynenviron/3434> ; DOI : <https://doi.org/10.4000/dynenviron.3434>

Ce document a été généré automatiquement le 9 avril 2023.



Creative Commons - Attribution - Pas d'Utilisation Commerciale - Pas de Modification 4.0 International - CC BY-NC-ND 4.0

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>

Rôle de l'histoire du paysage sur la diversité des macrophytes dans les lacs du littoral Aquitain

The role of historical landscape on macrophyte diversity of coastal Aquitaine lakes

Aurélien Jamoneau, Liess Bouraï, Lise Devreux, Louise Percaille, Audrey Queau et Vincent Bertrin

NOTE DE L'AUTEUR

Cet article est une version francisée et adaptée de Jamoneau, A., Bouraï, L., Devreux, L., Percaille, L., Queau, A., & Bertrin, V. (2021). Influence of historical landscape on aquatic plant diversity. *Journal of Vegetation Science*, 32(1), e12839.

Les auteurs tiennent particulièrement à remercier l'agence de l'eau Adour-Garonne pour son soutien financier, Kevin Petit et Daniel Uny pour leur soutien avec le système d'information géographique, Sébastien Boutry pour son aide sur la réalisation des graphiques, Hilaire Drouineau pour ses discussions statistiques et Jeanne Dachary-Bernard pour son aide dans la recherche de littérature socio-économique.

Introduction

- 1 En Europe, les paysages ont été modelés par les activités humaines depuis des milliers d'années, mais ces changements paysagers sont considérés comme particulièrement impactant pour les écosystèmes depuis le début de la révolution industrielle, et se sont considérablement amplifiés depuis la fin de la seconde guerre mondiale (Antrop, 2005). Ainsi, l'artificialisation des territoires ne cesse de progresser dans la plupart des régions de France (Lee & Slak, 2007) et, sur la façade atlantique, le développement des

moyens de transport et l'avènement des congés payés ont particulièrement accentué ces changements paysagers, en raison de la forte pression touristique qui s'est développée ces dernières décennies (GIP Littoral Aquitain 2015). L'explosion de cette pression anthropique liée à l'attractivité du territoire a des conséquences fortes sur les écosystèmes et la biodiversité, et en particulier sur les systèmes aquatiques qui, par nature, représentent le réceptacle de l'ensemble de ces activités.

- 2 A l'échelle mondiale, les milieux aquatiques sont les milieux les plus menacés par les activités humaines (Reid et al., 2018) alors qu'ils offrent une quantité importante de services écosystémiques (Reynaud & Lanzanova, 2017). La nécessité de mieux gérer et préserver ces milieux est donc primordiale et s'exprime localement par les nombreuses mesures prises à l'échelle territoriale. Cependant, pour mieux gérer et préserver ces milieux, il est nécessaire de comprendre leurs fonctionnements et leurs réponses face aux différentes pressions anthropiques.
- 3 En général, la réponse des communautés biologiques aquatiques est étudiée au regard des variables chimiques (e.g la qualité de l'eau et des sédiments) et/ou physiques (e.g l'hydrodynamique) sur une période temporelle synchrone (i.e. les dates de mesures des variables biologiques et environnementales sont identiques ou très proches). Pourtant, la réponse des communautés biologiques face à différentes pressions n'est pas toujours immédiate, et en particulier pour des organismes à longue durée de vie et long cycle de développement. Ainsi, la disparition d'une espèce suite à une modification de son habitat peut prendre un certain temps, pouvant aller jusqu'à plusieurs décennies : c'est la « dette d'extinction » (Tilman et al., 1994). A l'inverse, la capacité des organismes à coloniser de nouveaux habitats dépend de leurs capacités de dispersion et le temps nécessaire à cette colonisation peut parfois être assez long : c'est le « crédit d'immigration » (Jackson & Sax, 2010). Par conséquent, la biodiversité observée est non seulement contrainte par les caractéristiques environnementales actuelles mais dépend aussi des pressions passées et de l'histoire environnementale du milieu.
- 4 Le rôle de l'histoire environnementale sur l'assemblage des communautés a fait l'objet de nombreuses recherches pour les écosystèmes terrestres (Foster et al., 2003), et en particulier forestiers (Dupouey et al., 2002 ; Hermy & Verheyen, 2007 ; Jamoneau et al., 2011 ; Peterken & Game, 1984). En revanche, les études s'intéressant à l'importance des facteurs historiques sur l'assemblage des espèces aquatiques restent à ce jour rares (Maloney et al., 2008). Dans les écosystèmes aquatiques lacustres, l'histoire environnementale est souvent étudiée au travers des approches paléo-limnologiques visant à reconstruire les écosystèmes passés (souvent sur des périodes de temps géologiques) sans nécessairement relier cette histoire aux communautés observées actuellement.
- 5 Dans les écosystèmes lacustres, des études géochimiques montrent cependant l'existence d'une temporalité importante dans les flux et le stockage des nutriments. L'accumulation du phosphore dans les sols liée aux activités humaines est importante, et est continuellement transférée vers les écosystèmes aquatiques. Bennett et al. (1999) estiment par exemple, que pour un lac du nord des Etats-Unis, plus de dix années seraient nécessaires pour retrouver des concentrations équivalentes à celles d'il y a 30 ans si tous les apports du bassin versant cessaient immédiatement. D'autres études sur des écosystèmes européens montrent également qu'il faudrait probablement plusieurs décennies avant que la réduction des apports de phosphore du bassin versant ne s'observe dans la colonne d'eau (Jeppesen et al., 2005 ; Sand-Jensen, Bruun & Bastrup-

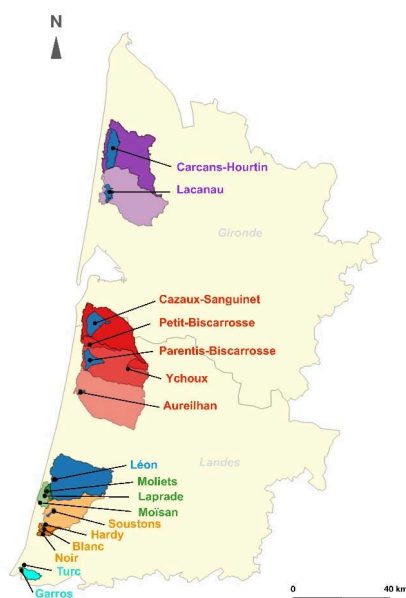
Spohr 2017). Les végétaux aquatiques étant reconnus comme fortement dépendants des conditions physico-chimiques, et notamment de la quantité de nutriments disponible (Bornette & Puijalon, 2011), un délai de réponse de ces communautés biologiques face aux changements environnementaux est donc vraisemblable (effet indirect lié au temps de latence de la composition physico-chimique).

- 6 Les macrophytes représentent un modèle intéressant pour étudier ces dynamiques temporelles et les délais de réponse des communautés associées, car ce sont des organismes généralement pérennes avec une forte reproduction clonale (Barrett, Eckert & Husband, 1993 ; Hutchinson, 1957 ; Santamaría, 2002). En admettant que la clonalité puisse permettre une plus longue survie des populations en limitant les éventuels problèmes de recrutement dans des habitats non-favorables (van Groenendael et al., 1996), les macrophytes sont donc susceptibles de répondre de manière asynchrone aux pressions environnementales (effet direct lié aux traits d'histoire de vie des espèces). Quelques rares études semblent en effet confirmer de tels délais de réponses, notamment grâce à des suivis sur le long terme que ce soit dans un lac danois (Sand-Jensen et al., 2008 ; Sand-Jensen et al., 2017) et dans un lac tchèque (mais uniquement pour une population de macrophyte, Čtvrtlíková et al., 2016).
- 7 Une méthode relativement commune pour étudier l'influence des pressions anthropiques passées consiste à utiliser l'occupation du sol passée (autour de l'objet d'étude) comme un indicateur des pressions historiques. Par exemple, Martin et al. (2011) ont étudié l'influence des changements d'occupation des sols sur la composition chimique de l'eau dans plusieurs bassins versants de la région des Grands Lacs aux Etats-Unis, et ont trouvé un effet significatif de l'occupation du sol passée sur cette composition. De même, Harding et al. (1998) ont montré un effet plus important du paysage passé que du paysage présent sur les communautés de macro-invertébrés et de poissons (voir aussi Maloney & Weller, 2011).
- 8 Bien que les communautés de macrophytes soient influencées par les caractéristiques paysagères contemporaines (Cheruvilil & Soranno, 2008 ; Joniak, Kuczyńska-Kippen & Gałka, 2017 ; Sun et al., 2019), l'histoire du paysage sur ces communautés biologiques n'a, à notre connaissance, jamais été étudiée. Seuls Ořaheřová et al. (2011) et Papastergiadou et al. (2007) ont étudié les changements paysagers en lien avec les changements biologiques au cours des dernières décennies mais ne se sont pas directement intéressés à l'influence des caractéristiques passées sur la diversité actuelle.
- 9 L'objectif de cette étude est donc dans un premier temps, de dresser un état des lieux de la dynamique paysagère depuis 1945 sur les bassins versants de 17 lacs et étangs du littoral aquitain. Bien que l'on puisse présupposer une forte augmentation de la pression anthropique (urbanisation et cultures, Lee & Slak, 2007), nous chercherons ensuite à quantifier l'impact de ces changements sur la biodiversité des macrophytes présents dans ces lacs et étangs. En particulier, nous chercherons à mesurer l'importance relative de l'occupation du sol passée et présente, ainsi que des caractéristiques chimiques et physiques des masses d'eau, sur la richesse et la composition des communautés de macrophytes.

La dynamique paysagère

- 10 Dans le cadre de cette étude nous avons étudié la dynamique paysagère dans les bassins versants de 17 lacs et étangs du littoral aquitain représentant une superficie totale d'environ 2 500 km² (Fig. 1). L'occupation du sol a été reconstruite visuellement grâce aux photos aériennes disponibles pour 1945, 1965, 1985 et 2002 sur l'ensemble des bassins versants. Six typologies ont été retenues pour la digitalisation : les 'forêts' représentant à la fois les forêts décidues et les plantations de pins maritimes caractéristiques des départements du Sud-Ouest de la France, les 'prairies' représentant les espaces semi-naturels tels que les végétations types 'landes', les zones humides et les pâtures, les 'champs cultivés' représentant les espaces caractérisés par une agriculture plutôt intensive, les espaces 'urbains' représentant les surfaces complètement urbanisées telles que les bâtiments, les routes et les chemins, les espaces 'semi-urbains' incluant par exemple les jardins, les parcs, les campings ou les golfs et les surfaces en eau libre majoritairement représentées par nos lacs d'étude. La digitalisation a été réalisée à une échelle inférieure au 1:5000. Afin de réduire l'incertitude liée à la précision des images les plus anciennes et à leur interprétation, l'information géographique a été dégradée à la maille du pixel de 50x50 m avant d'être intégrée dans la suite des analyses.

Figure 1 : Localisation des 17 lacs et étangs étudiés et des bassins versants correspondants dans les départements de la Gironde et des Landes. Les 17 bassins versants sont intégrés dans un ensemble de 6 grands bassins versants emboîtés : 1/ Carcans-Hourtin et Lacanau ; 2/ Cazaux-Sanguinet, Petit-Biscarrosse, Ychoux, Parentis-Biscarrosse, et Aureilhan ; 3/ Léon ; 4/ Moliets, Laprade et Moïsan ; 5/ Noir, Blanc, Hardy et Soustons et 6/ Turc et Garros (Figure adaptée de Jamoneau *et al.*, 2021).

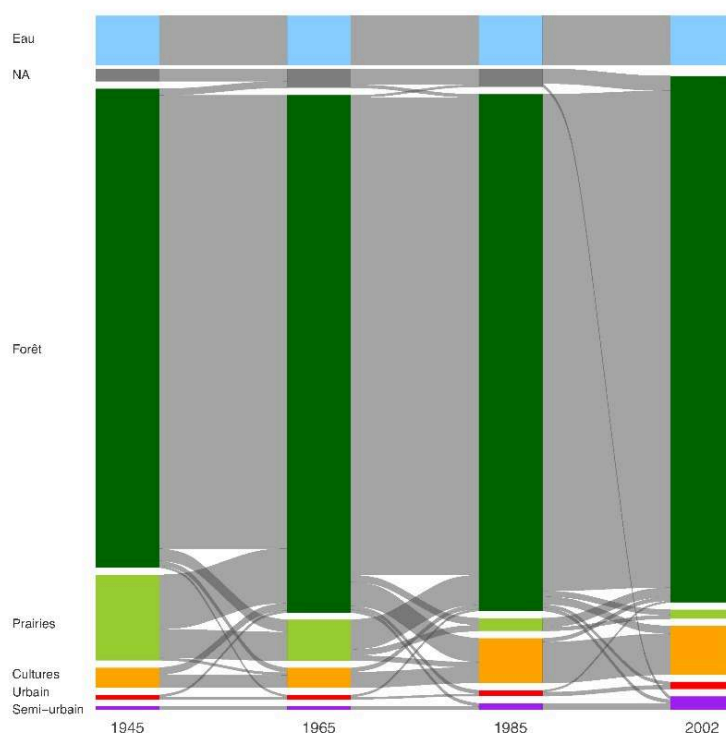


- 11 Les bassins versants des lacs et étangs étudiés sont essentiellement occupés par la forêt et notamment les plantations de pins maritimes qui représentent plus de 75 % du

paysage actuel (Fig. 1). L'agriculture intensive occupe environ 8 % du territoire et les surfaces en eau libre environ 7 %. Les autres typologies d'occupation du sol représentent moins de 5 % du territoire.

- 12 Même si la surface dédiée à la sylviculture reste relativement stable au fil du temps (Fig. 2 et 3), les zones de culture, les espaces urbains et semi-urbains ont fortement augmenté depuis 1945 (Fig. 3), en s'étendant essentiellement sur les espaces initialement occupés par la forêt et les plantations de pins (Fig. 2). Les centres urbains déjà existants se sont agrandis, les hameaux ou les habitations dispersées au sein des milieux forestiers ont grossi et sont devenus des villages. Ces résultats sont en accord avec la dynamique observée à l'échelle mondiale (Song et al., 2018), et sont amplifiés, dans notre région d'étude, par la forte attractivité économique de la métropole bordelaise et par l'important développement des activités touristiques et des résidences secondaires sur le littoral (GIP Littoral Aquitain, 2015). Par exemple, beaucoup de communes voient leur population être multipliée par plus de 10 pendant la saison estivale, avec les conséquences correspondantes sur les écosystèmes aquatiques (activités récréatives, rejets domestiques, pollutions chimiques ...).

Figure 2 : Diagramme de Sankey représentant la dynamique paysagère (barres et flux en %) entre les différentes périodes d'étude (1945, 1965, 1985 et 2002). Seuls les flux supérieurs à 0,25 % sont représentés sur la figure. NA indique les surfaces qui n'ont pas pu être digitalisées en raison de l'absence de photographies aériennes sur certaines zones militaires. La plupart de ces zones étant des espaces forestiers.

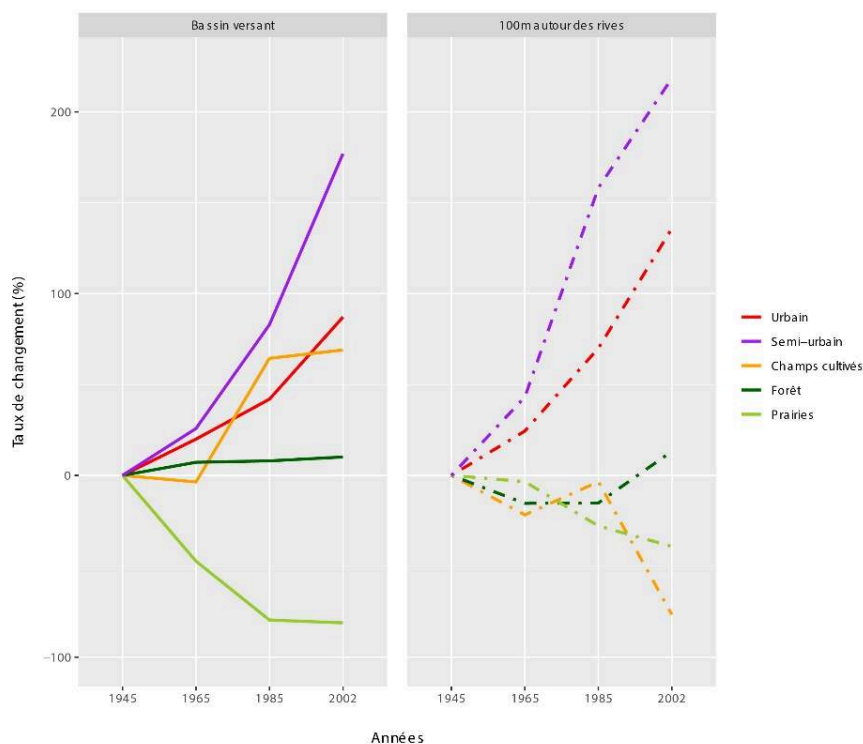


- 13 A l'inverse, les espaces semi-naturels ont fortement régressé depuis 1945 (Fig. 2 et 3) et en particulier pour les bassins versants de Carcans-Hourtin et Lacanau (Jamoneau et al., 2021). Dans la région d'étude, cette dynamique est beaucoup plus ancienne que celle observée après la seconde guerre mondiale puisque depuis le XVIIe siècle, la végétation de landes associée aux pratiques agro-pastorales est progressivement remplacée par la culture de pins (Jolivet et al., 2007 ; Sargos, 1997). Cette conversion s'est fortement

accentuée au XIXe siècle suite aux plans de Brémontier et Chambrelent qui ont continué l'assèchement de la lande marécageuse par l'aménagement de canaux de jonction entre les plans d'eau associé à la création d'un réseau dense de crastes, de berles et de fossés connectés aux cours d'eau naturels et reliés, directement ou non, aux plans d'eau (Sargos, 1997). Plus récemment et depuis 1945, l'abandon des pratiques agricoles traditionnelles, en particulier le long des rives est des lacs, a participé à la fermeture naturelle de ces milieux et à sa conversion en végétation forestière (Tourneur, 2012). Nos résultats confirment cette tendance puisque l'on observe que la majorité des espaces semi-naturels de notre zone d'étude a disparu au profit des plantations de pins et de forêt (Fig. 2).

- 14 On peut cependant souligner que, dans notre étude, la proportion d'habitats semi-naturels ou prairies en 1945 est peut-être légèrement surestimée, en raison des incendies importants qui ont eu lieu à cette période. En Gironde, les incendies ont en effet détruit plus de 500000 ha de forêt entre 1937 et 1947 (Sargos, 1997), et en raison de la qualité des images aériennes à cette période, ces surfaces incendiées ont potentiellement été qualifiées de landes. Néanmoins, des études plus locales confirment la disparition de ces espaces (Office National des Forêts, 2010 ; Office National des Forêts, 2014 ; Rabourdin, 2017), suggérant que, même si la proportion de prairies et de milieux ouverts semi-naturels en 1945 est surestimée, la tendance globale observée (*i.e.* forte diminution de ces surfaces) reste une forte réalité sur les bassins versants des lacs et étangs du littoral aquitain.
- 15 La disparition des milieux semi-naturels s'inscrit complètement dans un contexte plus global, à l'échelle nationale, où les milieux ouverts, et notamment les zones humides, disparaissent progressivement suite aux changements d'usage des sols (Bernard, 1994). Outre le fait que ces espaces semi-naturels abritent une diversité biologique importante, ils occupent également un rôle fonctionnel considérable pour les écosystèmes. Ils participent, par exemple, à la régulation des crues en limitant le ruissellement, à la filtration des intrants en provenance du bassin versant, ils forment des habitats temporaires pour certaines espèces (zones de frayères pour les poissons) ou des zones de refuge pour certaines espèces végétales aquatiques. La disparition de ces espaces, observée sur les rives des lacs et étangs aquitains, ne se traduit donc pas seulement par une perte de biodiversité locale, mais influence plus largement le fonctionnement de l'ensemble de l'écosystème aquatique.

Figure 3 : Taux de changement (en %) des différentes classes d'occupation du sol par rapport à 1945 en fonction des années sur l'ensemble du bassin versant (gauche) et dans une zone de 100 m autour des rives des lacs (droite).



- 16 À l'échelle du plan d'eau, l'artificialisation des berges et les nombreux aménagements créés pour les activités récréatives (zones de baignade, haltes nautiques, etc.) sont aussi une source importante de modification de l'occupation du sol et d'altération des écosystèmes. Alors que les habitats littoraux des lacs sont reconnus comme étant des « hotspots » de biodiversité (Vadeboncoeur et *al.*, 2011), ces altérations anthropiques modifient l'hydromorphologie et contribuent fortement aux pertes de diversité floristique et faunistique. C'est le cas notamment sur les rives et les zones littorales des lacs aquitains (Fig. 3) où les taux de changement d'occupation du sol vers des surfaces urbaines et semi-urbaines à proximité des berges (rayon de 100 m) sont beaucoup plus importants que les taux de changement à l'échelle du bassin versant. Ces altérations peuvent notamment être à l'origine d'une absence totale de végétation aquatique (e.g. plages), ou de la création de zones profondes, protégées des vents et des vagues qui favorisent l'installation et le développement des plantes exotiques à caractère envahissant (Bertrin et *al.*, 2018).

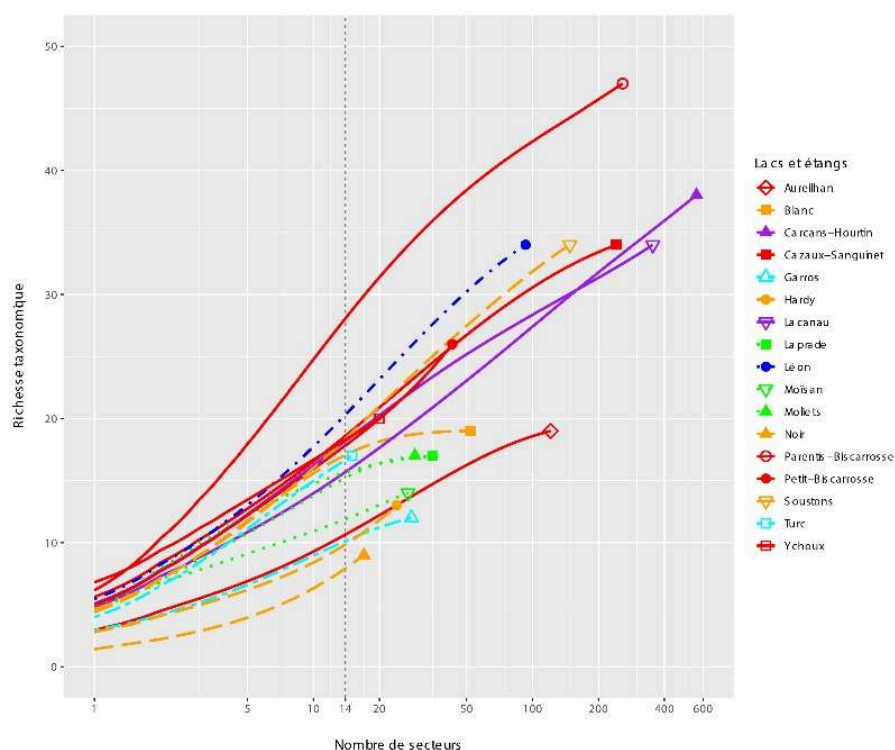
L'influence relative de l'occupation du sol passée sur la biodiversité

- 17 La présence-absence des taxons de macrophytes a été déterminée pour chaque plan d'eau le long de secteurs de 100 m de longueur répartis sur la totalité du périmètre (Bertrin et *al.*, 2018). Toutes les plantes aquatiques, amphibies et héliophytes visibles à l'œil nu (i.e. macrophytes) ont été relevées jusqu'à une profondeur de 1 m. Les arbres et les plantes déracinées n'ont pas été relevés. De même, les espèces exotiques

envahissantes ont été exclues des analyses car leur introduction dans les différents plans d'eau a été jugée trop récente eu égard à la période considérée dans cette étude. Les relevés ont été effectués pendant la saison estivale entre 1993 et 2011, mais la plupart des plans d'eau ont été échantillonnés entre 2009 et 2011 (Dutartre et al., 2014).

- 18 Au total, 83 taxons ont été identifiés dans les 17 plans d'eau. En raison de la forte différence de taille entre les différents plans d'eau et donc d'un nombre de relevés (i.e. secteurs) très différents, la richesse taxonomique a été estimée grâce à l'utilisation de courbes d'accumulation d'espèces (Fig. 4). En se basant sur une estimation de la richesse pour 14 secteurs, la richesse varie entre moins de 8 taxons pour l'étang Noir jusqu'à plus de 28 taxons pour le lac de Parentis-Biscarrosse. Ce sont en général les plans d'eau les plus grands qui portent la plus grande diversité, en raison vraisemblablement de la plus grande hétérogénéité d'habitats retrouvés dans ces lacs. On peut cependant relever quelques cas particuliers, comme celui de l'étang de Léon qui affiche une forte diversité par rapport à sa taille, alors qu'à l'inverse l'étang d'Aureilhan arbore une diversité particulièrement faible. La position de ce dernier dans le bassin versant (à l'aval de 4 autres plans d'eau) et la superficie correspondante très importante de son bassin versant comparativement à son volume peuvent notamment expliquer cette plus faible diversité.

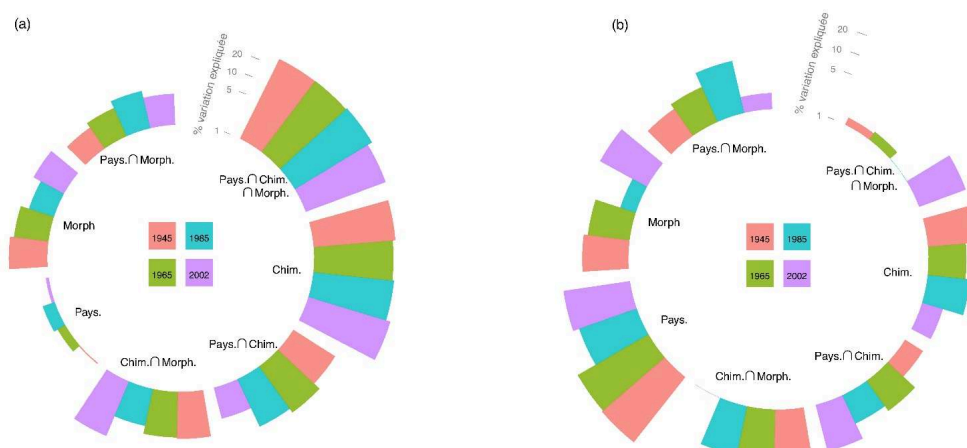
Figure 4 : Courbes d'accumulation d'espèces pour chaque plan d'eau (estimation avec la méthode exact, Chiarucci et al., 2008). La richesse taxonomique a ensuite été estimée à partir de ces courbes en utilisant un nombre fixe de 14 secteurs (correspondant au nombre minimal de secteurs du plus petit plan d'eau -1) avec un ajustement semi-logarithmique des données. Les différentes couleurs représentent les différents bassins versants emboîtés (rouge : Aureilhan, violet : Lacanau, bleu : Léon, orange : Soustons, vert : Moïsan, cyan : Turc).



- 19 Les forts changements paysagers n'ont pas été sans conséquences sur la biodiversité et notamment sur les communautés de macrophytes. Bien que la richesse de macrophytes estimée sur les 17 plans d'eau (Fig. 4) soit fortement expliquée par la concentrations en

nitrate dans l'eau (Fig. 5a), la composition chimique de l'eau¹ (concentration en phosphore et nitrates) est directement associée à l'occupation du sol, et en particulier à l'occupation du sol passée (Fig. 6). La concentration en nitrates est notamment fortement corrélée au pourcentage de champs cultivés dans le bassin-versant en 1945 et en 1965 et beaucoup moins en 2002 (i.e. celle associée à la période de quantification de la concentration). La concentration en phosphore est quant à elle davantage corrélée à l'occupation du sol récente qu'à celle passée, et uniquement associée à la proportion de surfaces urbaines et semi-urbaines dans le bassin versant (Fig. 6). Ces résultats sont en accord avec ceux de Martin et *al.* (2011) qui ont également mis en évidence un délai d'effet bien plus important pour les nitrates que pour le phosphore. Le mode de transfert différent de ces deux éléments chimiques permet d'expliquer cette corrélation : les nitrates sont principalement transférés par les aquifères (Martin et *al.* 2011) et ce transfert est reconnu pour être assez lent (Erostate et *al.*, 2018). En revanche, les différentes formes du phosphore sont transférées essentiellement par les eaux de surface et possèdent donc une vitesse de transfert beaucoup plus rapide. Le phosphore est ensuite stocké dans les sédiments (captés par les oxydes de fer) des plans d'eau réduisant ainsi la fraction disponible dans la colonne d'eau (Buquet et *al.*, 2017). Ce phosphore est cependant susceptible d'être relargué en cas d'épisodes hypoxiques, se révélant donc une potentielle menace pour l'ensemble de l'écosystème. En effet, les fortes concentrations de phosphore peuvent initier des processus d'eutrophisation (Pinay et *al.*, 2017), conduisant à un développement important de la production primaire (pouvant notamment entraîner des processus d'hypoxie et donc favoriser encore davantage le relargage) et au développement de cyanobactéries qui peuvent avoir des conséquences importantes sur l'écosystème et les activités humaines (voir Moreira et *al.* dans ce numéro).

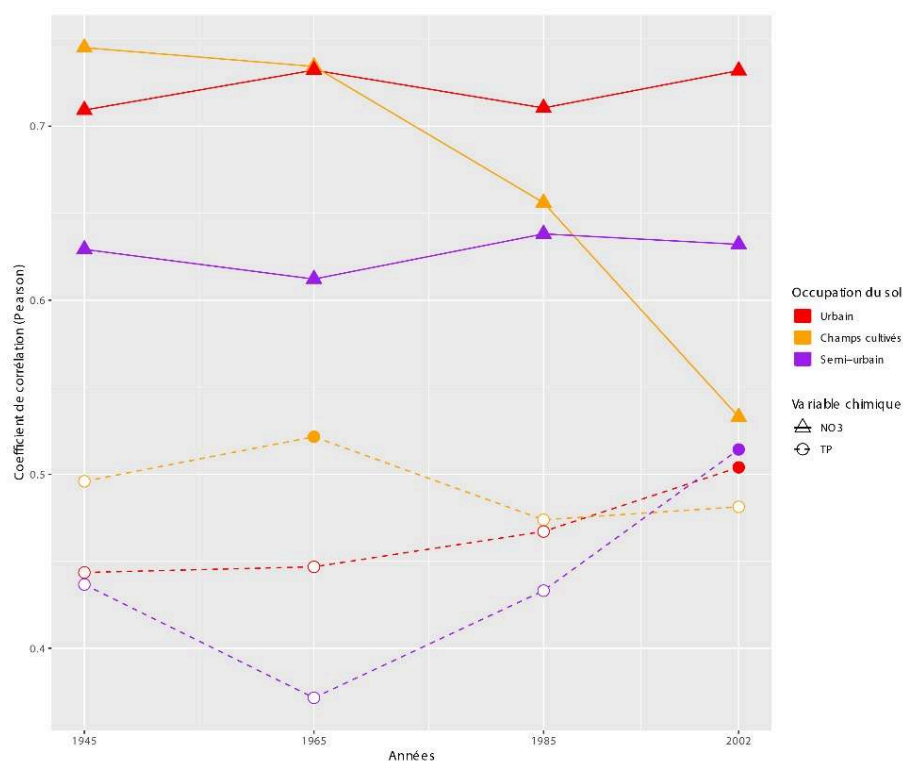
Figure 5 : Proportion de variance expliquée pour la richesse taxonomique (a) et la composition (b) des communautés de macrophytes, en fonction des caractéristiques chimiques ('Chim.'), morphologiques ('Morph.') et paysagères ('Pays.'). La partition de variance a été effectuée successivement en utilisant l'occupation du sol aux différentes dates (1945, 1965, 1985 et 2002). Les partitions de variance sur la richesse spécifique (a) ont été effectuées avec des modèles linéaires en utilisant respectivement la concentration en nitrates, la surface du lac et la somme des proportions occupées par des espaces urbains et semi-urbains comme variables chimiques, morphologiques et paysagères. Les partitions de variance sur la composition taxonomique ont été réalisées par des analyses de redondance (RDA), en utilisant comme variables chimiques la concentration en nitrates, en nitrites et en phosphore, comme variables morphologiques la surface du lac et son volume moyen et comme variables paysagères, la proportion de culture, d'urbain, de semi-urbain et de forêt pour le paysage ancien (1945, 1965 et 1985) et la proportion de prairies, d'urbain, de semi-urbain et de forêt pour le paysage récent (variables sélectionnées expliquant le mieux la composition).



- 20 Cette forte interaction entre l'occupation du sol passée et la composition chimique de l'eau influence fortement la richesse taxonomique des macrophytes (Fig. 5a) mais aussi sa composition (Fig. 3b). A ce propos, on peut noter que la proportion de champs cultivés en 1945 et 1965 est négativement corrélée à la richesse taxonomique des macrophytes, ce qui n'est pas le cas pour la proportion de surfaces cultivées plus récemment (1985 et 2002, Jamoneau *et al.* 2021). Ce résultat souligne directement l'importance de l'occupation du sol passée par rapport à celle présente sur la diversité biologique. Parallèlement, la richesse taxonomique est significativement, et négativement, corrélée à la proportion de surfaces urbaines (quelle que soit l'année d'observation du paysage) et à la proportion de surfaces semi-urbaines (en 1965, 1985 et 2002), mais le coefficient de corrélation (R^2_{aj}) et la pente de ces relations tendent à être plus importants avec l'occupation du sol passée (en particulier avec 1965) qu'avec l'occupation du sol récente (Jamoneau *et al.*, 2021). Enfin, l'effet du paysage ancien est particulièrement important sur la composition taxonomique² par rapport à celle du paysage récent (Fig. 3b). Notamment, la proportion de variance expliquée uniquement par le paysage ('pur effet paysager') est beaucoup plus importante avec l'occupation du sol de 1945 et 1965 qu'avec celle de 1985 et 2002 (Fig. 5b). L'ensemble de ces résultats, montrant un rôle plus important de l'occupation du sol passée que de l'occupation du sol actuelle sur la diversité et la physico-chimie de l'eau, suggère fortement l'existence d'un délai de réponse des communautés biologiques face aux pressions anthropiques.
- 21 L'analyse de la composition taxonomique nous permet d'étudier plus précisément les populations directement impactées par ces changements paysagers. En effet, la composition taxonomique des plans d'eau est fortement expliquée par l'occupation du

sol dans les bassins versants en lien avec un gradient de trophie du milieu (Fig. 5b). Ainsi, les plans d'eau possédant dans leur bassin versant une plus grande proportion de cultures et de zones urbaines et semi-urbaines (comme l'étang Noir, l'étang de Garros et Turc) sont associés à des végétations beaucoup plus eutrophes que les plans d'eau plus grands avec un bassin versant davantage forestier (Jamoneau et al., 2021). La végétation de ces derniers se caractérise par la présence d'isoétides (e.g. *Lobelia dortmanna*, *Littorella uniflora*, *Caropsis verticillato-inundata*, *Isoetes boryana*), plantes protégées à fort intérêt patrimonial (Bertrin et al., 2018 ; Ribaud et al., 2017). Ainsi, ces végétations patrimoniales se retrouvent inversement associées à la présence de surfaces anthropiques, et en particulier à celles passées, dans le paysage. L'augmentation croissante et exponentielle des surfaces dédiées à l'agriculture, à l'urbanisation et aux espaces semi-urbains au cours des dernières décennies (qui ont augmenté de plus de 170 % ces dernières décennies, Fig. 3) font craindre une forte augmentation des pressions sur ces populations menacées. De plus, le fait que la composition taxonomique soit davantage expliquée par l'occupation du sol passée que de celle présente (Fig. 5b), suggère un délai de réponse de ces populations face aux changements anthropiques. Cette éventuelle 'dette d'extinction' qui pèse sur ces populations menacées souligne le besoin urgent d'améliorer les efforts de protection et de conservation sur ces espèces, quelques une d'entre elles ayant doré et déjà disparues de certains plans d'eau.

Figure 6 : Coefficient de corrélation de Pearson entre la concentration en nitrate (NO₃, triangles et traits pleins), la concentration en phosphore (TP, cercles et traits pointillés) et l'occupation du sol (urbain en rouge, champs cultivés en orange et semi-urbain en violet) en 1945, 1965, 1985 et 2002. Les symboles vides indiquent que les relations sont non-significatives et les symboles pleins représentent les corrélations significatives ($\alpha=0.05$).



Conclusions

- 22 Cette étude a révélé d'importants changements d'occupation des sols sur les bassins-versants des lacs et étangs du littoral aquitain. Si le territoire demeure majoritairement occupé par les plantations de pins maritimes, les surfaces soumises à de très fortes pressions anthropiques ont augmenté de façon exponentielle au cours des dernières décennies. Ces changements paysagers ne sont pas sans conséquences sur la biodiversité, et en particulier sur la flore aquatique. De longs délais temporels dans la réponse de ces écosystèmes aquatiques face à ces pressions sont en effet observés, à la fois sur les teneurs en nutriments (et en particulier les nitrates), mais aussi sur la composition des communautés de macrophytes qui occupent aujourd'hui les rives de ces plans d'eau.
- 23 Les plantes aquatiques patrimoniales observées dans les étangs du littoral aquitain (*i.e.* les isoétides), et qui représentent une valeur écologique considérable à l'échelle européenne, semblent particulièrement sensibles à cet hystérésis. Il est possible qu'elles expérimentent actuellement une 'dette d'extinction' et que leur présence soit essentiellement le résultat de l'inertie que ces populations mettent à répondre aux différentes pressions. Si cette étude suggère que des efforts de gestion et de conservation doivent être organisés pour limiter la perte de diversité et la disparition de ces populations, elle montre aussi que ces mesures ne doivent pas être uniquement appréhendées à l'échelle locale, mais sur l'ensemble des bassins versants des plans d'eau du littoral.
- 24 L'héritage du passé est particulièrement fort sur les communautés de macrophytes des plans d'eau aquitain et sur les caractéristiques physico-chimiques de ces milieux, notamment la concentration en nutriments. Puisque les organismes biologiques interagissent fortement entre eux et sur les caractéristiques biogéochimiques de leurs écosystèmes, cet héritage du passé n'a pas uniquement de conséquences sur quelques maillons biologiques et paramètres physico-chimiques, il modifie vraisemblablement l'ensemble du fonctionnement des écosystèmes (Ordonez & Svenning, 2020). Les actions anthropiques passées ont donc toujours des conséquences importantes sur les écosystèmes actuels et il apparaît indispensable de bien mesurer l'impact des actions que nous pouvons avoir aujourd'hui sur ces milieux, puisqu'elles modifieront de manière notable ces mêmes écosystèmes pendant plusieurs décennies.

BIBLIOGRAPHIE

- Antrop, M. (2005). Why landscapes of the past are important for the future. *Landscape and Urban Planning*, 70(1-2), 21-34. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2003.10.00>
- Barrett, S. C. H., Eckert, C. G., & Husband, B. C. (1993). Evolutionary processes in aquatic plant populations. *Aquatic Botany*, 44(2), 105-145. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(93\)90068-8](https://doi.org/10.1016/0304-3770(93)90068-8)

- Bennett, E. M., Reed-Andersen, T., Houser, J. N., Gabriel, J. R., & Carpenter, S. R. (1999). A phosphorus budget for the Lake Mendota watershed. *Ecosystems*, 2(1), 69-75. <https://doi.org/10.1007/s100219900059>
- Bernard, P. (1994). *Les zones humides* (La documentation française, p. 391) [Rapport d'évaluation]. Comité interministériel de l'évaluation des politiques publiques - Premier ministre - Commissariat général du plan.
- Bertrin, V., Boutry, S., Alard, D., Haury, J., Jan, G., Moreira, S., & Ribaud, C. (2018). Prediction of macrophyte distribution : The role of natural versus anthropogenic physical disturbances. *Applied Vegetation Science*, 21(3), 395-410. <https://doi.org/10.1111/avsc.12378>
- Bornette, G., & Puijalón, S. (2011). Response of aquatic plants to abiotic factors : A review. *Aquatic Sciences*, 73(1), 1-14. <https://doi.org/10.1007/s00027-010-0162-7>
- Buquet, D., Anschutz, P., Charbonnier, C., Rapin, A., Sinays, R., Canredon, A., Bujan, S., & Poirier, D. (2017). Nutrient sequestration in Aquitaine lakes (SW France) limits nutrient flux to the coastal zone. *Journal of Sea Research*, 130, 24-35. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2017.04.006>
- Cheruvilil, K. S., & Soranno, P. A. (2008). Relationships between lake macrophyte cover and lake and landscape features. *Aquatic Botany*, 88(3), 219-227. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2007.10.005>
- Chiarucci, A., Bacaro, G., Rocchini, D., & Fattorini, L. (2008). Discovering and rediscovering the sample-based rarefaction formula in the ecological literature. *Community Ecology*, 9(1), 121-123. <https://doi.org/10.1556/ComEc.9.2008.1.14>
- Čtvrtlíková, M., Hejzlar, J., Vrba, J., Kopáček, J., Nedoma, J., Hekera, P., Wade, A. J., & Roy, S. (2016). Lake water acidification and temperature have a lagged effect on the population dynamics of *Isoëtes echinospora* via offspring recruitment. *Ecological Indicators*, 70, 420-430. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.06.042>
- Dupouey, J. L., Dambrine, E., Laffite, J. D., & Moares, C. (2002). Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. *Ecology*, 83(11), 2978-2984.
- Dutartre, A., Bertrin, V., Jan, G., Labrousse, B., Lagrola, M., Laplace-Treytore, C., Mazzella, N., & Moreira, S. (2014). *Système d'évaluation de la qualité (SEQ) Plans d'eau littoraux landais (2009-2010)* (p. 98). Irstea, Unité de Recherche Ecosystèmes Aquatiques et Changements Globaux.
- Erostate, M., Huneau, F., Garel, E., Lehmann, M. F., Kuhn, T., Aquilina, L., Vergnaud-Ayraud, V., Labasque, T., Santoni, S., Robert, S., Provitolo, D., & Pasqualini, V. (2018). Delayed nitrate dispersion within a coastal aquifer provides constraints on land-use evolution and nitrate contamination in the past. *Science of The Total Environment*, 644, 928-940. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.06.375>
- Foster, D., Swanson, F., Aber, J., Burke, I., Brokaw, N., Tilman, D., & Knapp, A. (2003). The importance of land-use legacies to ecology and conservation. *BioScience*, 53(1), 77-.
- GIP Littoral Aquitain. (2015). *Littoral aquitain—Synthèse des enjeux organisation de l'espace* (p. 118) [Rapport d'étude].
- van Groenendael, J. M., Klimeš, L., Klimešová, J., & Hendriks, R. J. J. (1996). Comparative ecology of clonal plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 351(1345), 1331-1339. <https://doi.org/10.1098/rstb.1996.0116>
- Harding, J. S., Benfield, E. F., Bolstad, P. V., Helfman, G. S., & Jones, E. B. D. (1998). Stream biodiversity : The ghost of land use past. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(25), 14843-14847.

- Hermey, M., & Verheyen, K. (2007). Legacies of the past in the present-day forest biodiversity : A review of past land-use effects on forest plant species composition and diversity. *Ecological Research*, 22(3), 361-371.
- Hutchinson, G. E. (1957). *A treatise on Limnology* (John Wiley&Sons, INC.).
- Jackson, S. T., & Sax, D. F. (2010). Balancing biodiversity in a changing environment : Extinction debt, immigration credit and species turnover. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(3), 153-160. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.10.001>
- Jamoneau, A., Bouraï, L., Devreux, L., Percaille, L., Queau, A., & Bertrin, V. (2021). Influence of historical landscape on aquatic plant diversity. *Journal of Vegetation Science*, 32(1), e12839. <https://doi.org/10.1111/jvs.12839>
- Jamoneau, A., Sonnier, G., Chabrerie, O., Closset-Kopp, D., Saguez, R., Gallet-Moron, E., & Decocq, G. (2011). Drivers of plant species assemblages in forest patches among contrasted dynamic agricultural landscapes. *Journal of Ecology*, 99(5), 1152-1161. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01840.x>
- Jeppesen, E., Søndergaard, M., Jensen, J. P., Havens, K. E., Anneville, O., Carvalho, L., Coveney, M. F., Deneke, R., Dokulil, M. T., Foy, B., Gerdeaux, D., Hampton, S. E., Hilt, S., Kangur, K., Köhler, J., Lammens, E. H. h. r., Lauridsen, T. L., Manca, M., Miracle, M. R., ... Winder, M. (2005). Lake responses to reduced nutrient loading – an analysis of contemporary long-term data from 35 case studies. *Freshwater Biology*, 50(10), 1747-1771. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01415.x>
- Jolivet, C., Augusto, L., Trichet, P., & Arrouays, D. (2007). Forest soils in the Gascony Landes Region : Formation, history, properties and spatial variability. *Revue Forestière Française*, LIX(1), 7-30.
- Joniak, T., Kuczyńska-Kippen, N., & Gąbka, M. (2017). Effect of agricultural landscape characteristics on the hydrobiota structure in small water bodies. *Hydrobiologia*, 793(1), 121-133. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2913-5>
- Lee, A., & Slak, M.-F. (2007). *Les paysages français changent entre 1992 et 2002 : Artificialisation et fermeture des paysages aux dépens du mitage ou de la déprise des zones agricoles* (Cahiers N°3; p. 19-40). Agreste.
- Maloney, K. O., Feminella, J. W., Mitchell, R. M., Miller, S. A., Mulholland, P. J., & Houser, J. N. (2008). Landuse legacies and small streams : Identifying relationships between historical land use and contemporary stream conditions. *Journal of the North American Benthological Society*, 27(2), 280-294. <https://doi.org/10.1899/07-070.1>
- Maloney, K. O., & Weller, D. E. (2011). Anthropogenic disturbance and streams : Land use and land-use change affect stream ecosystems via multiple pathways. *Freshwater Biology*, 56(3), 611-626. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2010.02522.x>
- Martin, S. L., Hayes, D. B., Rutledge, D. T., & Hyndman, D. W. (2011). The land-use legacy effect : Adding temporal context to lake chemistry. *Limnology and Oceanography*, 56(6), 2362-2370. <https://doi.org/10.4319/lo.2011.56.6.2362>
- Office National des Forêts. (2010). *Réserve biologique dirigée de Vire Vieille, Vignotte et Batejin (Gironde)* (p. 117) [Rapport de présentation en vue de la création de la réserve et premier plan de gestion]. ONF.
- Office National des Forêts. (2014). *Plan de gestion de la réserve naturelle des dunes et marais de Hourtin (Hourtin, Gironde)* (p. 213) [Plan de gestion]. ONF.

- Ordóñez, A., & Svenning, J.-C. (2020). The potential role of species and functional composition in generating historical constraints on ecosystem processes. *Global Ecology and Biogeography*, 29(2), 207-219. <https://doi.org/10.1111/geb.13033>
- Ořaheřová, H., Ořaheř, J., Pazúr, R., Hrivnák, R., & Valachovič, M. (2011). Spatio-temporal changes in land cover and aquatic macrophytes of the Danube floodplain lake. *Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters*, 41(4), 316-324. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2011.01.005>
- Papastergiadou, E. S., Retalis, A., Kalliris, P., & Georgiadis, T. (2007). Land use changes and associated environmental impacts on the Mediterranean shallow Lake Stymfalia, Greece. *Hydrobiologia*, 584(1), 361-372. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-0606-9>
- Peterken, G. F., & Game, M. (1984). Historical factors affecting the number and distribution of vascular plant species in the woodland of central Lincolnshire. *Journal of Ecology*, 72, 155-182.
- Pinay, G., Gascuel, C., Ménesguen, A., Souchon, Y., Le Moal (coord), M., Levain, A., Etrillard, C., Moatar, F., Pannard, A., & Souchu, P. (2017). *L'eutrophisation : Manifestations, causes, conséquences et prédictibilité* (p. 144) [Synthèse de l'Expertise scientifique collective CNRS - Ifremer - INRA - Irstea (France)].
- Rabourdin, M. (2017). *Évolution historique de l'occupation du sol de la Réserve Naturelle du Courant d'Huchet* (p. 32). Syndicat Intercommunal d'Aménagement et de Gestion Léon, Moliets-et-Maâ, Vielle-Saint-Girons.
- Reid, A. J., Carlson, A. K., Creed, I. F., Eliason, E. J., Gell, P. A., Johnson, P. T. J., Kidd, K. A., MacCormack, T. J., Olden, J. D., Ormerod, S. J., Smol, J. P., Taylor, W. W., Tockner, K., Vermaire, J. C., Dudgeon, D., & Cooke, S. J. (2018). Emerging threats and persistent conservation challenges for freshwater biodiversity. *Biological Reviews*, 0(0). <https://doi.org/10.1111/brv.12480>
- Reynaud, A., & Lanzasova, D. (2017). A Global Meta-Analysis of the Value of Ecosystem Services Provided by Lakes. *Ecological Economics*, 137, 184-194. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2017.03.001>
- Ribaudo, C., Bertrin, V., Jan, G., Anschutz, P., & Abril, G. (2017). Benthic production, respiration and methane oxidation in *Lobelia dortmanna* lawns. *Hydrobiologia*, 784(1), 21-34. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2848-x>
- Sand-Jensen, K., Bruun, H. H., & Baastrup-Spohr, L. (2017). Decade-long time delays in nutrient and plant species dynamics during eutrophication and re-oligotrophication of Lake Fure 1900–2015. *Journal of Ecology*, 105(3), 690-700. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12715>
- Sand-Jensen, K., Pedersen, N. L., Thorsgaard, I., Moeslund, B., Borum, J., & Brodersen, K. P. (2008). 100 years of vegetation decline and recovery in Lake Fure, Denmark. *Journal of Ecology*, 96(2), 260-271. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01339.x>
- Santamaría, L. (2002). Why are most aquatic plants widely distributed? Dispersal, clonal growth and small-scale heterogeneity in a stressful environment. *Acta Oecologica*, 23(3), 137-154. [https://doi.org/10.1016/S1146-609X\(02\)01146-3](https://doi.org/10.1016/S1146-609X(02)01146-3)
- Sargos, J. (1997). *Histoire de la Forêt Landaise—Du désert à l'âge d'or* (L'horizon chimérique).
- Song, X.-P., Hansen, M. C., Stehman, S. V., Potapov, P. V., Tyukavina, A., Vermote, E. F., & Townshend, J. R. (2018). Global land change from 1982 to 2016. *Nature*, 560, 639-643. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0411-9>

Sun, J., Hunter, P. D., Tyler, A. N., & Willby, N. J. (2019). Lake and catchment-scale determinants of aquatic vegetation across almost 1,000 lakes and the contrasts between lake types. *Journal of Biogeography*, 46(5), 1066-1082. <https://doi.org/10.1111/jbi.13557>

Tilman, D., May, R. M., Lehman, C. L., & Nowak, M. A. (1994). Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, 371, 65-66.

Tourneur, P. (2012). *Document d'objectifs du site Natura 2000 FR200681 « Zones humides de l'arrière dune du littoral girondin »* (p. 92). Office National de Forêts.

Vadeboncoeur, Y., McIntyre, P. B., & Vander Zanden, M. J. (2011). Borders of Biodiversity : Life at the Edge of the World's Large Lakes. *BioScience*, 61(7), 526-537. <https://doi.org/10.1525/bio.2011.61.7.7>

NOTES

1. Les caractéristiques physico-chimiques de l'eau ont été déterminées en utilisant la médiane des valeurs obtenues au cours de relevés effectués 2 années avant et après les relevés de macrophytes. L'utilisation de cette période de mesure permet d'éviter les fluctuations saisonnières et occasionnelles et donne une meilleure estimation de la qualité physico-chimique des plans d'eau.
2. Réalisée avec une NMDS ('Non-metrical multidimensional scaling') suivi d'un ajustement des variables environnementales d'occupation du sol, de chimie et de morphologie.

RÉSUMÉS

La biodiversité actuellement observée dans les milieux naturels est le résultat de processus passés (naturels ou anthropiques) qui ont contraint et sélectionné les espèces présentes sur ces milieux. L'histoire de ces contraintes est pourtant rarement considérée dans l'étude de la diversité des communautés biologiques, en particulier dans les écosystèmes aquatiques tels que les lacs et étangs. En utilisant l'histoire du paysage comme un indicateur de l'influence anthropique passée, nous avons cherché, dans cette étude, à mesurer l'importance relative de ces processus historiques sur la diversité des plantes aquatiques. Ainsi, nous avons reconstitué l'occupation du sol en 1945, 1965, 1985 et 2000 sur 17 bassins versants de lacs et étangs du littoral aquitain, afin d'examiner dans un premier temps la dynamique paysagère sur ces espaces, et dans un second temps, de tester son importance sur la structure et la composition de la diversité des macrophytes. L'influence relative du paysage passé et récent ainsi que des facteurs abiotiques liés à la qualité de l'eau et aux caractéristiques physiques des masses d'eau sur la richesse et la composition des macrophytes a ainsi été évaluée. Nos résultats montrent que les bassins versants étudiés témoignent d'une dynamique d'artificialisation croissante au dépens des zones semi-naturelles, et que la qualité physico-chimique de l'eau et l'occupation du sol passée jouent conjointement un rôle prépondérant dans l'organisation des communautés végétales. Ces résultats soulignent l'importance de l'histoire du paysage dans la structuration de la biodiversité actuelle et suggèrent des délais de réponse importants des communautés de macrophytes suite aux différentes pressions anthropiques. Intégrer les dynamiques temporelles dans l'étude des

écosystèmes lacustres se révèle donc indispensable à une meilleure compréhension des mécanismes naturels qui gouvernent l'assemblage des espèces occupant ces milieux, et offre de nouvelles perspectives pour la gestion de sa biodiversité.

Biological diversity currently observed in natural areas is the result of past environmental processes (natural or anthropogenic) which have constrained and selected local species occurrence. Environmental history is however rarely considered in biological studies focusing on community diversity, particularly in freshwater aquatic ecosystems such as lakes and ponds. In using landscape history as an indicator of past anthropogenic influence, we aimed to measure the relative importance of historic processes on aquatic plant diversity. Consequently, we determined land-use occupancies in 1945, 1965, 1985 and 2002 on 17 watershed's lakes and ponds of South-Western France, in order to i) evaluated land-use changes during the last decades and ii) tested the effect of historical land-use on macrophyte diversity and composition. The relative influence of past land-use, recent land-use as well as abiotic factors related to water quality and lakes' morphological features on macrophyte taxonomic richness and composition was tested. We found that lakes' watershed landscapes evidenced an increase of anthropization at the expense of semi-natural areas and that water quality jointly with historical land-use strongly structured macrophytes taxonomic richness and composition. These results underlined the importance of past land-use on current diversity patterns and suggested delay responses of macrophytes communities to anthropogenic pressures. Including temporal dynamics in lacustrine ecosystems studies is thus essential for a better understanding of natural processes patterning aquatic species assemblages, and gives new insights for better management of their biodiversity.

INDEX

Mots-clés : Anthropisation, bassin versant, dette d'extinction, diversité biologique, hysteresis, isoétides, macrophytes, occupation du sol, paysage, richesse taxonomique

Keywords : Anthropization, biological diversity, extinction debt, hysteresis, isoetids, lake watershed, landscape, land-use changes, macrophytes, taxonomic richness

AUTEURS

AURÉLIEN JAMONEAU

INRAE – UR EABX – 50 avenue de Verdun, 33612 Cestas

LISS BOURAÏ

INRAE – UR EABX – 50 avenue de Verdun, 33612 Cestas

LISE DEVREUX

INRAE – UR EABX – 50 avenue de Verdun, 33612 Cestas

University Côte d'Azur, UMR 7300 ESPACE, 98 bd Edouard Herriot, 06204 Nice

LOUISE PERCAILLE

INRAE – UR EABX – 50 avenue de Verdun, 33612 Cestas

AUDREY QUEAU

INRAE – UR EABX – 50 avenue de Verdun, 33612 Cestas

VINCENT BERTRIN

INRAE – UR EABX – 50 avenue de Verdun, 33612 Cestas