

Première synthèse sur les characées des lacs des Pyrénées françaises

Par PRUD'HOMME François & DURAND Bruno

Conservatoire botanique national des Pyrénées et de Midi-Pyrénées

Vallon de Salut

65200 BAGNERES-DE-BIGORRE

05-62-95-87-82

francois.prudhomme@cbnmpm.fr

bruno.durand@cbnmpm.fr

Introduction

Les lacs des Pyrénées font partie des symboles de la chaîne. Symboles de naturalité et de pureté, ils sont de toutes les randonnées, de toutes les cartes postales, de tous les livres, de tous les prospectus qui parlent des Pyrénées au même titre que les grands sommets.

Leur intérêt naturaliste est pourtant resté largement au second plan de leur intérêt touristique, paysager ou halieutique. Ainsi en est-il de la connaissance de la flore aquatique de ces lacs, passée largement sous silence des travaux des botanistes historiques de la chaîne et parmi cette flore, les charophytes plus encore que les autres végétaux. En effet, ces algues pluricellulaires n'ont pas été intégrées dans les travaux sur les algues pyrénéennes menés au début du XX^e siècle (COMERE, 1924 & 1927, ALLORGE & MANGUIN, 1941, SAVOURE & VILLERET, 1965). Ces travaux, centrés sur les algues unicellulaires, ignorent les Characées sans que celles-ci soient pour autant étudiées par les botanistes classiques spécialistes des plantes vasculaires. C'est pourquoi les données historiques concernant les Characées des lacs de montagne¹ sont rares et nos prospections récentes nous permettent donc de tracer quelques lignes nouvelles de connaissance les concernant.

¹ Nous entendons dans ce travail les lacs de montagne comme des étendues d'eau pérennes naturelles ou aménagées de plus de 1000 m² et au-delà de 1000 m d'altitude



Figure 1 : *Chara globularis* tapissant le fond du lac d'Arlet (64).

Photo CBNPMP / F. Prud'homme

Généralités et contexte historique

Les généralités sur la biologie et la morphologie des Characées ont déjà été exposées dans la revue *Isatis* (THÉBE, 2014) et nous renvoyons vers cet article les fidèles de la revue qui trouveront aussi leur bonheur dans les ouvrages spécialisés qui maintenant complètent les bibliothèques de botanique (BAILLY *et al.*, 2010 ; MOURONVAL *et al.*, 2015).

Les Characées sont présentes dans différents biotopes dans les Pyrénées françaises : sources, bas-marais, cours d'eau, mares, lacs. Selon les espèces, on les trouve dans les eaux dures comme les eaux douces, le plus souvent dans des eaux stagnantes. Notre synthèse pour le versant nord de la chaîne se limite aux lacs d'altitude (plus de 1000 m), qui concentrent cependant l'essentiel de notre connaissance des Characées des Pyrénées, en particulier dans leur diversité (c'est souvent *Chara vulgaris* que l'on rencontre dans les autres contextes...). C'est aussi dans les lacs que les premières mentions de Characées dans les Pyrénées ont été produites.

L'Abbé Félix Hy (1853-1918) fut le premier à reconnaître les Characées comme un ensemble homogène et isolé dans la flore cryptogamique (LAMBERT & GUERLESQUIN, 2011). Il produit une première synthèse sur les Charophytes de France (HY, 1913 & 1914) où les mentions pyrénéennes sont rares. Hy (1913) cite

ainsi *Nitella confervacea* (Braun *emend.*) Hy² dans le Lac de Lourdes (obs. Réchin), *Chara contraria* Braun récolté par E. Belloc (photo 1) le 27 août 1889 au lac d'Oo, Hautes-Pyrénées (*sic*: en fait Haute-Garonne aujourd'hui), dont Hy dit posséder un échantillon, et *Chara fragifera* Du Rieu dans le Lac de Lourdes (obs. Neyraut). Ce sont les seules localités pyrénéennes mentionnées dans cette publication et rien de plus dans sa note additionnelle de 1914. Hy n'a pas parcouru spécifiquement les Pyrénées et il cite donc les contributions de Belloc, Neyraut et Réchin.

Emile Belloc (1841-1914) pyrénéiste fameux, pionnier des études hydrographiques des lacs pyrénéens signe donc la première observation documentée de Characées dans les Pyrénées à notre connaissance (27 août 1889, Oô, 31). Outre cette citation par Hy, Belloc (1911) cite *Chara vulgaris* et *Chara foetida*³ des Pyrénées dans les lacs limpides dont il ne précise hélas aucune localité. L'Abbé Ludovic Gaurier (Figure 2) qui succédera à Belloc dans l'étude hydrographique des lacs pyrénéens produira de nombreuses synthèses et profils bathymétriques sur plus de 250 lacs (GAURIER, 1934) ; il n'apporte cependant aucune précision sur d'éventuelles Characées observées.



Figure2 : Emile Belloc et Ludovic Gaurier, précurseurs de l'étude des lacs des Pyrénées françaises (source : <http://www.pyrenees-passion.info>)

Les autres citations de Hy concernent donc les travaux d'Edmond Neyraut (1859-1942), botaniste ayant constitué un herbier conséquent conservé à l'Université de Montpellier, dont les Pyrénées furent une destination parmi d'autres (GALAVIELLE, 1942). Il fut l'un des tout premiers à citer des Characées dans les Pyrénées

² Nous citons dans ce paragraphe les taxons tels que mentionnés dans la bibliographie avec leurs autorités quand elles sont citées.

³ Cette mention est ambiguë d'un point de vue taxinomique.

françaises avec son observation sur le lac de Lourdes. Enfin, Hy évoque les contributions de Jules Réchin (1854-1913), qui fut surtout bryologue et dont l'herbier est conservé à Angers. Il ne s'est pas non plus du tout spécialisé dans les Pyrénées (HUSNOT, 1913) et n'apporte aussi sa contribution que pour le lac de Lourdes. À noter que ce lac est à une altitude de 422 m ; bien en deçà de l'altitude des lacs étudiés dans notre travail.

Étrangement, Hy ne reprend pas la donnée de *Nitella flexilis* Agardh. de H. et A. Marcaillhou d'Aymeric (1894) citée du catalogue de la flore des Pyrénées-Orientales de Gautier (1897) et qui constitue une autre des plus anciennes citations pyrénéennes (lac de Lanoux, 2154 m.).

Corillion (1957) précise que « depuis les travaux de Hy (1913-1914), les recherches sur les Charophycées ont subi en France une éclipse complète ». Les Pyrénées, déjà mal étudiées, ne font pas exception.

En 1923, s'installe à Orédon (65), le laboratoire biologique de l'Université de Toulouse (Figure 3) fondé par M. Jammes. Il permet de nombreux travaux scientifiques sur les lacs du Néouvielle, les premiers des Pyrénées françaises à être étudiés pour leur « végétation aquatique riche et variée » (Chouard, 1935). Prat et Chouard (1928) citent ainsi *Isoëtes brochoni* et *Isoëtes lacustris*, *Sparganium borderei*, *Potamogeton praelongus*, *Potamogeton* sp., *Ranunculus trichophyllus* subsp. *capillaceus* ainsi que des Callitriches stériles mais aucun Charophytes n'est hélas mentionné...



Figure 3 : Laboratoire de biologie d'Orédon (source : carte postale collection-jfm.fr)

Il faut attendre 1948 pour que Corillion (Figure 4) vienne observer et documenter (CORILLION, 1949) la présence de *Nitella capillaris* (Krocker) Groves and Bullock-Webster dans le massif du Néouvielle. Angelier (1961) dans ses remarques sur le peuplement des lacs de l'Estibère (Néouvielle) n'en mentionne plus la présence, par oubli très certainement.

En dehors des localités historiques (Oô, Lanoux, Néouvielle et Lourdes), les apports de Corillion (1957, 1958) dans ses remarquables synthèses sur les Characées de France ne concernent encore une fois que très peu les Pyrénées : il n'ajoute à la liste des sites étudiés que les lacs d'Ayous (64). Quelques mentions d'espèces « dans les Pyrénées » apparaissent toutefois sans précision géographique ni qualification du type de données dont il s'agit (données de l'auteur ? d'un contributeur ? supposition de présence ?).

Capblancq et Laville (1968), toujours en lien avec la station biologique d'Orédon, ajoutent enfin *Chara fragilis* et *Nitella flexilis* aux données des lacs du Néouvielle (lac inférieur de Port Bielh, Gourg Nère inférieur, lac de Port Bielh) avec l'aide de Corillion pour la détermination.



Figure 4 : Le chanoine Robert Corillion, © Olivier Loir (avec l'aimable autorisation de l'auteur).

C'est sur cette base très pauvre de connaissances publiées que Lambert et Guerlesquin (2002) rédigeaient la fiche 3140 des cahiers d'habitats concernant les végétations à Characées de France jugeant les Pyrénées comme une *terra incognita* (ELISABETH LAMBERT, *comm. pers.*, 2017).

En 2003, Citoleux initie des plongées botaniques dans les lacs des Pyrénées pour le Parc National dans la Réserve du Néouvielle (65). Il y mentionne *Chara globularis* et *Nitella flexilis* dans la laquette supérieure et *Nitella flexilis* dans la laquette inférieure. Des Characées non déterminées sont mentionnées également dans la laquette médiane et le lac d'Aumar.

Aucune référence bibliographique ultérieure à notre connaissance ne traite des Characées des lacs des Pyrénées françaises.

Au-delà des données issues de la bibliographie, nous synthétisons ici les observations mutualisées dans les bases de données des Conservatoires botaniques nationaux Pyrénées et Midi-Pyrénées (CBNPMP) et méditerranéen (CBNMed) au 07 janvier 2019.

Il s'avère qu'aucune donnée de terrain mentionnant une Characée déterminée à l'espèce n'existe avant 2011. La quasi-totalité des données produites à partir de cette date sont issues des programmes menés par notre équipe. Notre travail s'inscrit ainsi comme une première synthèse sur la connaissance des Charophytes des Pyrénées françaises reposant sur une base de prospection importante.

Les prospections du CBNPMP

Plusieurs espèces et habitats aquatiques ont focalisé notre attention ces dernières années⁴. Dans les lacs pyrénéens en particulier, la Subulaire aquatique, les Isoètes, les Potamots représentent des enjeux forts de connaissance et de conservation en lien entre autre avec leur statut de protection ou des habitats d'intérêt communautaire (Directive Habitats Faune Flore de 1992) dont ils sont des espèces caractéristiques. Pour étudier ces végétations, nous nous sommes vite confrontés à la difficulté de la prospection depuis la berge : observations lointaines, incomplètes, incertaines. Ainsi, nous avons développé au sein du conservatoire une compétence de plongée en apnée avec une habilitation de pratique en contexte professionnel. Les plongeurs botanistes, équipés de combinaison néoprène, masque, palmes et tuba, réalisent ainsi des prospections aquatiques (souvent plusieurs heures par lac) leur permettant une prospection complète de la masse d'eau y compris dans les zones profondes (visibilité souvent très bonne permettant une observation des fonds depuis la surface, plongées possibles jusqu'à 10m de profondeur) (Figures 5 et 6). Les prospections permettent un sentiment de complétude (« *on a tout vu* ») de la prospection à la fin de la plongée, sentiment rare dans le cadre des autres prospections botaniques. Les plongées s'accompagnent le plus souvent de prélèvements d'eau pour connaître les niveaux de nutriments⁵ et de mesures de profondeur à l'aide le plus souvent d'un GPS bathymétrique (Echomap CHIRP 42 cv © Garmin). Ces plongées ont permis de rencontrer souvent des Characées non visibles depuis la berge mais aussi parfois en trop faible densité pour espérer raisonnablement être accrochées par un grappin. Les Characées ont toujours été

⁴ Plusieurs programmes financés ont permis de travailler sur ces sujets et ont ainsi contribué à la présente synthèse. Ces programmes sont détaillés dans les remerciements.

⁵ Les lacs dans lesquels nous avons trouvé des Characées ont généralement bénéficié de prélèvements d'eau. Les analyses (TN, TP, PO₄, NO₃ et NH₄) sont en cours au moment de la publication de cet article.

sujettes à prélèvement en conditionnement frais dans l'eau. Leur détermination a été faite les jours suivants au Conservatoire. Les échantillons les plus remarquables ont été conservés dans l'alcool à 70° en collection au Conservatoire.



Figure 5 : Équipement pour la prospection du lac d'Arlet (64). Photo CBNPMP / F. Prud'homme



Figure 6 : Prospection aquatique au lac des Guits (65). Photo CBNPMP / M. Loos

Résultats et discussion

Notre article propose une synthèse des connaissances sur les Characées des lacs des Pyrénées françaises. Toutefois, nous faisons mention de nos observations andorranes originales (réalisées en accord avec l'administration locale⁶) dans les commentaires par espèce.

Nos prospections nous ont permis de visiter près de 130 lacs sur toute la chaîne entre les Bouillouses (66) à l'est et le lac d'Ansabère (64) à l'ouest (21 lacs en Pyrénées Atlantiques, 43 dans les Hautes-Pyrénées, 1 en Haute-Garonne, 47 en Ariège, 9 dans les Pyrénées-Orientales, 8 en Andorre). Nos prospections ont couvert une amplitude altitudinale allant de 1052 m (lac de Bethmale, 09) à 2 737 m (lac glacé de Maniportet, 65). Nous avons plongé dans 95 de ces lacs (75%), les autres ont bénéficié d'une prospection approfondie depuis la berge par observation directe ou prospection à l'aide d'un grappin. Parmi les lacs prospectés, 35 n'accueillent aucune végétation (ni Characée, ni trachéophyte, ni bryophyte) et 47 accueillent des Characées soit 36% du total des lacs.

Nous avons pu trouver des Characées jusqu'à une altitude supérieure à 2400 m dans la partie orientale de la chaîne (2409 m à l'étang au nord-est de l'estany Baix dans le département des Pyrénées-Orientales⁷ et 2430 m à l'estany de la Bova en Andorre). L'altitude maximum de nos observations sur la partie centro-occidentale de la chaîne se limite quant à elle à 2275m (2275 m au lac de Port-Bielh, 2252 m au lac d'Arratille, 2 247 m au lac d'Oncet). Les lacs prospectés à des altitudes supérieures se sont avérés exempts de Characées.

En ce qui concerne la profondeur, si nous avons observé des Characées parfois à partir de 50 cm voire 20 cm de profondeur, c'est plutôt à partir de 2 mètres qu'elles semblent se développer le mieux. À partir de 5 mètres de profondeur, les Characées sont le plus souvent seules à coloniser le fond des lacs. Nous avons pu en observer dans plusieurs lacs au-delà de 10 mètres.

Sur une grande majorité des lacs dans lesquels nous avons trouvé des Characées, il s'agissait de peuplements importants, recouvrant une grande partie de la surface en eau comprise entre 2 et 10 mètres de profondeur. Ces peuplements peuvent même parfois être discernables à partir de photos aériennes comme c'est le cas par exemple pour le lac d'Isaby. Il nous est tout de même arrivé parfois de ne trouver que quelques pieds d'une espèce sur toute la surface du lac (Casterau (64) par exemple).

⁶ Sur le territoire andorran, les informations dont nous disposons laissent penser que les données existantes sont très faibles et qu'il y reste aussi beaucoup à étudier (Sergi Riba, Alain Grioche, Anna Moles, *comm. pers.*, 2019)

⁷ Frédéric Andrieu (CBNMed) nous signale avoir observé une Characée non déterminée à l'estany de Coma d'Or (66) à 2470 m.

Parmi les Charophytes observés, le peuplement monospécifique est la règle. Seuls quatre lacs hébergent deux espèces en association :

- *Chara globularis* et *Nitella opaca* (lac des Espécières, 65)
- *Chara globularis* et *Nitella cf capillaris*⁸ (lac de Gentau, 64)
- *Chara globularis* et *Nitella flexilis* (laquette supérieure d'Orédon, 65)
- *Nitella opaca* et *Nitella gracilis* (estany de Forcat, Andorre).

Les Charophytes sont souvent observées en compagnie de phanérogames (le plus souvent *Ranunculus aquaticus*, *R. trichophyllus*, *Potamogeton berchtoldii* mais aussi *P. alpinus*, *P. gramineus*, *P. crispus*, *P. perfoliatus*, *Groenlandia densa*, *Elodea canadensis*, *Callitriche palustris*) (Figure 7).

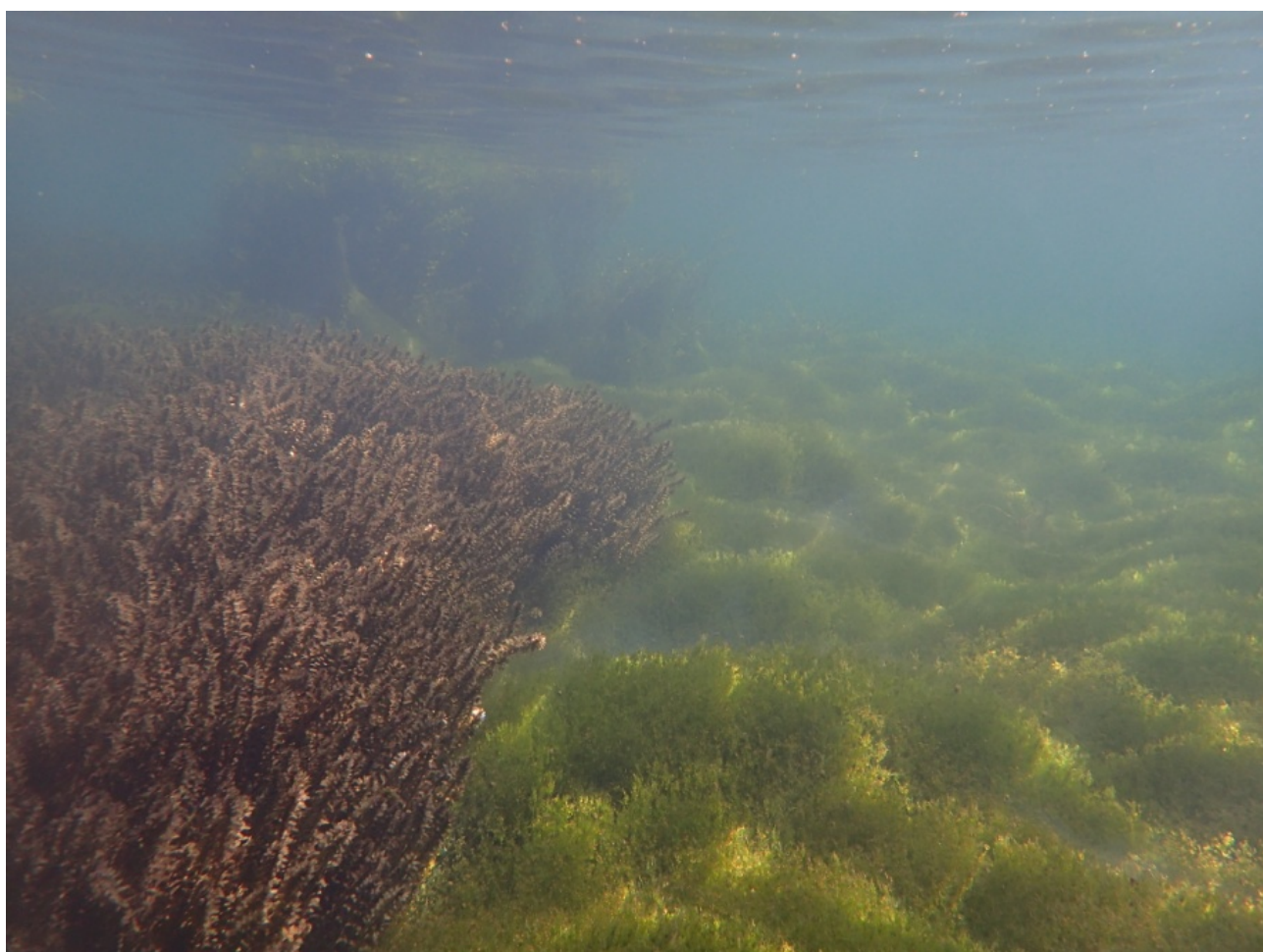


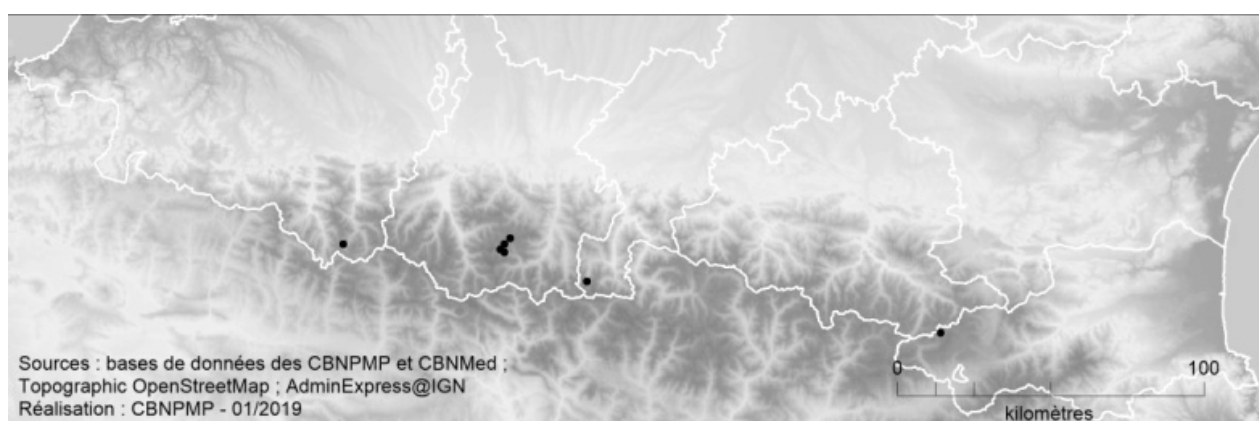
Figure 7 : Herbiers d'*Elodea canadensis* et de *Chara globularis* dans le lac d'Estaing (65).

Photo CBNPMP / B. Durand

⁸ Nous n'avons observé que *Chara globularis* lors de nos prospections dans ce lac le 27 septembre 2018 mais le 05 juillet 2017, Pierre Lafon et Thierry Fernez (*comm. pers.*, 2017) observaient dans ce même lac une *Nitella* dont l'espèce reste à confirmer (*cf. capillaris*) en compagnie de *Chara globularis*. Il n'est pas exclu que cette *Nitella* soit précoce et ne soit plus observable fin septembre, témoin de successions temporelles, classiques en plaine, qu'il reste à confirmer en montagne pyrénéenne.

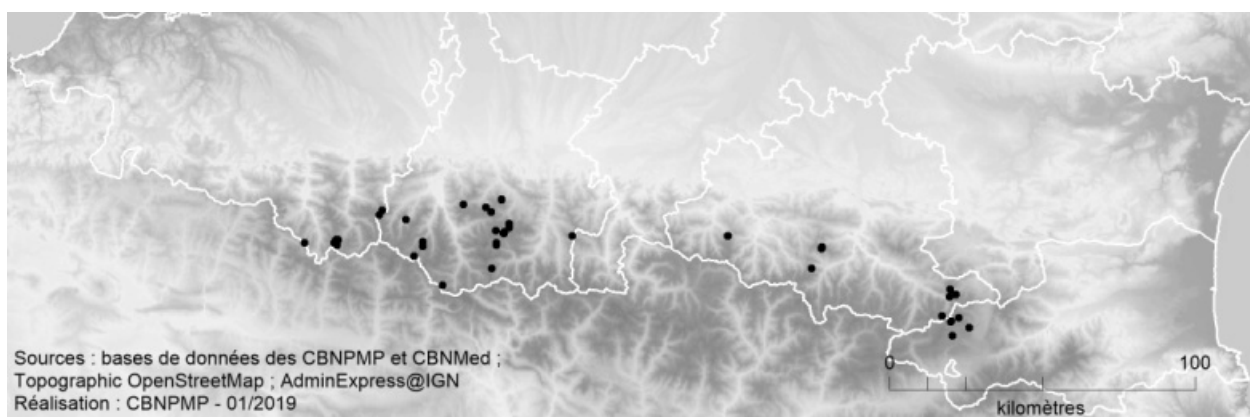
D'un point de vue sociologique, les communautés de Charophytes observées semblent bien individualisées des communautés de phanérogames. Elles occupent en effet des niches écologiques distinctes en particulier en termes de profondeur, trouvant leur optimum d'expression à des profondeurs où les communautés phanérogamiques trouvent leur limite (+ de 5m). De plus, les communautés phanérogamiques associées se trouvent aussi dans plusieurs lacs indépendamment de la présence de communautés charophytiques qui elles aussi existent et se structurent souvent sans les communautés phanérogamiques. Cette disjonction spatiale plaide pour une indépendance sociologique⁹ que nous devons préciser dans des études ultérieures. Les communautés des *Charetea fragilis* F. Fukarek ex Krausch 1964 auxquelles se rattacheraient les végétations charophytiques sont toutes concernées par la directive Habitats faune-flore de 1992 ; elles intègrent le code 3140 « *Eaux oligo-mésotrophes calcaires avec végétation benthique à Chara spp.* ».

Une meilleure connaissance des cycles biologiques des Characées observées serait aussi importante pour mieux comprendre les communautés. Les différentes espèces de Characées ont souvent un comportement différent (annuel ou vivace) suivant les conditions stationnelles. Dans les eaux stagnantes sans fort marnage comme c'est le cas des lacs étudiés, une tendance à la pérennisation est notée (MOURONVAL *et al.*, 2015). Dans les Alpes, il a été montré dans des lacs d'altitude que *Nitella opaca* était annuelle pendant que *Nitella gracilis* était vivace (UDERSET JOYE & BOISSEZON, 2017). Nos observations actuelles ne nous permettent de connaître ni les phénologies, ni les éventuelles successions temporelles, ni les cycles biologiques des espèces répertoriées¹⁰.



⁹ D'autres arguments plaident pour cette indépendance sociologique : différence de cycle et de type biologique entre autres.

¹⁰ Capblancq (1972) fournit une excellente base de compréhension du fonctionnement écologique annuel des lacs de montagne, avec l'exemple de l'influence de ce fonctionnement sur la production primaire de *Nitella flexilis* dans les lacs du Néouvielle



Figures 8 et 9 : Localisation des lacs de montagne des Pyrénées françaises bénéficiant de données sur des espèces de Characées (bibliographie et terrain) avant 2010 (en haut) et après 2010 (en bas). Dans le même temps le nombre d'espèces répertoriées a doublé passant de 4 à 8.

Nous faisons le choix de présenter la synthèse des données bibliographique et terrain sous forme d'un paragraphe par espèce observée constituant ainsi un catalogue commenté des Charophytes des lacs des Pyrénées françaises. Pour chaque espèce, nous présentons les observations dans leur contexte global et historique et une liste des lacs dans lesquels l'espèce a été observée depuis 2000. Les données sont celles des auteurs (Bruno Durand et/ou François Prud'homme) sauf cas contraires spécifiés.

Catalogue commenté des Charophytes des lacs des Pyrénées françaises^{11et 12}

***Nitella opaca* (Bruzelius) Agardh**

Cette espèce fait partie du groupe des *Nitella* à dactyles unicellulaires, elle se différencie de *Nitella flexilis* par son caractère dioïque et est en outre totalement dépourvue de mucilage, ce qui la distingue de *Nitella capillaris* et *Nitella syncarpa*. C'est très probablement la plus commune des espèces de Characées des lacs pyrénéens, nous l'avons déterminée de près d'une vingtaine de localités, jusqu'à 2409 m d'altitude. Elle semble toutefois moins commune sur les parties est et ouest de la chaîne pour se concentrer sur la partie centrale. Elle peut pousser aussi bien en contexte de roches acides comme dans le massif du Néouvielle (65) que des substrats basiques comme dans les étangs d'Ayous (64).

Nous l'avons plusieurs fois observée en herbiers denses, parfois épais de près d'un

¹¹ Le référentiel taxonomique utilisé est celui de Mouronval *et al.*, 2015

¹² On trouvera les définitions du vocabulaire morphologique spécifique aux Characées dans les ouvrages de référence (BAILLY *et al.*, 2010 ; MOURONVAL *et al.*, 2015)

mètre, sur la quasi-totalité de la surface du lac. C'est le cas par exemple pour le lac d'Estaing (65). Dans le cas de lacs profonds, elle colonise la zone périphérique jusqu'à 8 mètres de fond, parfois un peu plus pour les lacs les plus limpides (exemple : étang d'En Beys (09), lac d'Arratille (65)).

Pyrénées-Orientales : estany de la Basseta (2222 m) ; estany Baix (2400 m) et étang au nord-est de l'estany Baix (2409 m).

Ariège : étang de Rabassoles (1850 m) ; étang d'En Bey (1945 m).

Hautes-Pyrénées : lac d'Oncet (2252 m) ; lac de Peyrelade (1920 m) ; lac d'AygueRouye (1602 m) ; lac d'Estaing (1161 m) ; lac des Espècières (2 194 m) ; lac d'Arratille (2247 m) ; lac de Gaube (1724 m) ; lac des Huats (1 664 m) ; lac de CoueylaGran (2150 m) ; lac des Gréziolles (2106 m) ; laquette de Gréziolles (2119 m) ; lac de Caderolles (1985 m).

Pyrénées-Atlantiques : lac Paradis (1975 m) ; lac Casterau (1941 m) ; lac Bersau (2079 m).

Nous avons aussi observé cette espèce dans trois lacs d'Andorre : l'estany Forcat (2 370 m), l'estany Rodo (2380 m) et l'estany de la Bova (2430 m).

***Nitella capillaris* (Krock.) Grov. & Bullock -Webster**

Cette espèce du groupe des *Nitella* à dactyles unicellulaires est très proche de la précédente, elle s'en différencie par ses organes sexuels enrobés de mucilage.

C'est une espèce que nous n'avons pas observée. Elle est mentionnée par Corillion en 1949 dans les laquettes d'Orédon, dans le massif du Néouvielle (65). Pour cette même localité, nous avons mentionné *Nitella flexilis* avec laquelle il y a un risque de confusion (*Nitella flexilis* est monoïque tandis que *N. capillaris* est dioïque). Dans le lac de Port-Bielh (massif du Néouvielle aussi), Corillion déterminait *Nitella flexilis* en 1968 (CAPBLANCQ & LAVILLE, 1968), confirmé en 2013 par Christophe Bergès (CBNPMP) sur des échantillons ramenés de ce lac par Didier Galop (GEODE) et Gilles Corriol (CBNPMP). Citoleux (2003) ne mentionne aussi que *Nitella flexilis* du massif du Néouvielle.

***Nitella flexilis* (Linnaeus) C.Agardh**

Cette espèce est elle aussi comprise dans le groupe des *Nitella* à dactyles unicellulaires mais c'est la seule du groupe à être monoïque.

Bien que cette espèce soit connue pour être parmi les plus rhéophiles, elle est aussi présente dans les étendues d'eaux stagnantes ; nous la connaissons de 6 lacs, des

Pyrénées-Orientales jusqu'au massif du Néouvielle dans les Hautes-Pyrénées, entre 1 769 et 2 275 m. Gaston Gautier la mentionnait en 1897 dans sa flore des Pyrénées-Orientales « sur les bords du lac de Lanoux¹³ à 2 154 mètres d'altitude » d'après une observation originelle de Marcaillou d'Ayméric. Elle est aussi citée du lac de Port Bielh (65) dans Capblancq & Laville (1968).

Pyrénées-Orientales : estany de la Ballsera (1769 m), estany del Viver (2140 m) / James Molina (CBN méditerranéen, 24 juillet 2015).

Ariège : étang Petit (1870 m)

Hautes-Pyrénées : laquettes inférieure et supérieure du Néouvielle (2080 m) / Jacques Citoleux (4 août 2003) ; lac d'Aumar (2200 m) ; lac de Port-Bielh (2 275 m) / Didier Galop et Gilles Corriol, dét. Christophe Bergès (17 octobre 2013). Ces trois localités seraient toutefois à vérifier, un doute subsistant quant à la détermination des échantillons récoltés en contradiction possible avec les données de *Nitella capillaris* de Corillion (1949).

***Nitella gracilis* (J.E. Smith) C. Agardh**

À la différence des espèces citées précédemment, celle-ci se reconnaît à ses dactyles pluricellulaires.

Cette espèce semble rare dans les Pyrénées, nous ne l'avons observée qu'en Andorre et en Ariège, dans des lacs de faible profondeur (inférieure à 3 mètres) en relation directe avec des tourbières, sur des substrats de vase pulvérulente. On la trouve le plus souvent en compagnie des deux espèces d'Isoètes aquatiques présents sur cette partie est de la chaîne pyrénéenne, *I. lacustris* et *I. echinospora* ainsi qu'avec la Subulaire aquatique, bien que cette dernière ne dépasse que très rarement 1,50m de profondeur.

Au Pla de la Font (09), sous le refuge de Bassiès, ce sont de véritables herbiers denses de cette *Nitella* qui tapissent l'essentiel du fond de l'étang.

Ariège : étang des Llauses (1955 m) ; étang bleu (1781 m), étang du Tirou (1 693 m), étang des rives (1730 m) ; étang du Pla de la Font (1645 m).

Nous avons aussi observé cette espèce dans un lac d'Andorre : l'estany Forcat (2 370 m).

¹³ Ce lac a été aménagé pour l'hydroélectricité et ne permet certainement plus l'accueil de cette espèce aujourd'hui.

***Chara vulgaris* Linnaeus**

Cette espèce d'une grande variabilité fait partie des Characées à cortex diplostique. C'est sans doute la Characée la plus répandue en France. Sur le piémont nord pyrénéen, elle est assez commune dans les sources, suintements et ruisselets jusqu'à 1200 mètres d'altitude ; en revanche elle semble se faire nettement plus rare dans les lacs de montagne. Nous la connaissons de 3 lacs seulement, tous trois situés dans la partie centrale des Pyrénées, sur substrat calcaire.

Hautes-Pyrénées : lac de Bordères (1762 m)

Pyrénées-Atlantiques : lac de Louesque (2280 m) et lac du Lavedan (2180 m) / Maxime Loos (5 octobre 2018), dét. F. Prud'homme.

***Chara contraria* A. Braun**

Cette espèce à cortex diplostique, tout comme *Chara vulgaris*, s'en distingue par son cortex tylacanthé, c'est-à-dire à filaments primaires plus larges que les filaments secondaires (c'est le contraire chez *Chara vulgaris*). Au début du XX^e siècle, Hy (1913) mentionnait cette espèce au lac d'Oô (31) d'une observation de Belloc en 1889. Nous n'avons pas recherché cette espèce sur ce lac rehaussé depuis 1921 par un barrage hydroélectrique, en revanche, nous l'avons trouvée en Ariège dans l'étang de Bethmale (09) où elle occupe une grande partie de la surface en eau.

Ariège : étang de Bethmale (1052 m)

***Chara globularis* J.L. Thuiller**

Cette espèce monoïque à cortication triplostique est bien répandue dans l'hémisphère nord, jusque dans les régions arctiques.

Elle est citée sous le nom de *Chara fragilis* en 1968 par Capblancq et Laville dans le Néouvielle (65) : Gourg Nère inférieure de Port Bielh (2198 m) et lac inférieur d'Estibère (2120 m).

Nous l'avons observée de 5 lacs dont trois parmi les lacs d'Ayous (64). Sur la zone nord pyrénéenne, elle semble cantonnée à la zone centrale et occidentale, où on la trouve préférentiellement sur des secteurs à sous-sols basiques, constitués de calcaires ou d'andésites. Nous l'avons observée à chaque fois en compagnie de *Potamogeton berchtoldii* et parfois avec d'autres Potamots (*P. alpinus* et *P.*

perfoliatus).

Hautes-Pyrénées : lac des Espézières (2194 m) ; laquette supérieure du Néouvielle (2076 m) / Jacques Citoleux (4 août 2003).

Pyrénées-Atlantiques : lac d'Arlet (1983 m) ; lac Gentau (1947 m) ; lac du Miey (1915 m) ; lac Roumassot (1846 m)

***Chara virgata* Kutzing**

Tout comme *Chara globularis*, c'est une espèce monoïque à cortication triplostique, elle se distingue de cette dernière par ses stipulodes bien développés (*versus* stipulodes punctiformes pour *C. globularis*). C'est une espèce cosmopolite signalée jusqu'au Groenland. Dans les Pyrénées, nous ne la connaissons que d'un seul lac : le lac d'Isaby dans les Hautes-Pyrénées où elle occupe plusieurs hectares d'herbier dense et épais avec par secteur *Groenlandia densa* et *Ranunculus trichophyllus*.

Nos observations constituent les premières mentions pour les Pyrénées françaises à notre connaissance.

Hautes-Pyrénées : lac d'Isaby (1554 m)

Conclusion :

La présente synthèse permet d'établir une liste de 8 espèces de Characées pour les lacs des Pyrénées françaises. Nos prospections ont permis de consolider cette liste en y ajoutant 4 nouvelles espèces (*Nitella opaca*, *Nitella gracilis*, *Chara vulgaris*, *Chara virgata*). Les 130 lacs que nous avons prospectés permettent une première vision générale de la répartition de ces différentes espèces sur le massif français. Ce travail ne constitue cependant qu'une première étape vers les nombreuses études qu'il reste à mener pour bien connaître les Characées pyrénéennes.

L'Abbé Gaurier (1934) citait plus de 500 lacs pour les Pyrénées françaises, il reste donc des prospections à mener avant d'avoir une vision exhaustive. Si certains contextes (lacs minéraux, lacs de très haute altitude, barrages) permettent d'en éliminer quelques-uns, le potentiel de découverte reste important. Nous priorisons en particulier les lacs de Haute-Garonne et d'Ariège où nos données sont visiblement lacunaires.

Cette première synthèse nous donne aussi l'occasion d'identifier des questions de détermination que nos prospections futures nous permettront d'approfondir, en

particulier pour le genre *Nitella*.

En terme de biologie et d'écologie, il nous paraît prioritaire de mieux cerner les cycles biologiques et les éventuelles successions temporelles qui existent dans les lacs pyrénéens. Des prospections sur un même site à plusieurs saisons permettraient d'éclaircir ces questions. Ces éléments aideraient à mieux interpréter l'organisation des différentes communautés végétales qui cohabitent dans nos lacs d'altitude. Les travaux en cours dans le cadre du programme Poctefa GREEN (*Gestion et mise en Réseau des Espaces Naturels des Pyrénées*) auxquels nous participons vont permettre de croiser les connaissances sur la flore, la faune et quelques paramètres physico-chimiques d'une trentaine de lacs pyrénéens. Ils nous permettront donc peut-être de mieux comprendre l'écologie et les déterminismes de présence des Characées dans ces lacs.

Nous espérons aussi que la présente synthèse servira de base pour se rapprocher de nos collègues espagnols et andorrans afin d'établir au plus vite un socle de connaissance commun sur les lacs de toute la chaîne pyrénéenne. Nos premiers échanges avec le CSIC de Blanes et le gouvernement andorran sont prometteurs d'une riche collaboration, non seulement sur les Characées mais aussi sur toute la flore et la faune de ces écosystèmes si particuliers.

Cette connaissance est nécessaire pour prendre la mesure des menaces qui pèsent sur l'écologie de nos lacs de montagne. L'introduction de poissons, les reposoirs à bétail, les aménagements hydrauliques et hydroélectriques, les effluents de refuges et d'infrastructures touristiques, le réchauffement climatique sont autant de pressions et de menaces dont les effets délétères sont déjà observés. Les dysfonctionnements écologiques induits sont souvent ignorés et donc oubliés dans la gestion des espaces montagnards y compris pour la protection de la nature. Les végétations de Characées, habitats d'intérêt communautaire, sont par exemple presque toujours ignorés des fiches actions (mais aussi souvent des états des lieux) des documents d'objectifs des sites Natura 2000 concernés.

Les perspectives et enjeux sont donc importants pour motiver une synergie la plus large possible autour des Characées pyrénéennes.

Remerciements

Nous tenons à adresser nos remerciements à l'équipe du Conservatoire botanique qui nous entoure et en particulier à Lionel Gire et Maxime Loos pour leur contribution à nos prospections, à Christophe Bergès pour ses informations et sa participation à nos déterminations, à Élodie Hamdi pour son aide à la gestion des données et à la réalisation des cartes, à Cécile Vignau et Anne Gaultier pour leur aide dans nos recherches bibliographiques, Gilles Corriol et Francis Kessler pour

leur relecture du manuscrit.

Merci à Frédéric Andrieu (Conservatoire botanique national méditerranéen) pour sa relecture du manuscrit.

Nous remercions également Frédéric Blanc et Nicolas Goux (Conservatoire d'espaces naturels de Midi-Pyrénées), Olivier Jupille et Sylvain Rollet (Parc National des Pyrénées) et Marc Ventura (Consejo superior de investigación científicas de Blanes) pour leur participation à nos prospections et leur partage d'enthousiasme pour le développement des études écologiques sur les lacs pyrénéens.

Nous remercions aussi les gestionnaires d'espaces naturels qui nous ont toujours accueillis avec bienveillance et enthousiasme lors de nos plongées : Parc National des Pyrénées, Mairies de Bourg-d'Oueil et de Bordères-Louron, Nature Midi-Pyrénées, Parc naturel régional des Pyrénées ariégeoises, Association des naturalistes de l'Ariège, Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Office National des Forêts, Parc Naturel Régional des Pyrénées catalanes, Réserve Naturelle de Nohèdes, Réserve Naturelle du Massif de Saint-Barthélemy, Fédération des réserves naturelles catalanes, le Govern d'Andorra, la Comu d'Ordino (Andorre).

Nous remercions Pierre Lafon (Conservatoire botanique national sud-atlantique), Thierry Fernez (Conservatoire botanique national du bassin parisien), Elisabeth Lambert (Université Catholique de l'Ouest), Alain Grioche et Anna Moles (Govern d'Andorra) et Sergi Riba (Comu d'Ordino) pour leurs informations.

Certaines des prospections valorisées dans cet article ont été menées dans le cadre des programmes financés suivants :

- Programme Natura 2000 Occitanie, financé par l'État / Direction régionale de l'environnement, de l'aménagement et du logement (DREAL) Occitanie ;
- Programme Natura 2000 Nouvelle-Aquitaine, financé par l'État / DREAL Nouvelle Aquitaine ;
- Programme « Amélioration de la connaissance de la flore, la fonge et les habitats naturels et évaluation des grands corridors alluviaux de la sous-trame milieux humides et les grandes aires urbaines de Midi-Pyrénées », cofinancé par le Fonds européen de développement régional (FEDER PO-Midi-Pyrénées Garonne, appel à projet pour l'amélioration et la valorisation des connaissances), la Région Occitanie Pyrénées/Méditerranée, l'État / DREAL Occitanie et l'Agence de l'Eau Adour-Garonne ;

Ces 3 programmes sous maîtrise d'ouvrage du Conservatoire botanique national des Pyrénées et de Midi-Pyrénées

- Programme GREEN, maîtrise d'ouvrage du GEIE Forespir, cofinancé par le Fonds européen de développement régional (FEDER POCTEFA), l'État Français (DREAL/CGET), la Région Occitanie Pyrénées/Méditerranée et la Région Nouvelle-Aquitaine (<https://www.green-biodiv.eu/>);
- Programme *Subularia*, maîtrise d'ouvrage du Parc national des Pyrénées et financé par EDF.

Nous adressons nos remerciements à l'ensemble de ces financeurs.

Bibliographie :

ALLORGE P. & MANGUIN E., 1941. Algues d'eau douce des Pyrénées basques. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 88, 1 :159-192.

ANGELIER E., 1961. Les lacs de l'Estibère : remarques sur le peuplement des lacs de montagne. *Bull. Soc. Hist. Nat.*, 96 : 7-14.

BAILLY G. & SCHAEFER O., 2010. *Guide illustré des Characées du nord-est de la France*. Ed. CBN Franche-Comté, 96 p.

BELLOC E., 1911. Faune et flore des lacs pyrénéens, considérés au point de vue de l'influence du milieu. Congrès de Toulouse, 1910. *Association française pour l'avancement des sciences : compte-rendu de la 39^{ème} session, notes et mémoires* 39 : 232-235.

CAPBLANCQ J., 1973. Phytobenthos et productivité primaire d'un lac de haute montagne dans les Pyrénées Centrales. *Annales de Limnologie*, t.9, fasc.3 : 193-230.

CAPBLANCQ J. & LAVILLE H., 1968. Étude morphométrique et physico-chimique de neuf lacs du massif du Néouvielle (Hautes-Pyrénées). *Annales de Limnologie*, t.4, fasc.3 : 275-324.

CHOUARD P., 1935. Les réserves naturelles aux Pyrénées : création de la réserve du Néouvielle. *Annales de la Fédération Pyrénéenne d'Economie Montagnarde*, tome IV : 30-48.

CIRUJANO S., CAMBRA J., SANCHEZ-CASTILLO P.M., MECO A. & FLOR ARNAU N., 2008. *Flora iberica. Alga continentales. Carofitos (Characeae)*. Real Jardin Botánico, Madrid, 132p.

CITOLEUX J., 2003. *Localisation et suivi des herbiers amphibies des lacs d'altitude de la Réserve naturelle du Néouvielle, Parc national des Pyrénées : laquette d'Orédon, lac d'Aumar*. Ed. Parc national des Pyrénées, Tarbes, 34p.

COMERE J., 1924. Notes pour servir à l'étude des stations aquatiques des Pyrénées. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 62 : 64-84.

COMERE J., 1927. Additions à la flore des algues d'eau douce du Pays toulousain et des Pyrénées centrales. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*,

CORILLON R., 1949. Sur la présence du *Nitella capillaris* (Krock) Groves & Bullock-Webster dans le Massif de Néouvielle (Hautes-Pyrénées). *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 96 : 240-241.

CORILLON R., 1957. Les charophycées de France et d'Europe occidentale. Document numérisé en trois parties, *Société scientifique de Bretagne. Bulletin de la Société scientifique de Bretagne*, XXXII, hors-série n° 1, 499 p.

CORILLON R., 1958. Sur la répartition géographique des charophycées vivantes. *Mem. Soc. Biogeogr. et Atlas de biogéographie*, 299-301 : 122-156, 23 cartes.

GALAVIELLE L., 1942. Edmond Neyraut. *Bull. Soc. Bot. Fr.* Tome 89: 217-218.

GAURIER L., 1934. *Les lacs des Pyrénées françaises*. Toulouse, Ed. Privat, Paris, 319 p. & 58 photos & 16 fig.

GAUTIER G., 1897. *Catalogue raisonné de la flore des Pyrénées-Orientales*. Ed. Société agricole, scientifique et littéraire des Pyrénées-Orientales. Perpignan, 551 p.

HUSNOT T., 1913. Nécrologie : Jules Réchin. *Revue bryologique* 40 : 94.

HY F., 1913. Les Characées de France. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 60 : mémoires 26 : 47 p.

HY F., 1914. Les Characées de France, note additionnelle. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 61 : 235-241.

LAMBERT E. & GUERLESQUIN M., 2002. *Eaux oligo-mésotrophes calcaires avec végétation benthique à Chara spp. Fiche 3140*. In: *Cahiers d'habitats Natura 2000 « Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire »*, Tome 3 Habitats humides: 97-111. Ed. Documentation française, Paris.

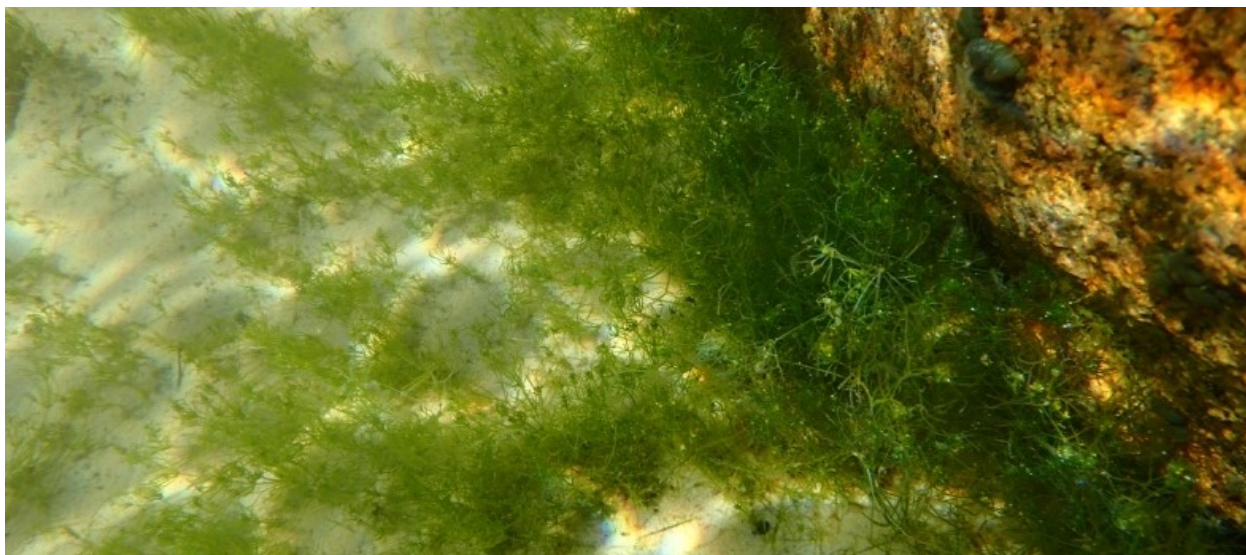
MOURONVAL J.-B., BAUDOUIN S., BOREL N., SOULIE-MÄRSCH I., GRILLAS P., 2015. *Guide des Characées de France méditerranéenne*. Ed. Office national de la chasse et de la faune sauvage, 214 p.

PRAT H. & CHOUARD P., 1928. Note sur les milieux aquatiques du Néouvielle (Hautes-Pyrénées) ; *Bull. Soc. Bot. Fr.* Tome 75, cinquième série, tome IV : 986-997.

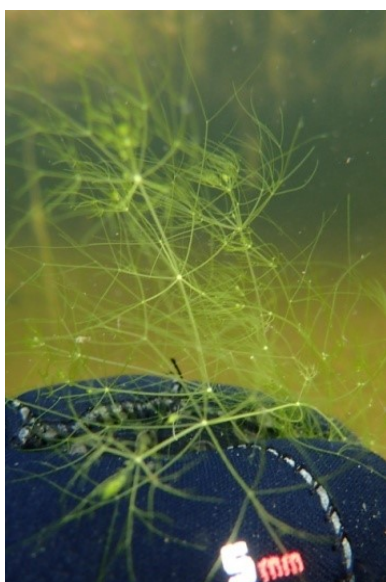
SAVOURE B. & VILLERET S., 1965. Flore algologique des Pyrénées. *Annales de Limnologie*, t. 1, fasc. 2, p. 145-153.

THEBE J., 2014. Un lustre d'eau méconnu en Haute-Garonne: *Chara vulgaris* var. *longibracteata* (Kützinger) J. Groves & Bullock-Webster. *Isatis* 14 : 238-252.

UDERSET -JOYE D. & BOISSEZON A., 2017. New insights into the ecology and phenology of two Characeae: *N. opaca* (Bruzellius) C. Agardh and *N. gracilis* (Sm.) C. Agardh. *Botany Letters, Advances in Charophyte Research* vol. 165, no. 1: 91-102.



Nitella opaca à la laquette de Gréziolles. Photo CBNPMP / B. Durand



Nitella gracilis à l'étang
des Llauses (09).

Photo CBNPMP / B. Durand



Peuplement dense de *Chara globularis*
dans le lac Gentau (64).

Photo CBNPMP / F. Prud'homme



Groenlendia densa au milieu d'un herbier de *Chara virgata* dans le lac d'Isaby (65).

Photo CBNPMP / F. Prud'homme