

Les herbiers amphibies vivaces à Isoètes
dans les lacs oligotrophes montagnards
du Massif vosgien, état de conservation,
observations et expérimentations récentes

Jean-Christophe RAGUÉ & Serge MULLER

DIRECTEUR DE LA PUBLICATION : Bruno David,
Président du Muséum national d'Histoire naturelle

RÉDACTEUR EN CHEF / *EDITOR-IN-CHIEF* : Jean-Philippe Siblet

ASSISTANTE DE RÉDACTION / *ASSISTANT EDITOR* : Sarah Figuet (naturae@mnhn.fr)

MISE EN PAGE / *PAGE LAYOUT* : Sarah Figuet

COMITÉ SCIENTIFIQUE / *SCIENTIFIC BOARD* :

Luc Abbadie (UPMC, Paris)
Luc Barbier (Parc naturel régional des caps et marais d'Opale, Colembert)
Aurélien Besnard (CEFE, Montpellier)
Vincent Boulet (Expert indépendant flore/végétation, Frugières-le-Pin)
Hervé Brustel (École d'ingénieurs de Purpan, Toulouse)
Thierry Dutoit (UMR CNRS IMBE, Avignon)
Éric Feunteun (MNHN, Dinard)
Grégoire Gautier (Parc national des Cévennes, Florac)
Olivier Gilg (Réserves naturelles de France, Dijon)
Frédéric Gosselin (Irstea, Nogent sur Vernisson)
Patrick Haffner (UMS PatriNat, Paris)
Frédéric Hendoux (MNHN, Paris)
Xavier Houard (OPIE, Guyancourt)
Isabelle Leviol (MNHN, Concarneau)
Francis Meunier (Conservatoire d'espaces naturels – Picardie, Amiens)
Serge Muller (MNHN, Paris)
Francis Oliveau (DREAL Centre, Orléans)
Laurent Poncet (UMS PatriNat, Paris)
Nicolas Poulet (AFB, Vincennes)
Jean-Philippe Siblet (UMS PatriNat, Paris)
Laurent Tillon (ONF, Paris)
Julien Touroult (UMS PatriNat, Paris)

COUVERTURE / *COVER* :

Herbier amphibie pionnier à *Isoetes lacustris* L. (2017) – Lac de Gérardmer (Vosges)

RÉFÉRENTIELS UTILISÉS POUR L'ARTICLE :

- pour la flore, le référentiel TAXREF v12.0 mis en ligne le 23 octobre 2018 par le Muséum national d'Histoire naturelle : <https://inpn.mnhn.fr/programme/referentiel-taxonomique-taxref>
- pour la syntaxonomie phytosociologique : Bardat *et al.* 2004.

Naturae est une revue en flux continu publiée par les Publications scientifiques du Muséum, Paris
Naturae is a fast track journal published by the Museum Science Press, Paris

Les Publications scientifiques du Muséum publient aussi / The Museum Science Press also publish:

Adansonia, *Zoosystema*, *Anthropozoologica*, *European Journal of Taxonomy*, *Geodiversitas*, *Cryptogamie* sous-sections *Algologie*, *Bryologie*, *Mycologie*.

Diffusion – Publications scientifiques Muséum national d'Histoire naturelle
CP 41 – 57 rue Cuvier F-75231 Paris cedex 05 (France)
Tél. : 33 (0)1 40 79 48 05 / Fax : 33 (0)1 40 79 38 40
diff.pub@mnhn.fr / <http://sciencepress.mnhn.fr>

© Publications scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 2019
ISSN (imprimé / *print*) : 1280-9551/ ISSN (électronique / *electronic*) : 1638-9387

Les herbiers amphibies vivaces à Isoètes dans les lacs oligotrophes montagnards du Massif vosgien, état de conservation, observations et expérimentations récentes

Jean-Christophe RAGUÉ

ex Mission scientifique du Conservatoire d'espaces naturels de Lorraine, CSRP Grand Est,
462, route du Saut des Cuves, F-88400 Xonrupt Longemer (France)
jc@rague.fr

Serge MULLER

Institut de Systématique, Évolution, Biodiversité, MNHN, CNRS, Sorbonne Université, EPHE,
case postale 39, 57 rue Cuvier, F-75231 Paris cedex 05 (France)
serge.muller@mnhn.fr

Soumis le 13 juillet 2018 | Accepté le 10 décembre 2018 | Publié le 13 février 2019

Ragué J.-C. & Muller S. 2019. — Les herbiers amphibies vivaces à Isoètes dans les lacs oligotrophes montagnards du Massif vosgien, état de conservation, observations et expérimentations récentes. *Naturae* 2019 (2): 59-79. <http://revue-naturae.fr/2019/2>

RÉSUMÉ

Les herbiers amphibies vivaces et, plus particulièrement, ceux à affinités boréomontagnardes sont des communautés végétales très spécialisées des plans d'eau circumboréaux froids et oligotrophes. Ils sont caractérisés notamment dans les lacs montagnards du Massif vosgien (France) par la présence de deux espèces d'Isoètes (*Isoetes lacustris* L., *I. echinospora* Durieu) et de la Subulaire aquatique (*Subularia aquatica* L.). Ces habitats sont aujourd'hui relictuels et menacés dans les lacs des Vosges. *Subularia aquatica* n'y a plus été observé depuis 1990 et la majorité des stations historiques des deux Isoètes ont disparu au cours des cinq dernières décennies, même si l'état de conservation d'*Isoetes lacustris* s'est restauré dans le lac de Gérardmer au cours de la dernière décennie et que celui d'*I. echinospora* est actuellement encourageant dans celui de Longemer. Ces habitats d'intérêt communautaire et ces espèces protégées représentent un enjeu majeur en termes de connaissance et de sauvegarde de la biodiversité pour la région Grand Est et pour l'Union européenne. Il y a donc urgence à préciser leur répartition, leur fonctionnement, leur écologie, leur état de conservation et les causes de leur forte régression afin de pouvoir planifier leur conservation et le cas échéant leur restauration. Cet article tente de faire le point sur les connaissances acquises depuis plus d'un siècle sur ces phytocénoses dans le Massif vosgien. Des expérimentations simples ont aussi permis de vérifier ou d'identifier une partie des chaînes de causalités et de rétroactions impliquées dans leur composition, leur structure et leur régression. Les deux espèces d'Isoètes qui survivent encore aujourd'hui dans ces communautés amphibies ont été plus particulièrement étudiées ici.

MOTS CLÉS
Plantes isoétoïdes,
Vosges,
végétation menacée,
revégétalisation lacustre.

ABSTRACT

Conservation of the amphibian perennial swards with quillworts in the oligotrophic lakes of the Vosges mountains, recent observations and experiments.

Amphibian perennial swards, and quite particularly those with boreomontane affinities, are very specialized plant communities of cold, oligotrophic lakes, characterized by the presence of two quillwort species (*Isoetes lacustris* L. and *I. echinospora* Durieu) and the water awlwort (*Subularia aquatica* L.). In the Vosges mountains (France), these habitats are becoming very threatened relicts. *Subularia aquatica* has not been found again since 1990 and most of the historical localities of the two Isoetids disappeared during the last five decades. Nevertheless, the conservation situation of these plants has

KEY WORDS
Isoetids,
Vosges,
endangered vegetation,
lake restoration.

improved in the Gérardmer Lake during the last 10 years and that of *I. echinospora* is encouraging in the Longemer Lake. These habitats of European interest and these protected plants are of utmost importance in terms of knowledge and protection of biodiversity in the Grand Est Region and for the European Union. It is thus urgent to specify their distribution, function, ecology, conservation status, and the causes of their significant regression in order to be able to plan for their preservation and restoration. This article reviews the knowledge acquired over more than a century on these plant communities in the Vosges mountains. Simple experiments have also revealed part of the chain of causalities and feedback involved in their composition, structure and decline. Both quillworts species, which survive even today in these amphibian communities, were especially studied.

INTRODUCTION

LES LACS MONTAGNARDS À ISOÈTES DES VOSGES : PRÉSENTATION ET CARACTÉRISATION

La plupart des plans d'eau à *Isoetes lacustris* L. et/ou *I. echinospora* Durieu des latitudes moyennes d'Europe occidentale sont installés dans des dépressions d'origine glaciaire, plus rarement volcanique. Les six stations historiques d'Isoètes spp. du Massif vosgien occupaient toutes des lacs créés par les dernières poussées glaciaires quaternaires dans des roches siliceuses (Tableau 1).

Les trois lacs des Hautes-Vosges plus particulièrement investigués entre 1980 et 2018 à l'occasion de cette étude sont situés dans le département des Vosges (88). Ils ont été creusés à des altitudes comprises entre 650 et 750 m par le glacier de la Haute-Vologne, descendu sur le versant lorrain du Hohneck à l'occasion des poussées glaciaires qui se sont succédées jusqu'au Würm. Le lac de Retournemer occupe un ombilic barré par un verrou granitique, ceux de Longemer et de Gérardmer des vallées glaciaires barrées par des complexes de moraines et de deltas proglaciaires ou postglaciaires (Seret 1966 ; Bonn 1970 ; Flageollet 2002).

Les lacs de Longemer et de Gérardmer (Fig. 1) présentent un régime dimictique de second ordre : des efflorescences planctoniques bisannuelles accompagnent les mouvements de convection des masses d'eau quand les changements de saisons printaniers et automnaux font remonter des nutriments et oxygènent les couches profondes (Hubault 1947 ; Laveau 2014). Le lac de Retournemer, moins profond et soumis à un renouvellement des masses d'eau plus rapide, ne connaît pas cette déstratification de grande ampleur, il est dimictique comme le lac voisin de Lispach et subit, comme lui, une anoxie accentuée des couches profondes (Millet *et al.* 2015).

La stratification surtout estivale créée à partir de juin une hypoxie temporaire des couches profondes (hypolimnion et hypobenthos) des trois lacs, voire, à Retournemer une anoxie des fonds avec libération d'hydrogène sulfuré toxique par les microorganismes sulfato-réducteurs. La photosynthèse du phytoplancton, plus active en milieu de journée, entraîne une séquestration de CO₂ dissous assez importante pour que l'épilimnion atteigne néanmoins un pH neutre et un taux d'oxygène dissous proche de la saturation. Par contre,

les cadavres planctoniques se minéralisent mal dans ces eaux dystrophes et restent en grande partie confinés en été dans les strates supérieures par les thermoclines. Ils créent une forte turbidité qui diminue la hauteur de la zone euphotique tandis que la minéralisation incomplète de leur matière organique favorise la désoxygénation, l'eutrophisation, l'acidification et le colmatage des couches profondes. Les étés caniculaires s'accompagnent aussi parfois, près de la surface, surtout à Retournemer, d'une prolifération d'algues eutrophiles épiphytes et filamenteuses qui drapent les macrophytes et le benthos.

L'englacement hivernal des trois lacs, de plus en plus court avec les années, dépasse rarement deux mois pour Gérardmer et l'épaisseur de la glace atteint difficilement 15 cm de nos jours. Les mouvements verticaux et horizontaux de la glace recréent épisodiquement sur le benthos des habitats pionniers en arrachant localement des plantes enracinées sur les hauts-fonds.

L'augmentation progressive de la turbidité de l'eau des trois lacs au fil des décennies est aussi attestée par les observations effectuées il y a plus de 100 ans à l'occasion d'une excursion de la Société botanique de France (Guinier & Maire 1908) dont le compte-rendu d'excursion mentionnait : « les eaux, très limpides, sont d'une pureté remarquable et ne contiennent que des traces de matières organiques ou minérales en dissolution ». Cette évolution perceptible à l'œil est symptomatique de la détérioration physicochimique de ces masses d'eau et de leurs bassins-versants par les activités humaines.

Ces perturbations ont été décrites sur ces trois lacs (Tableau 2) par les expertises de limnologie, d'hydrobiologie ou de paléoenvironnement : (Hubault 1947 ; CTGREF 1979 ; Légize *et al.* 2005 ; Lausecker 2009 ; Millet *et al.* 2015 ; Collas 2016). Elles mettent en évidence l'impact progressif des activités humaines dans les lacs de Gérardmer et de Longemer à compter de 1700 et une accentuation vers 1930 sur les compartiments pélagique et benthique : accentuation du caractère dystrophe et eutrophe, hypoxie estivale de l'hypolimnion, hypersalinité de l'hypolimnion, etc.

Ces altérations sont la conséquence des nombreuses activités humaines qui ont touché leurs bassins-versants : apports hivernaux de fondants routiers, de remblais, d'eaux usées, de matériaux terreux arrachés par la déstabilisation des profils hydrauliques des torrents, prélèvements dans les nappes aquifères, introductions d'espèces allochtones, etc.



FIG. 1. — Les deux derniers lacs vosgiens hébergeant des Isoètes : **A**, lac de Longemer, barré par des complexes de moraines et de deltas fossiles ; **B**, lac de Gérardmer, barré à son extrémité ouest par la grande moraine terminale du glacier de la Vologne. Crédits photos : J.-C. Ragué.

LES PLANTES ISOÉTOÏDES DES LACS VOSGIENS

On qualifie d'isoétoïdes les plantes vasculaires amphibiens d'apparence proche des Isoètes qui constituent l'essentiel du *Littorellion*. Malgré leur appartenance à des phyla très différents, elles se caractérisent dans tout le domaine circumboréal par un habitat, une morphologie, une anatomie et une physiologie très comparables (Fig. 2). La connaissance de ces spécificités est indispensable à la compréhension des interactions et de leur distribution dans les plans d'eau.

Cette convergence évolutive commencée au Dévonien (Pigg 2001 ; Klaus *et al.* 2016) avec l'apparition des premières Isoètes s'est poursuivie beaucoup plus tard avec celle de spermatophytes aquatiques qui sont venus enrichir les herbiers amphibiens.

On peut tenter de l'expliquer par des réponses adaptatives aux fortes pressions environnementales : habitats aquatiques oligotrophes, acidiphiles et froids, stress hydrique et insolation à l'occasion des assèchs, pression d'abrutissement par les herbivores aquatiques et terrestres :

- ce sont des hydro-hémicryptophytes habituellement vivaces, dotés de rosettes à axe court ; leurs feuilles junciformes souvent subulées dépassent rarement 20 cm ; on notera pourtant que *Subularia aquatica* L., hydrothérophyte annuel/bisannuel régulièrement mentionné par la littérature phytosociologique dans les herbiers amphibiens pérennes depuis sa découverte dans le lac de Longemer par Caspary (Godron 1867), relèverait théoriquement des herbiers amphibiens annuels ;
- leur habitat est oligotrophe, acidiphile et froid, ce qui, en phase aquatique, ne permet habituellement qu'une période de végétation courte ; il est soumis à des assèchs périodiques ou sporadiques ;
- comme l'indique l'intitulé de leur phytocénose, ces plantes présentent des adaptations à un régime amphibie : leurs feuilles peu ou pas pourvues de stomates sont dotées d'importants canaux aérifères qui facilitent les échanges gazeux tissulaires et les allègent (détachées, elles montent flotter en surface). *A contrario*, les espèces compagnes à feuilles flottantes, décrites

TABLEAU 1. — Typologie des plans d'eau à Isoètes du Massif vosgien. Abréviation : DCE, Directive-Cadre sur l'Eau (2000/60/CE).

Toponymes	Bassins-versants	Altitude	Géomorphologie quaternaire	DCE validée	Profondeur max zone euphotique
Lac de Gérardmer	La Jamagne	660 m	Vallée glaciaire barrée par des moraines terminales & des deltas proglaciaires ou postglaciaires	Oui	–4,50 m
Lac de Longemer	La Vologne supérieure	736 m	Vallée glaciaire barrée par des moraines terminales & des deltas proglaciaires ou postglaciaires	Oui	–3,50
Lac de Retournemer		776 m	Ombilic barré par un verrou granitique	Non	–2,50 m
Lac de Blanchemer	La Moselotte	984 m	Ombilic barré par une moraine terminale	Non	Variable car étiages artificiels
Étang de la Demoiselle	Séparation des eaux Augronne et Moselle	545 m	Culot de glace morte barré par des moraines	Non	Variable car étiages artificiels
Lac de Sewen	Belchenseebach affluent de la Lauch	498 m	Ombilic barré par verrou & moraines	Non	–

TABLEAU 2. — Deux diagnostics écologiques des lacs de Retournemer, Longemer et Gérardmer.

Toponymes	Léglize <i>et al.</i> 2005	Millet <i>et al.</i> 2015
Lac de Gérardmer	Situation passable	Dysfonctionnel d'origine partiellement anthropique
Lac de Longemer	Situation passable	Dysfonctionnel d'origine partiellement anthropique
Lac de Retournemer	Situation dégradée	Mésobiotique dysfonctionnel

par la phytosociologie du *Littorellion* mais dotées d'une morphologie non isoétoïde comme *Myriophyllum alterniflorum* DC., *Sparganium angustifolium* Michx. et *Ranunculus aquatilis* L., déploient leurs rameaux flottants finement divisés, parfois sur plus de trois mètres de hauteur vers la surface; elles ne sont pas à proprement parler amphibies, même si elles tolèrent l'exondation; ces macrohydrophytes appartiennent, en fait, à des strates et à des entités fonctionnelles et phytoécologiques (synusies) bien différentes;

– leurs parties souterraines sont développées et pérennes; en phase aquatique, elles sont dotées de capacités d'absorption du CO₂ du sol et contrarient donc la séquestration de la matière organique en y injectant de l'oxygène, elles favorisent aussi son oxydation (Keeley & Busch 1984; Boston 1986; Smolders *et al.* 2002) et minimisent la réduction des sulfates en sulfures toxiques par les communautés microbiennes anaérobies; ce processus contribue donc, par rétroaction positive, à entretenir les horizons supérieurs oxydants, oligotrophes et faiblement humiques favorables aux communautés isoétoïdes (*a contrario*, les herbiers aquatiques enracinés flottants contribuent activement à la pédogenèse et génèrent leur propre substrat organique plus réducteur);

– leurs feuilles aquatiques étroites et dépourvues de stomates ne jouent qu'un rôle mineur dans les échanges gazeux en phase immergée;

– *Littorella uniflora* (L.) Asch. et les deux Isoètes sont dotés d'un métabolisme de type CAM (pour « Crassulacean Acid Metabolism »; métabolisme acide des Crassulacées). (Keeley & Busch 1984; Richardson *et al.* 1984; Boston 1986; Keeley 1998; Woodward 1998); cette photosynthèse différée,

plus commune chez les plantes terrestres xérophiles serait une adaptation à de très faibles taux de CO₂ dissous. Elle permettrait à ces hydrophytes de capter le gaz carbonique exhalé la nuit par la faune aquatique et la respiration de la flore non CAM (Keeley 1998; Smolders *et al.* 2002);

– en phase aquatique au moins, leur croissance est lente, leur production primaire limitée et leur contribution trophique inférieure à celle des herbiers enracinés flottants.

LES HERBIERS AMPHIBIES À ISOÈTES

DES LACS MONTAGNARDS DU MASSIF VOSGIEN :

HISTORIQUE DES ÉTUDES

Les herbiers lacustres des lacs vosgiens avaient suscité un grand intérêt de la part des botanistes de la fin du XIX^e et du début du XX^e siècle (Fliche 1879; Mer 1881a, b, c, 1887, 1908). Ils n'ont pourtant, par la suite, plus fait l'objet de publications pendant plus d'un demi-siècle. Les investigations ont repris au cours des dernières décennies sur la base d'approches davantage fonctionnelles. Après les travaux initiaux de Hubault (1947) sur les lacs montagnards vosgiens, les expertises physico-chimiques, hydrobiologiques, paléolimnologiques et paléoclimatologiques ont également repris (CTGREF 1979; Guérold *et al.* 1993; Léglize *et al.* 2005; Laveau 2014; Millet *et al.* 2015). De même, les investigations botaniques et phytoécologiques sur les herbiers amphibies des trois lacs de Gérardmer, Longemer et Retournemer ont repris à partir de 1994, notamment avec la contribution des auteurs (Conservatoire des Sites Lorrains – Ragué J.-C. 2001 à 2009).

Ces suivis et expérimentations avaient pour objectifs :

– de dresser le bilan des populations existantes d'Isoètes;

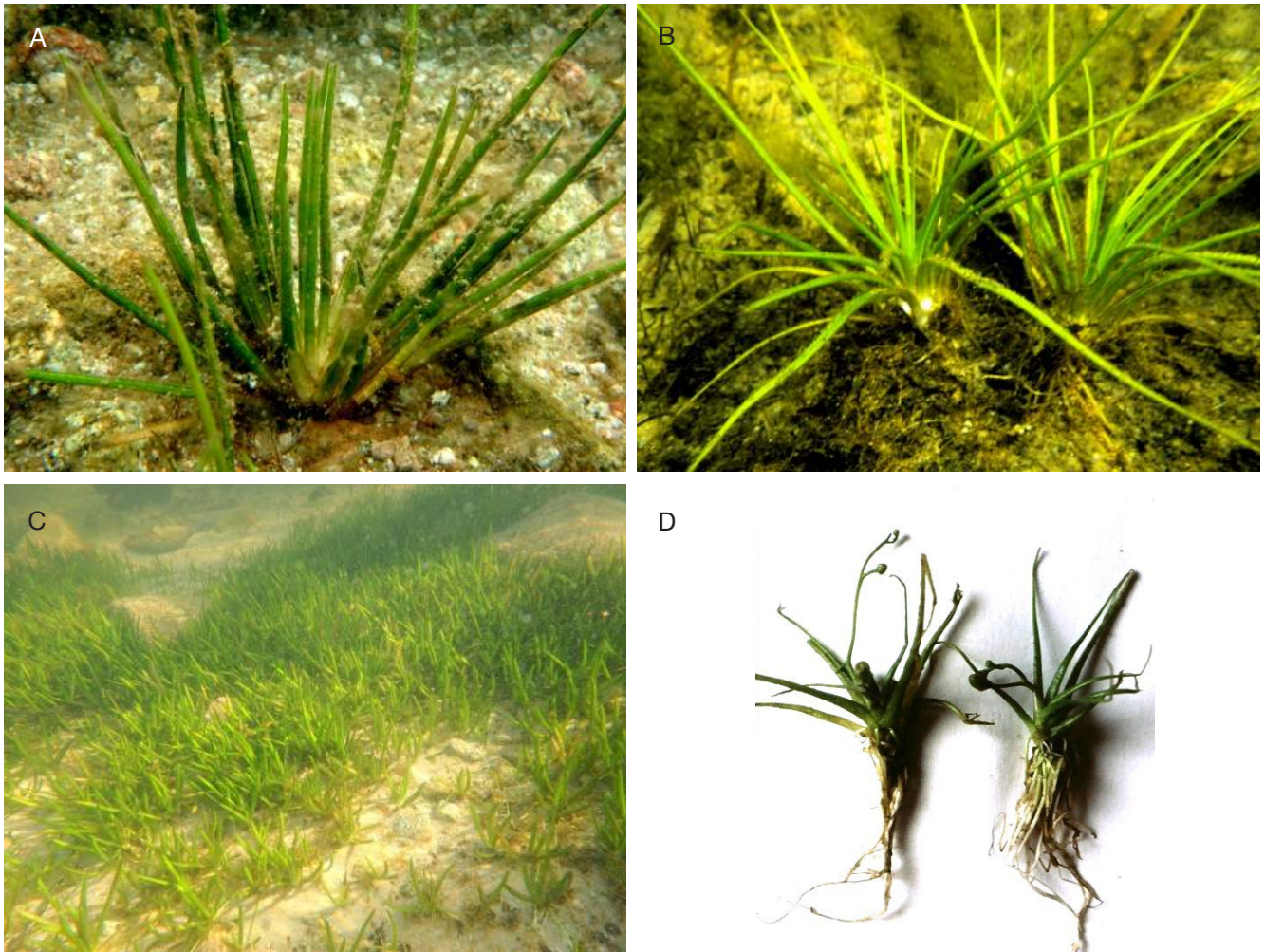


FIG. 2. — Quatre plantes isoétoïdes des lacs montagnards vosgiens : **A**, sporophytes d'*Isoetes lacustris* L. avec périphyton dans le lac de Gérardmer, Isoetaceae Rchb. ; **B**, sporophytes d'*Isoetes echinospora* Durieu (Isoète à spores spinuleuses) dans le lac de Longemer, Isoetaceae ; **C**, *Littorella uniflora* (L.) Asch. (Littorelle des étangs), herbier monospécifique et monoclonal propagé par stolons sur sédiments fluviatiles siliceux dans le lac de Gérardmer, Plantaginaceae Juss. ; **D**, *Subularia aquatica* L. (Subulaire aquatique), forme cléistogame immergée à -1 m, amphibie annuelle ou bisannuelle non revue dans les lacs vosgiens depuis 1990, Brassicaceae Burnett. Crédits photos : J.-C. Ragué.

– de préciser la composition floristique des herbiers en recherchant en particulier les espèces critiques comme *Subularia aquatica*, non revue depuis 1990 ;

– d'effectuer des relevés et transects phytosociologiques géolocalisés afin de décrire les ceintures de végétation en fonction de la profondeur ;

– de cartographier la répartition du *Littorellion uniflorae* Koch 1926 et des autres communautés aquatiques ;

– d'évaluer l'état de conservation de ces habitats et tenter d'identifier les causes de la raréfaction (dans le lac de Longemer) ou de disparition (dans celui de Retournermer) des herbiers amphibies, essentiellement par des suivis pluriannuels croisés avec des techniques de transplantation en conteneurs immergés et de protection contre la faune herbivore par des cages grillagées.

LES COMMUNAUTÉS D'HYDROPHYTES DES LACS VOSGIENS

Les herbiers amphibies et herbiers aquatiques enracinés des lacs de Longemer et de Gérardmer sont capables de coloniser les atterrissements granulo-sableux accessibles à la lumière

entre 0 et 4,50 m de profondeur (deltas fossiles et moraines submergés), mais aussi, fréquemment, ceux issus des activités humaines (remblais routiers inondés, plages artificielles de bases nautiques, berges étreppées par le piétinement des baigneurs). La nature du substrat du fond et la profondeur de l'eau individualisent quatre communautés dominantes de plantes vasculaires lacustres enracinées :

– les herbiers aquatiques enracinés flottants (*Ranuncion fluitantis* Neuhausl 1959) à *Nuphar pumila* (Timm) DC., *Potamogeton* L. spp., *Ranunculus aquatilis*, *Sparganium angustifolium* et *Myriophyllum alterniflorum* ont été majoritairement éradiqués dans les lacs de Gérardmer et de Longemer dès la fin des années 1940 par les faucardages répétés réalisés par les bateaux de loisirs ; la dernière espèce se multiplie végétativement et prospère pourtant sur les sites eutrophisés des trois lacs où elle peut former des herbiers monospécifiques denses à forte productivité primaire comme au sud du delta de la Vologne dans le lac de Longemer ; ces herbiers subsistent cependant dans

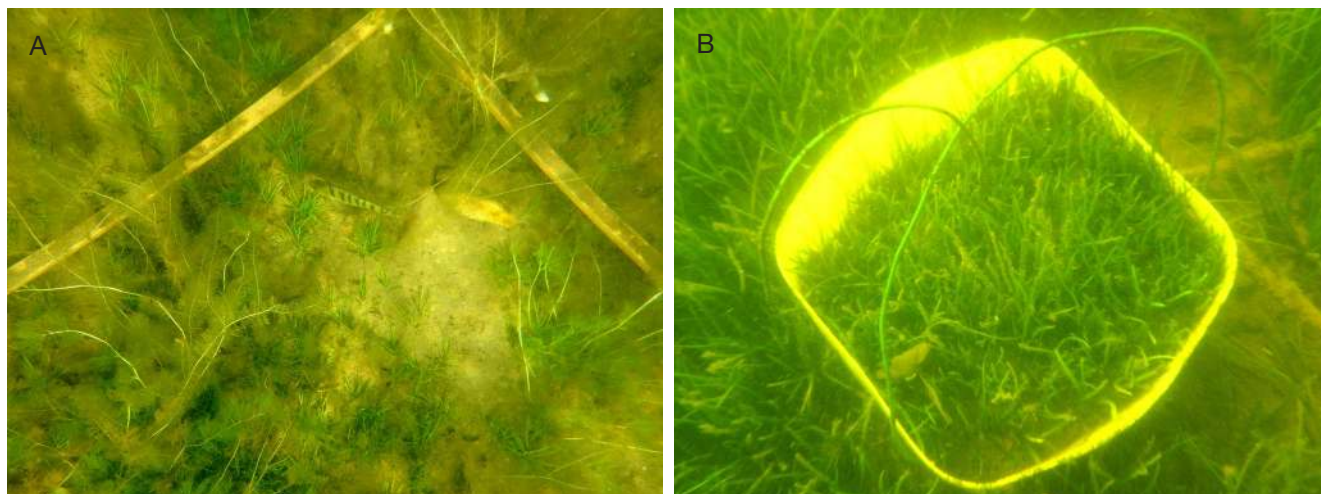


Fig. 3. — Suivi phytosociologique et expérimentation de transplantation en conteneur : A, quadrat phytosociologique permanent à -1,70 m à Longemer : *Isoetes echinospora* Durieu, *Myriophyllum alterniflorum* DC. et *Ranunculus aquatilis* L. ; B, conteneur immergé à -2,10 m spontanément colonisé par *Isoetes lacustris* L.. Crédits photos : J.-C. Ragué.

les lacs de Longemer et de Retournemer où ils occupent les fonds vaseux profonds, essentiellement holorganiques où les courants favorisent la sédimentation des frustules de diatomées et autres cadavres planctoniques ainsi que les limons tourbeux et la litière forestière amenée par les affluents des plans d'eau ;

- les communautés de lithophytes (*Batrachospermum helminthosum* Bory, *Fontinalis antipyretica* Hedw. et algues filamenteuses) s'accrochent aux pierres déposées sur le fond par le glacier de la Vologne : pavage lâche de till et de dropstones de taille décimétrique, moraines de fond délavées et groupes de rochers erratiques arrondis de 1 à 3 m³ ;

- les gazons amphibies annuels septentrionaux (*Eleocharitenion ovatae* Pietsch 1973), uniquement représentés dans les plans d'eau du territoire étudié par la forme aquatique d'*Elatine hexandra* (Lapierre) DC., occupent essentiellement des habitats pionniers discontinus créés à faible profondeur (< 80 cm) par les activités humaines sur la périphérie du lac de Gérardmer ;

- les gazons amphibies vivaces oligotrophes boréomontagnards (*Littorellion uniflorae* Koch 1926) occupent presque exclusivement des fonds sablo-graveleux siliceux délavés et peu humeux dans les interstices des dropstones. Ces gazons sont caractérisés par la présence des plantes isoétoïdes décrites dans la partie « Les plantes isoétoïdes des lacs vosgiens ».

MÉTHODES D'ÉTUDE DES HERBIERS À ISOÈTES DU MASSIF VOSGIEN

En parallèle aux expertises physico-chimiques énumérées ci-dessus, un des auteurs (JCR) a effectué sur près de 30 ans des inventaires, relevés et expérimentations qui ont contribué à la rédaction du présent article. Ces opérations ont été assurées à titre personnel ainsi que dans le cadre des suivis diachroniques engagés par le Conservatoire des Sites lorrains

(Conservatoire d'espaces naturels de Lorraine [Ragué 2001 à 2009 ; Hingray 2017]) et financés par l'Agence de l'Eau Rhin-Meuse. Ce sont notamment :

- des inventaires de la faune et de la flore des trois lacs ;
- des prospections pluriannuelles des deux espèces d'Isoètes et de *Subularia aquatica* dans leurs stations historiques (décrites avant 1965) et actuelles ; elles ont conduit à retrouver *Isoetes echinospora*, non revu pendant 15 ans ;
- des expérimentations de transplantations d'*Isoetes lacustris* ou de *Littorella uniflora* dans des conditions variables de luminosité, de température, de physico-chimie et de vitesse de colmatage dans les trois lacs étudiés pour identifier les causes de leur disparition dans leurs stations d'origine ;
- des relevés et des clichés diachroniques des dégâts infligés par la faune aquatique introduite ;
- des relevés physico-chimiques diachroniques en appui au laboratoire LIEBE de l'Université de Lorraine ;
- des comptages de sporophytes et relevés phytosociologiques diachroniques sur quadrats géoréférencés (Fig. 3) ;
- des cartographies par GPS de la distribution des herbiers amphibies et des deux Isoètes dans les lacs de Longemer et de Gérardmer.

RÉSULTATS

LES DEUX ESPÈCES DU GENRE *ISOETES* DES LACS VOSGIENS, HISTORIQUE DE LEUR DÉCOUVERTE ET DISTRIBUTION ACTUELLE

Le genre *Isoetes* appartient au clade des Lycophytes (classe des Lycopodiopsida). Une nomenclature alternative le place avec notamment les Lépidodendrales fossiles et les Selaginellaceae dans la classe des Isoetopsida sur le critère de la présence de ligules, de l'hétérosporie et de l'endosporie. Il est le seul représentant actuel de la famille des Isoetaceae, beaucoup plus diversifiée au Trias (Retallack 1997).

TABLEAU 3. — Diagnose macroscopique des deux Isoètes des lacs vosgiens.

Critères	<i>Isoetes lacustris</i> L.	<i>Isoetes echinospora</i> Durieu
Types biologiques selon Raunkiaer (1904)	Hydrohémicryptophyte	
Corme	Bulbe blanc faiblement bilobé	
Feuilles	Longueur de 5 à 20 cm selon les accommodats, généralement dressées, relativement épaisses, rigides et cassantes, vert foncé et dotées de quatre lacunes aérifères plus visibles que chez <i>I. echinospora</i> , alignées en quatre cylindres symétriques deux à deux, fractionnés transversalement par des cloisons visibles par transparence, base interne concave, marges basales scléreuses. Absence de stomates dans les populations paléarctiques.	Longueur ≤ 15 cm, minces, souples et deux fois flexueuses, souvent appliquées sur le substrat, vert tendre, translucides, lacunes aérifères et cloisons moins visibles par transparence, base interne concave. Absence de stomates dans toutes ses populations mondiales.
Sporanges	Ovoïdes, renflés vers l'extérieur, 5 à 6 mm de diamètre	Ovoïdes, plus petits que ceux d' <i>I. lacustris</i>
Macrospores	De grande taille car polyploïdes : 500 à 700 µm de diamètre, tétraédriques, dotés de sutures crêtées et de tubercules saillants.	Globuleuses, plus petites que celles d' <i>I. lacustris</i> , hérissées d'aiguillons fins serrés et aigus qui ont donné son nom au taxon.
Écologie	En gazons souvent denses sur les hauts-fonds sablo-graveleux siliceux peu humeux et rarement exondés des plans d'eau montagnards oligotrophes : de 0 jusqu'à 4,50 m de profondeur dans le lac de Gérardmer	Comme <i>I. lacustris</i> mais les sporophytes plus dispersés sont plus proches de la surface : de 0 à 2,10 m de profondeur à Longemer

TABLEAU 4. — Distribution des deux Isoètes en 2018 – Massif vosgien.

Stations historiques	<i>Isoetes lacustris</i> L.	<i>Isoetes echinospora</i> Durieu
Lac de Gérardmer	Plus de 100 000 sporophytes sur environ 2,5 ha dans le lac de Gérardmer en 2018	Jamais mentionné dans la bibliographie ni observé à l'occasion des recherches des auteurs
Lac de Longemer	Relictuel depuis 1990. Moins de 1000 sporophytes dans près de trois sous-stations totalisant 100 m ² en 2018	Près de 400 sporophytes répartis sur 160 m ² essentiellement sur la station principale en juin 2018
Lac de Retournemer	Non revu depuis 30 ans malgré les recherches	Aucune mention dans la bibliographie
Étang de la Demoiselle	Aucune mention dans la bibliographie	Non revu depuis plus de 30 ans à l'occasion des recherches des auteurs
Lac de Blanchemer	Aucune mention dans la bibliographie	Non revu depuis plus de 30 ans à l'occasion des recherches des auteurs
Lac de Sewen	Non revu	Non revu depuis plus d'un siècle

Deux espèces d'Isoètes sont mentionnées par la littérature botanique dans le massif vosgien (Tableau 3) :

– *Isoetes lacustris*, l'Isoète des lacs, décaploïde : $2n = 110$ (Prelli 2002) ;

– *Isoetes echinospora*, l'Isoète à spores spinuleuses, diploïde : $2n = 22$ (Löve 1962 ; Prelli 2002).

Isoetes lacustris aurait été découvert en 1767 par Guettard et Lavoisier au lac de Retournemer (Fliche 1879, 1906). Sa présence et son abondance dans les trois lacs ont ensuite été précisées par Mougeot (1845). Ses stations historiques subsistent partiellement en 2018 dans les lacs de Gérardmer et de Longemer, mais celle mentionnée au XIX^e siècle à Retournemer (Mougeot 1845 ; Kirschleger 1858) a disparu. En l'absence de perturbations ou de concurrence par *Littorella uniflora*, *I. lacustris* croît aujourd'hui sur les fonds sablo-graveleux entre 0 et 4,50 m de profondeur du lac de Gérardmer et entre

0 et 2,50 m du lac de Longemer dont la zone euphotique est plus restreinte. Dans les zones littorales profondes à l'ouest du lac de Gérardmer, il forme même d'importants gazons, denses et presque monospécifiques. Il est par contre, relictuel aujourd'hui à Longemer depuis les années 1980 où ses dernières populations sont fortement impactées par la faune aquatique herbivore et fousseuse (Tableau 4).

Isoetes echinospora a d'abord été découvert en 1866 sur le delta de la Vologne à l'est du lac de Longemer par Nicolas Martin, un botaniste local autodidacte (Godron 1875 ; Fliche 1879). Il avait jadis été aussi relevé dans trois autres plans d'eau du massif vosgien (lacs de Blanchemer et de Sewen, étang de la Demoiselle). La dernière observation attestée et publiée d'*Isoetes echinospora* dans les Hautes-Vosges était restée celle de Rastetter en août 1974 (Rastetter 1974) sur la berge ouest du lac de Longemer, habitat aujourd'hui très dégradé par les

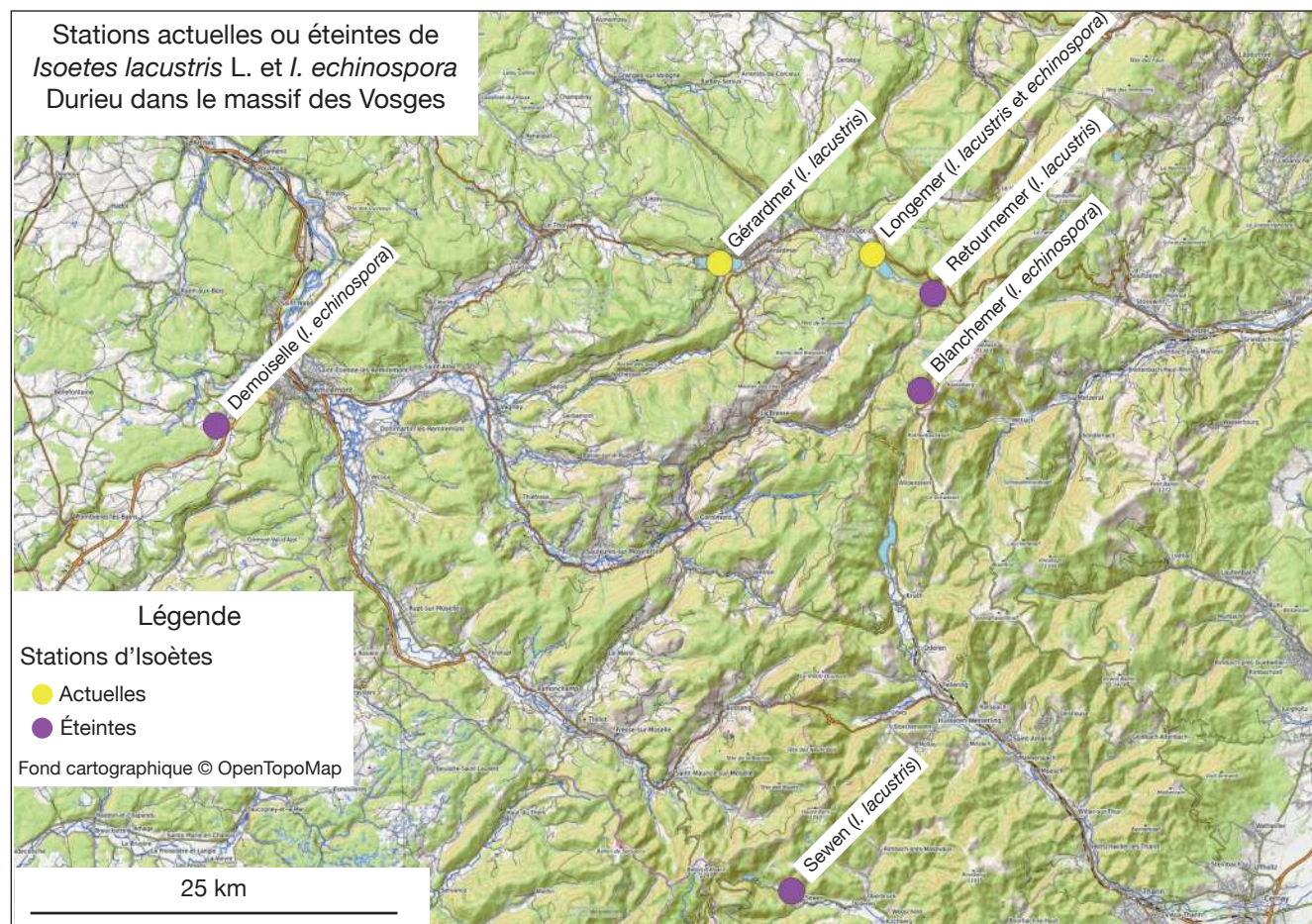


FIG. 4. — Carte de distribution actuelle des deux Isoètes dans les Vosges.

activités nautiques. Une microstation éphémère a d'abord été retrouvée dans ce lac par les auteurs de 1989 à 1996 sur bannette de racines d'aulnes (station revisitée pour confirmation de la diagnose en 1990 en compagnie de Michel Boudrie qui l'a aussi revue en 1992).

Sa station principale et pérenne actuelle sur les hauts-fonds sud du lac, à l'est du lieu-dit « la Butte Bilon », a d'abord été relevée par les auteurs en 2011 avant de faire l'objet d'un suivi continu jusqu'en 2018. Elle y occupe les atterrissements sablo-graveleux oligotrophes peu humides d'un delta inactif, ombragés pendant une partie de la journée par la ripisylve, à des profondeurs comprises entre 0 et 2,10 m. Ses effectifs augmentent globalement depuis 2011 pour atteindre un maximum de près de 400 sporophytes matures à la mi-juin, avant que chaque année la faune aquatique et la baignade ne les détruisent pour partie.

Plusieurs sous-stations pionnières comptant seulement quelques sporophytes tentent de s'installer depuis 2012 sur les hauts-fonds au sud-est du lac de Longemer mais sont rapidement éradiquées par la faune aquatique herbivore et fouisseuse.

Isoetes × hickeyi W. C. Taylor & Luebke, hybride allo hexaploïde stérile ($2n = 66$) entre les deux espèces précédentes alors que leurs ploïdies très différentes sembleraient interdire

la fécondation interspécifique. Il a été décrit dans l'aire de distribution circumboréale sympatrique des deux parents, plus spécialement en Amérique du Nord (Taylor & Luebke 1988), puis découvert en France, à la fin des années 1980, dans les Pyrénées-Orientales (Taylor & Hickey 1992). Même si, en l'absence de recherches, cet hybride n'a jamais été signalé dans le lac de Longemer par la littérature ou les herbiers d'exsiccata, il y était potentiellement présent au moins jusqu'à la première moitié du XX^e siècle quand les deux espèces parentes coexistaient en grandes populations. Une expertise métagénomique des sédiments serait susceptible de démontrer sa présence passée. Il pourrait aussi y apparaître dans les prochaines décennies si les mesures de restauration des herbiers amphibies de Longemer s'avéraient efficaces.

En France métropolitaine, *Isoetes lacustris* a été observé (Dhien 1963 ; Prelli 2002 ; Boudrie *et al.* 2016) dans les montagnes des Vosges, du Massif central, des Pyrénées, du Morvan, dans le Finistère et peut-être jadis en Savoie, alors que *I. echinospora* a été relevé dans le Massif vosgien, le Massif central, les Pyrénées, le Morvan et la Loire-Atlantique.

La distribution arctico-alpine et le caractère archaïque des deux Isoètes du Massif vosgien ont très tôt attiré l'attention des botanistes. Une importante bibliographie régionale leur a donc été consacrée depuis plus de deux siècles (Buch'oz 1770 ;

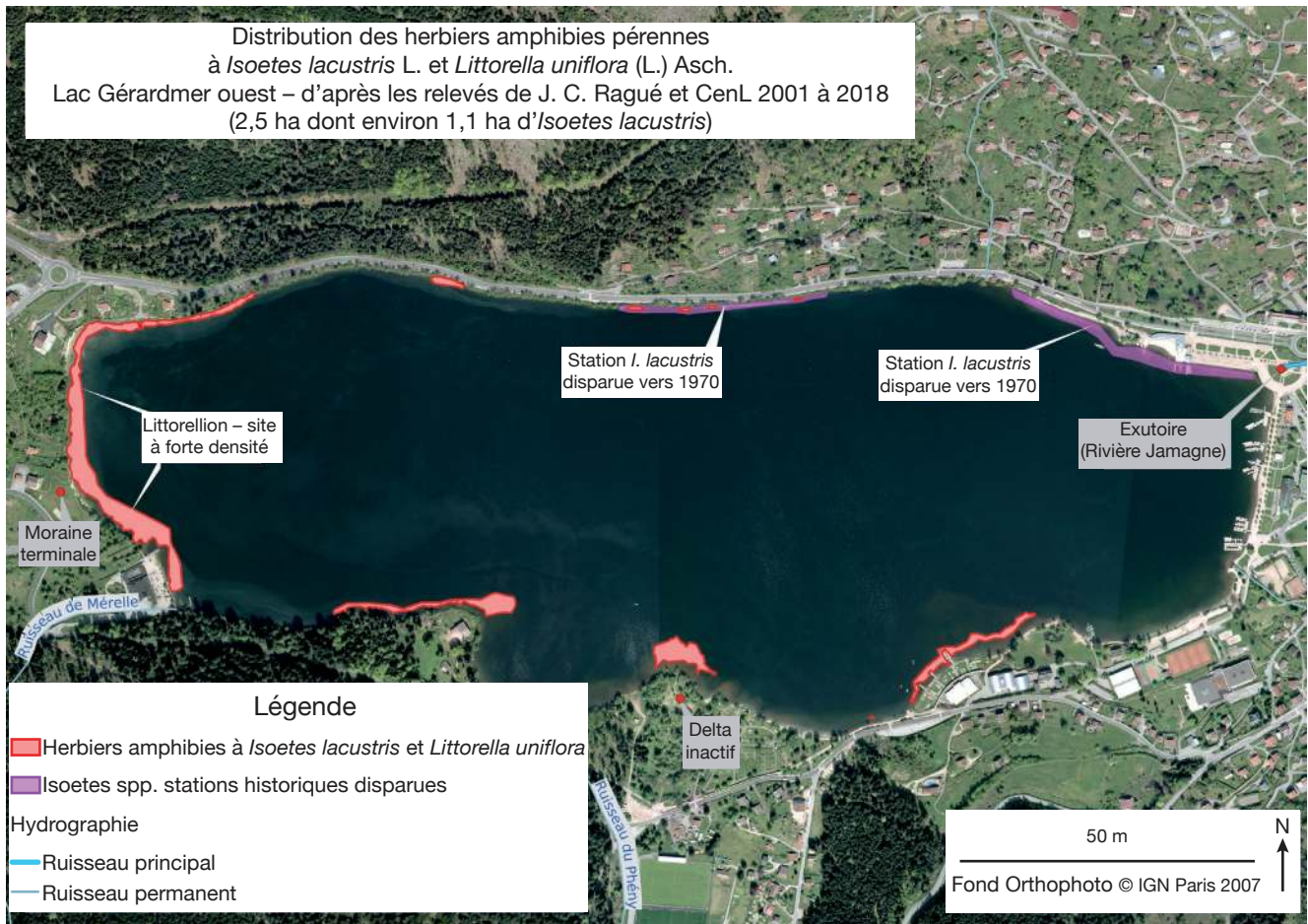


FIG. 5. — Carte des herbiers amphibies pérennes au lac de Gérardmer.

Mougeot 1845 ; Godron 1875 ; Fliche 1879 ; Rastetter 1966, 1974 ; Geissert 1956 ; Ochsenbein 1969 ; Parent 1997 ; Muller 2006).

Fliche (1879) mentionnait sept stations de ces deux espèces distribuées dans six plans d'eau du Massif vosgien (Fig. 4). Quatre de ces stations historiques n'ont plus été retrouvées malgré ses recherches assidues pendant près de 30 ans par les auteurs et d'autres naturalistes.

Les deux cartographies (Figs 5, 6) compilent des données géoréférencées de la distribution des herbiers amphibies. Les relevés ont été effectués en plongée par l'un des auteurs (JCR), d'abord à titre expérimental en 2017 avec l'assistance en surface du Conservatoire des espaces naturels de Lorraine, puis plus simplement et plus efficacement en 2018 au moyen d'un GPS protégé par une pochette étanche. Les contours des stations entourent les nuages de points des relevés.

Dans le lac de Gérardmer (Fig. 5), les herbiers à *Isoetes lacustris* et *Littorella uniflora* se maintiennent et même se régénèrent sur les hauts-fonds à l'ouest et nord-ouest du lac. Ils ont par contre quasiment disparu à l'est et au nord-est, plus touchés depuis 1945 par les activités touristiques, le stationnement des oiseaux aquatiques et le colmatage des fonds.

Dans le lac de Longemer (Fig. 6), la station historique du delta de la Vologne où venaient pèleriner les sociétés bota-

niques (Mer 1908 ; Guinier & Maire 1908) a malheureusement disparu avant 1968 (Ochsenbein 1969). Les deux Isoètes y cohabitaient avec *Littorella uniflora* et *Subularia aquatica*. Plus récemment, les auteurs ont observé l'éradication en moins de trois ans au début des années 1980 de l'importante communauté à *I. lacustris* et *Littorella uniflora* du delta inactif à l'ouest de la Butte Bilon.

Les hauts-fonds occidentaux du lac de Longemer hébergent néanmoins encore :

- une population relictuelle d'*Isoetes lacustris* répartie en trois stations inégales totalisant 70 m² en 2018 ;
- la population récente et dynamique d'*Isoetes echinospora* mentionnée précédemment qui a été suivie de 1989 à 2018, ainsi que plusieurs microstations éphémères.

Les deux Isoètes sont moins appétentes que *Littorella uniflora* mais leur plus faible productivité les rend plus vulnérables aux canards colverts (*Anas platyrhynchos* Linnaeus, 1758) et aux animaux aquatiques herbivores et/ou fouisseurs introduits dans les trois lacs depuis le XIX^e siècle dont la Carpe Amour et l'ensemble des poissons Cypriniformes : Carpe commune (*Cyprinus carpio* (Linnaeus, 1758)), Carpe Amour (*Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844)), Tanche (*Tinca tinca* (Linnaeus, 1758)), Gardon (*Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758)), Rotengle (*Scardinius erythrophthalmus* (Linnaeus, 1758)), etc.

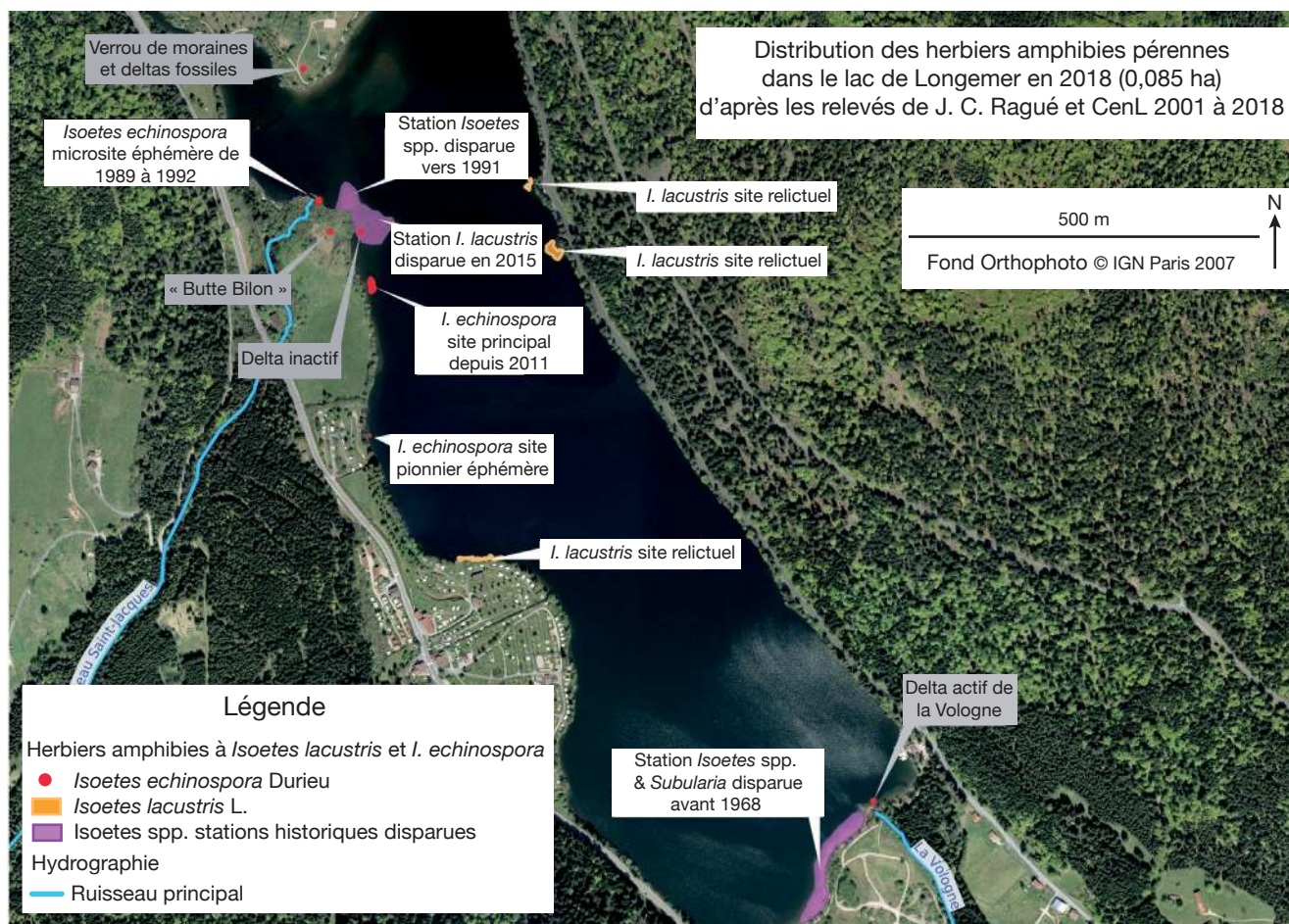


FIG. 6. — Carte des herbiers amphibies pérennes au lac de Longemer.

Ils représentent aujourd'hui avec la Perche commune (*Perca fluviatilis* (Linnaeus, 1758)) la majorité des espèces et de la biomasse des poissons des trois lacs (Collas 2016) en évinçant largement les espèces autochtones, Truite fario (*Salmo trutta* (Linnaeus, 1758)) et Chabot commun (*Cottus gobio* (Linnaeus, 1758)).

Sur les hauts-fonds peu pentus et de grande superficie au nord-ouest du lac de Gérardmer les gazons d'*Isoetes lacustris* sont particulièrement florissants et capables d'une importante production primaire. Cette situation privilégiée et l'occupation de profondeurs importantes peu oxygénées et froides hostiles à la faune leur permettent de compenser les prélèvements par les brouteurs. Dans leurs stations éteintes du nord-est du lac, moins favorisées car installées sur des hauts-fonds plus pentus et plus restreints, ils n'étaient, par contre, plus représentés en 2018 que par de rares sporophytes protégés des agressions par leur situation atypique : intérieurs de parpaings ou de récipients renversés.

Les sporophytes de la station principale d'*I. echinospora* du lac de Longemer, plus dispersés, moins bien enracinés et plus frêles que ceux d'*I. lacustris*, sont particulièrement sensibles, entre la mi-juin et fin septembre, au déracinement et à la fragmentation par les poissons et les baigneurs. Cet impact semble partiellement compensé par une stratégie pionnière plus dynamique que celle de l'autre Isoète, marquée chaque printemps par l'émergence de nombreux jeunes sporophytes.

LES HERBIERS AMPHIBIES VIVACES

OLIGOTROPHES À ISOÈTES DU MASSIF VOSGIEN

L'alliance du *Littorellion uniflorae* Koch 1926 rassemble des communautés amphibies vivaces circumboréales des plans d'eau oligotrophes le plus souvent boréomontagnards ou arcticoalpines, plus rarement des cours d'eau à courant lent. *Littorella uniflora* présente une amplitude thermique et altitudinale plus importante que les deux espèces d'Isoètes et *Subularia aquatica*. *L. uniflora* est aussi disséminé par graines par les oiseaux aquatiques ou à l'occasion des empoisonnements d'étangs de pêche ou d'agrément nouvellement créés jusqu'au sous-étage du montagnard inférieur du Massif vosgien.

En Europe occidentale, cependant, l'association de l'*Isoetum echinosporae* reste essentiellement cantonnée au sous-étage montagnard moyen (dans les Vosges, la Forêt-Noire, le Massif central, etc.), voire au subalpin (dans les Pyrénées). À ces latitudes moyennes, ces herbiers amphibies présentent une aire de distribution disjointe et sont considérés comme des relictés glaciaires. Aux latitudes plus élevées le climat arctique et l'abondance des plans d'eau autorisent une distribution beaucoup plus continue. Elle peut néanmoins descendre dans quelques stations abyssales comme dans le Limousin (Boudrie *et al.* 2016 ; Goudour & Mady 2018 : étang de Sagnat, alt. 335 m, com. de Bessines-sur-Gartempe, et étang de la Crouzille, alt. 430 m, com. de Saint-Sylvestre).

La syntaxonomie de ces herbiers a été esquissée dans le Pro-drome des végétations de France (Bardat *et al.* 2004) et précisée dans la « Contribution au prodrome des végétations de France : les *Littorelletea uniflorae* » (de Foucault 2010 ; Tableau 5).

Les herbiers amphibies vivaces hébergent des espèces peu nombreuses et spécialisées. Leur composition spécifique est étonnamment constante dans toute la ceinture boréale. Sans chercher l'exhaustivité, ces phytocénoses sont notamment représentées dans le département des Vosges par deux associations remarquables qui mettent en évidence l'impact des contraintes climatiques, trophiques et hydrodynamiques :

– l'association oligotrophe du montagnard inférieur du *Pilularietum globuliferae* Tüxen *ex* T. Müll. & Görs 1960 où des espèces atlantiques comme *Luronium natans* (L.) Raf., *Isolepis fluitans* (L.) R. Br., *Eleocharis multicaulis* (Sm.) Desv. voisinent avec des espèces à répartition plus large comme *Littorella lacustris*, *Pilularia globulifera* L., *Potamogeton berchtoldii* Fieber, *Eleocharis acicularis* (L.) Roem. & Schult. et *Utricularia ochroleuca* R. W. Hartm. ; ces communautés relictuelles du piémont vosgien menacées par l'eutrophisation subsistent difficilement dans des stations alluviales limnocrènes oligomésotrophes (mortes de la Moselle à Seux, près de Remiremont) ou dans quelques étangs acidiphiles sur grès (étang de la Comtesse, étang le Prêtre, etc.) ;

– l'association oligotrophe et boréomontagnarde de l'*Isoetum echinosporae* Koch 1926 *em.* Dierßen 1975 dans les lacs vosgiens, comportant *Isoetes lacustris*, *I. echinospora*, *Littorella uniflora*, *Subularia aquatica* et *Juncus bulbosus* qui est plus spécialement décrite ici.

Malgré de multiples perturbations anthropiques déjà énumérées, la composition floristique des communautés amphibies vivaces des lacs vosgiens d'altitude est aujourd'hui réduite à cinq plantes vasculaires après la disparition de *Subularia aquatica* dans le lac de Gérardmer. Elle est pauvre en espèces mais reste subnaturelle : on n'y relève aucun macrophyte allochtone invasif, malgré une apparition fugitive d'*Elodea nuttallii* (Planch.) H. St. John, rapidement éradiqué à Longemer dans le cadre d'un plan de gestion biologique (Conservatoire des Sites lorrains 2013).

En termes de phytosociologie cependant leur équitabilité est faible. Les hauts-fonds occupés par les herbiers amphibies vivaces ont en effet subi depuis la fin des années 1940 d'importantes perturbations mécaniques et chimiques du fait des activités humaines, entrecoupées de phases de restauration spontanée. Pendant ces phases de réoccupation des habitats, les espèces pionnières qui, comme les deux Isoètes et *Elatine hexandra*, libèrent des diaspores flottantes dans l'ensemble des plans d'eau ont été temporairement favorisées aux dépens des espèces privilégiant la multiplication à courte distance par stolons comme *Littorella uniflora*. On devra donc conserver à l'esprit que l'analyse en termes de recouvrement-dominance sur des quadrats définis par la méthode phytosociologique de référence de l'aire minimale ne reflèterait aujourd'hui que des faciès hétérogènes et transitoires d'une succession végétale aquatique post-pionnière. Seules les communautés à *Isoetes lacustris* profondes (de –2,50 m à –4,50 m) et presque monospécifiques du lac de Gérardmer peuvent être considérées comme climaciques. Il serait, bien sûr, souhaitable de multiplier les quadrats pour en tirer une interprétation phytosociologique sur l'ensemble de la communauté végétale, mais

TABLEAU 5. — Syntaxonomie simplifiée d'après de Foucault.

<i>Littorelletea uniflorae</i> Braun-Blanq. & Tüxen <i>ex</i> Westhoff, Dijk, Passchier & Sissingh 1946
<i>Littorelletalia uniflorae</i> Koch 1926
<i>Littorellion uniflorae</i> Koch 1926
<i>Isoetum echinosporae</i> Koch <i>ex</i> Dierssen 1975
<i>typicum</i> Dierssen 1975
<i>myriophylletosum alterniflori</i> Dierssen 1975
(en eau plus profonde et en absence de
<i>Subularia aquatica</i>)

la faible visibilité entre 2,50 et 5,00 m de profondeur contraint à s'appuyer essentiellement sur des relevés effectués sur des transects représentatifs matérialisés par un ruban hectométrique immergé associés à des relevés aléatoires.

Dans le lac de Longemer, Ochsenbein (1969) signalait déjà la disparition des grands herbiers amphibies à *I. lacustris*, *I. echinospora*, *Littorella uniflora* et *Subularia aquatica* qui couvraient densément les hauts-fonds sur la station historique du delta de la Vologne. Il attribuait cette destruction au seul piétinement par les baigneurs, mais ces perturbations se sont étendues, en fait, bien au large de la ceinture de hauts-fonds piétinée. Ces quatre espèces arctico-alpines formaient encore jusqu'aux débuts des années 1980 des peuplements denses sur une autre station de près de 4 ha au nord du lieu-dit « la Butte Bilon » au sud-est du lac avant d'être quasiment éradiqués en moins de cinq années par des animaux brouteurs introduits (Fig. 6). La totalité des importants gazons de *Littorella uniflora* et les derniers plants de *Subularia aquatica* ont disparu à cette époque (sur le delta inactif de la Butte Bilon).

Isoetes lacustris n'était plus relevé en 2018 que dans quatre stations relictuelles de quelques dizaines de mètres carrés.

Isoetes echinospora a par contre été revu par les auteurs après l'observation de Rastetter (1974) en dehors de sa station historique du delta de la Vologne, d'abord de 1989 à 1992 dans une microstation éphémère sur banquette de racines d'aulnes immergées, puis, à partir de 2011, dans plusieurs autres stations plus ou moins pérennes. La plus importante, au sud-ouest, continuait en juin 2018 à progresser en effectifs, en densité et en superficie sur près de 150 m² (Tableau 6). Du fait de la faible aire occupée par les stations d'*I. echinospora* et d'*I. lacustris* dans le lac de Longemer, les suivis phytosociologiques géoréférencés (Tableau 6) initiés en 2013 au sud du lac de Longemer ne couvraient à compter de 2016 que deux quadrats permanents, un pour *I. echinospora* et un pour *I. lacustris*. Les surfaces prises en compte dans ces relevés excluent les dropstones interstitiels qui hébergent une communauté différente uniquement composée de lithophytes.

Dans le lac de Gérardmer les herbiers amphibies, à l'exception de rares pieds de *Callitriche hamulata* Kütz. *ex* W.D.J. Koch et d'*Elatine hexandra*, ont disparu dans les années 1970 de la zone littorale orientale où se concentrent les activités nautiques et les oiseaux aquatiques fourrageurs. Malgré la disparition de *Subularia aquatica* et une pression anthropique apparemment plus forte que dans les deux autres lacs, ils ont, par contre, bien résisté et se sont même restaurés sur près de 2,3 ha dans sa partie occidentale. Ils

TABLEAU 6. — Relevés phytosociologiques du *Littorellion* – lac de Longemer (2016).

Quadrats permanents		Longemer sud-ouest	Longemer sud-est
Observateurs		Ragué J.-C. Hingray T.	Ragué J.-C.
Date		24 septembre 2016	25 septembre 2016
Commune		Xonrupt-Longemer	
Géolocalisation Lambert 93		x : 993,8 km; y : 6782,12 km	x : 994,05; y : 6781,68
Surface quadrat		1 m ²	1 m ²
Profondeur (m)		–1 m	–1,5 m
Substrat		Sablo-graveleux un peu humeux avec dropstones décimétriques	
Trophie		Lac dystrophe	
Densité des sporophytes d' <i>Isoetes</i>		130/m ²	200/m ²
Stade climacique		Séquence post-pionnière dynamique	Station relictuelle perturbée
Strate	Taxons	Abondance-dominance en cotes Recouvrement (en %)	
Amphibies vivaces <i>Isoetum echinosporae</i> Koch ex Dierssen	<i>Isoetes echinospora</i> Durieu (fertile, sporophytes immatures p.p.)	3 (30 %)	(0 %)
	<i>Isoetes lacustris</i> L. (fertile)	(0 %)	(0 %)
	<i>Myriophyllum alterniflorum</i> DC. (stérile)	3 (40 %)	5 (90 %)
Hydrophytes flottants enracinés	<i>Ranunculus aquatilis</i> L. (stérile)	1 (5 %)	1 (5 %)

sont particulièrement prospères et dynamiques depuis au moins deux décennies sur près de 1,5 ha d'atterrissements sablo-graveleux siliceux, peu humeux et délavés (donc oligotrophes) au pied de la moraine terminale à l'ouest du lac, depuis la berge jusqu'à une profondeur de 4,50 m (Fig. 5). Cette rive occidentale est relativement peu perturbée, au moins au-delà de la ceinture peu profonde, de la berge jusqu'à 1,60 m de profondeur, impactée par le batillage des bateaux à moteurs, l'abrouissement par les canards colverts et surtout par le piétinement des baigneurs. Son substrat assez homogène, l'importance des herbiers amphibies et sa pente douce et régulière (un peu moins de 8 % en moyenne) se prêtent donc bien aux suivis diachroniques.

Un binôme d'observateurs (un des auteurs de l'article en plongée et un opérateur du Conservatoire d'espaces naturels de Lorraine dans un bateau pour enregistrer les données) a initié en 2016 des relevés phytosociologiques le long d'un transect géoréférencé de près de 40 m matérialisé par un ruban hectométrique immergé entre la berge et la marge peu éclairée à 4,50 m de profondeur qui marque dans ce lac la limite des capacités d'équilibre métabolique des macrophytes. Ce transect a été complété en 2017 par des relevés géoréférencés représentatifs. En attendant une méthodologie plus fine, la faible équitabilité de ces communautés en déséquilibre et les difficultés des relevés (pratiqués en apnée dans des conditions de forte turbidité et de faible luminosité) ont conduit à synthétiser dans le Tableau 7 les recouvrements de plusieurs quadrats de profondeurs équivalentes pour deux profondeurs représentatives.

Dans le lac de Retournemer, *Isoetes lacustris*, signalé par Mougeot (1845) et Kirschleger (1858), n'y a plus été mentionné depuis plus de cinquante ans. Ce lac a subi un fort colmatage (confirmé par des expérimentations en conteneurs immergés) et des perturbations physico-chimiques dramatiques (Léglize *et al.* 2005; Millet *et al.* 2015). Il n'a donc pas fait l'objet de relevés phytosociologiques dans le cadre de cette étude.

LA STRUCTURE DES COMMUNAUTÉS DU *LITTORELLION* DES LACS VOSGIENS

Les structures verticales et horizontales des gazons amphibies ont pu être précisées par des observations et des relevés pluriannuels dans le lac de Gérardmer où elles sont le mieux conservées.

Dans ce lac, l'optimum écologique et la répartition de chacune des trois trachéophytes dominantes de l'association de l'*Isoetum echinosporae* Koch ex Dierssen 1975 (*Littorella lacustris*, *I. echinospora* et *I. lacustris*) sont déterminés par :

- leur amplitude écologique en termes de nature du substrat, de capacité à s'accommoder de faibles éclaircissements et de températures plus fraîches en profondeur ;
- leur vulnérabilité aux interventions anthropiques, au colmatage des fonds par les limons et litières, aux animaux herbivores ou fourrageurs et aux nécroses parfois provoquées par des biofilms qui engainent les feuilles ;
- la dépendance de leur mode de reproduction à l'immersion ou aux assecs, dont dépend leur caractère plus ou moins pionnier et leur dynamisme colonisateur ;
- la concurrence interspécifique, notamment entre les *Isoetes* et *Littorella uniflora*.

Quatre espèces compagnes (*Callitriche hamulata* Kütz. ex W.D.J.Koch, *Elatine hexandra*, *Myriophyllum alterniflorum*, *Ranunculus aquatilis*) contribuent régulièrement à la structure spatiale et à la biomasse de l'*Isoetum echinosporae* (Fig. 7).

Malgré leur présence régulière dans les relevés phytosociologiques du *Littorellion*, on pourrait considérer ces dernières comme transgressives :

- des gazons amphibies annuels, aujourd'hui uniquement représentés dans le territoire étudié depuis la disparition de *Subularia aquatica* par la forme aquatique d'*Elatine hexandra* ;
- de l'association des hydrophytes enracinés flottants du *Callitriche hamulatae-Myriophylletum alterniflori* ; ces espèces préfèrent, en effet, les sols franchement humeux (voire holor-

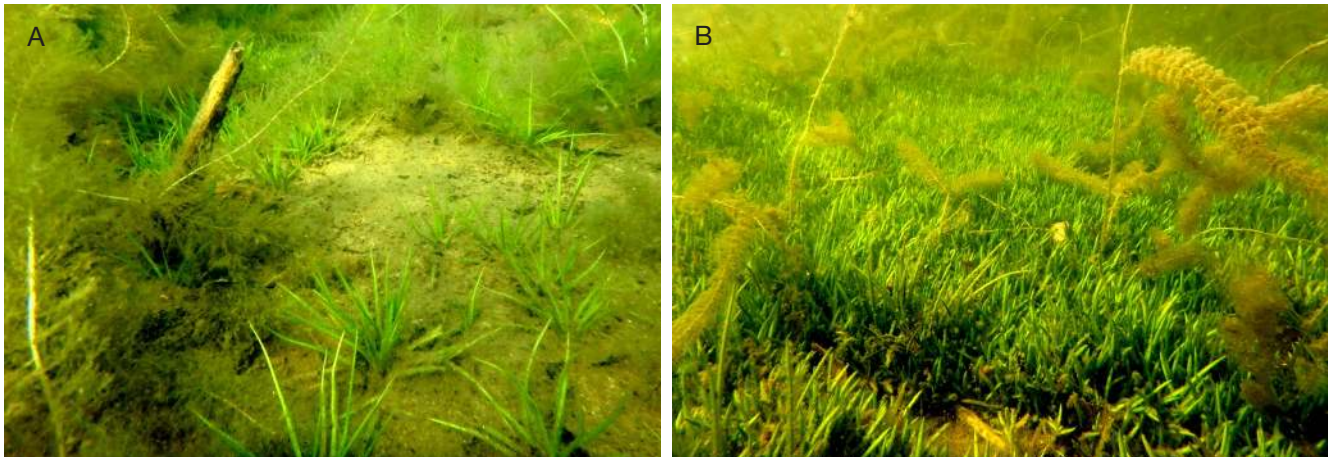


FIG. 7. — Le *Littorellion lacustris* Koch 1926 des lacs montagnards vosgiens : **A**, association de l'*Isoetum echinosporae myriophylletosum alterniflori* Dierssen 1975 dans le lac de Longemer : *Isoetes echinospora* Durieu (sporophytes fertiles), *Myriophyllum alterniflorum* DC. et *Ranunculus aquatilis* L. ; **B**, association de l'*Isoetum echinosporae myriophylletosum alterniflori* dans le lac de Gérardmer : *Isoetes lacustris* L. (sporophytes fertiles), *Littorella uniflora* (L.) Asch. et *Myriophyllum alterniflorum* DC. stériles. Crédits photos : J.-C. Ragué.

TABEAU 7. — Relevés phytosociologiques du *Littorellion* – lac de Gérardmer (2016).

Quadrats sur transect		Gérardmer ouest –1m	Gérardmer ouest –3,9 m
Observateurs		Ragué J.-C. et Hingray T.	
Date		Fin juillet 2016	
Commune		Gérardmer	
Géolocalisation Lambert 96		x : 985,89 km ; y : 6781,3 km	
Surface investiguée		Interpolation sur ceinture de # 100 m ²	
Profondeur (m)		–0,5 à –2,5 m	–2,5 à –4 m
Substrat		Sablo-graveleux parsemé de petites dropstones	
Trophie		Lac mésodystrophe	
Stade climacique		Séquence post-pionnière	Proche du climax
Strate	Taxons	Abondance-dominance (exprimée en cotes) Recouvrement (exprimé en %)	
Amphibies annuels <i>Eleocharition ovatae</i> Pietsch	<i>Elatine hexandra</i> (Lapierre) DC. (forme aquatique, fertile)	r (1 %)	(0 %)
Amphibies vivaces <i>Isoetum echinosporae</i> Koch ex Dierssen	<i>Juncus bulbosus</i> L. (forme aquatique stérile)	r (1 %)	(0 %)
	<i>Isoetes lacustris</i> L. (fertile)	3 (30 %)	5 (90 %)
	<i>Littorella uniflora</i> (L.) Asch. (stérile)	4 (50 %)	1 (5 %)
Hydrophytes flottants enracinés <i>Ranunculion fluitantis</i> Neuhäusl	<i>Sparganium angustifolium</i> Michx. (stérile)	r (1 %)	(0 %)
	<i>Ranunculus aquatilis</i> L. (stérile)	1 (5 %)	(0 %)
	<i>Callitriche hamulata</i> Kütz. ex W.D.J.Koch (stérile)	1 (5 %)	(0 %)
	<i>Fontinalis antipyretica</i> Hedw. (souvent déraciné et mobile sur le fond)	1 (5 %)	r (1 %)

ganiques comme à l'étang tourbeux de Machais) aux substrats sablo-graveleux où prospèrent les espèces isoétoïdes :

- *Callitriche hamulata*, dont les coussins généralement stériles, car faucardés, occupent les mêmes habitats peu profonds qu'*Elatine hexandra* ;
- *Ranunculus aquatilis* qui peut encore développer à Longemer et Retournemer des tiges de plus de 3,50 m pour atteindre la surface ;
- *Myriophyllum alterniflorum* dont les grandes tiges enracinées montent vers la surface au-dessus de *Littorella uniflora* et d'*Isoetes*

lacustris quand les eaux deviennent assez profondes (entre 0,3 et 2 m) pour qu'elle puisse se développer verticalement ;

La zonation verticale (Fig. 8) des espèces isoétoïdes sur substrat sablo-graveleux homogène est essentiellement déterminée par :

- le gradient de luminosité parvenant au fond et à leur plus ou moins grande tolérance aux faibles intensités lumineuses, comme le rapporte la littérature limnologique sur d'autres stations (Sand-Jensen 1978 ; Wetzel 2001). La forte turbidité des lacs dystrophes de Gérardmer et de Longemer, fortement chargés en cadavres

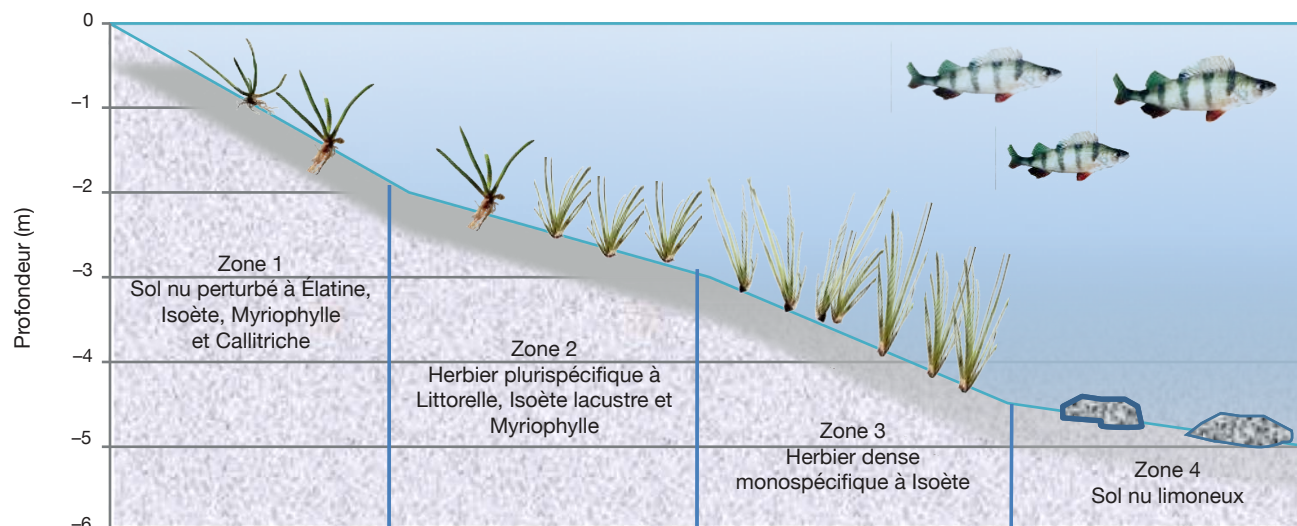


FIG. 8. — Transect moyen des hauts-fonds ouest du lac de Gérardmer.

planctoniques et en limon, entraîne une diminution rapide de la lumière parvenant au benthos avec la profondeur. En absence de perturbations, la photosynthèse CAM (voir dans la partie « Les plantes isoétoïdes des lacs vosgiens ») d'*Isoetes lacustris* et sa tolérance à un faible éclaircissement lui permettent, cependant, d'occuper la totalité de la colonne d'eau entre la surface et 4,50 m de profondeur dans ses stations du lac de Gérardmer (dans des eaux plus claires en dehors des Vosges *I. lacustris* peut descendre jusqu'à 10 m de profondeur).

– le gradient de température : la température de l'eau décroît rapidement en été avec la profondeur sous les thermoclines.

Entre la berge et 2,00 m de profondeur (zone 1 du transect, Fig. 8), une zone pionnière, le plus souvent perturbée par le piétinement des baigneurs et les oiseaux fourrageurs, crée localement des sols nus ou à faible recouvrement. La souplesse des tiges de *Callitriche hamulata* et le port prostré d'*Elatine hexandra* leur permettent de résister à ces perturbations, alors qu'*Isoetes lacustris* et *Littorella uniflora*, mécaniquement plus fragiles, ne sont habituellement capables de survivre jusqu'à la berge que dans quelques interstices des rochers protégés du piétinement et des canards colverts. En l'absence de perturbations, cette zone littorale du lac de Gérardmer, aux eaux plus chaudes et plus limoneuses, serait l'optimum de *Littorella uniflora*, comme on l'observe dans des plans d'eau vosgiens moins impactés (étang de la Demoiselle, etc.).

De 2,00 à 3,00 m de profondeur moyenne (zone 2 du transect), le gazon amphibie s'organise autour de l'espèce dominante, *Littorella uniflora*, en coussins distribuée aléatoirement en taches de léopard pouvant occuper plusieurs mètres carrés entre lesquels s'insinuent des sporophytes peu serrés d'*Isoetes lacustris*.

Dans cette ceinture bien éclairée et encore agitée par les vagues qui contrarient le colmatage des fonds par les limons, *I. lacustris* adopte un phénotype robuste à croissance relativement rapide assimilable à un accommodat photophile : corne globuleux, feuilles courtes et flexueuses plus ou moins

appliquées sur le substrat (qui miment celles de l'espèce plus gracile *Isoetes echinospora*), produisant de gros sporanges à maturité précoce. Ce phénotype correspondrait à celui décrit par Fliche (1879) comme *I. lacustris* var. *falcata* (taxon invalide).

De 3,00 à 4,50 m de profondeur (zone 3 du transect) par contre, à la marge profonde mal éclairée de la zone euphotique, l'amplitude photosynthétique plus importante de *I. lacustris* lui permet d'évincer presque totalement *Myriophyllum alterniflorum* et *Littorella uniflora*. *Isoetes lacustris*, espèce dominante, y forme des peuplements presque monospécifiques qui affichent un recouvrement proche de 100 % dans les interstices des dropstones. Le faible flux lumineux induit un accommodat sciaphile aux sporophytes serrés « en paillason », à cornes étroites, à feuilles subverticales vert foncé, longues et flexibles, pouvant atteindre 20 cm. Ce phénotype semble assimilable à celui décrit par Fliche comme *I. lacustris* var. *elatior* L.

Les auteurs ont observé dans cette sous-population profonde des sporanges moins nombreux, de plus petite taille et à maturité retardée. Ces particularités peuvent être rapportées à un métabolisme ralenti par la faible luminosité, la concurrence intraspécifique pour la lumière et des températures plus basses que près des berges. Fliche avançait déjà que la production de spores par cette sous-population profonde était diminuée. Elle semble par contre beaucoup plus résiliente face aux nombreuses agressions auxquelles les sporophytes sont exposés plus près de la surface :

- concurrence des autres hydrophytes ;
- gainage des feuilles par un périphyton brun dominé par des diatomées (Fliche 1879) et par des biofilms bactériens et fongiques ;
- abroustissement par des espèces herbivores ; nous n'avons pratiquement pas observé de poissons à ces profondeurs pendant la phase de stratification estivale, probablement du fait du faible taux d'oxygène dissout et des basses températures de l'eau en dessous de la thermocline supérieure ; cependant d'importantes populations hivernantes d'oiseaux aquatiques plongeurs migrateurs les ont jadis fortement impactées ; la comparaison avec le

lac du Feldsee en Forêt Noire (Allemagne) est éclairante : malgré la baignade interdite qui évite le piétinement des hauts-fonds, les deux Isoètes mentionnés dans les inventaires botaniques sont aujourd'hui totalement absents de la zone de marnage de plus d'un mètre d'amplitude et ne subsistent difficilement qu'en profondeur ; les très nombreux canards colverts résidents qui viennent familièrement mendier du pain entre les pieds des promeneurs participent très certainement activement à cette détérioration (Horn & Pätzold 1999) ;

– enfin et surtout, l'impact humain : remaniements des berges, piétinement et batillage liés aux activités balnéaires et nautiques, pollutions, etc.

Cette suprématie d'*I. lacustris* en eau profonde a été vérifiée expérimentalement dans le lac de Gérardmer (Fig. 8) ; *Littorella uniflora* avait été transplanté dans des conteneurs expérimentaux immergés à 3,10 m de profondeur à l'occasion d'un suivi diachronique (Conservatoire des Sites lorrains, 2001 à 2009) ; il y a été spontanément et intégralement remplacé en moins de cinq ans par un tapis dense de sporophytes issus des spores flottantes d'*Isoetes lacustris*. Ces gazons profonds représentent une sous-population source et semblent essentiels à la conservation à long terme de l'espèce dans ce lac.

Au-delà de 4,5 m de profondeur (zone 4 du transect), le sol très peu éclairé et généralement limoneux, riche en frustules de diatomées, ne porte aucun macrophyte enraciné.

La zonation horizontale des espèces isoétoïdes du *Littorellion* est déterminée par leur caractère plus ou moins pionnier, leur résilience face aux perturbations et leur mode de reproduction.

Littorella uniflora se propage exclusivement par stolons dans le lac de Gérardmer (comme jadis dans celui de Longemer) car cette espèce anémophile n'y est plus jamais exondée. Il ne peut donc ni fleurir ni fructifier comme dans les plans d'eau soumis à des assècs (réservoir de Bouzey, étangs piscicoles de la Demoiselle, du Moineau, etc.). Quand ils sont arrachés du pied-mère, ses stolons allégés par des lacunes aérifères viennent flotter en surface et s'échouer sur les berges mais ne se réenracinent qu'exceptionnellement. Sur les hauts-fonds bien éclairés et peu perturbés, la croissance annuelle des stolons marginaux de ses coussins monoclonaux où s'insèrent jusqu'à cinq innovations enracinées atteint près de 30 cm. Elle suffit pour recouvrir en quelques décennies plusieurs mètres carrés sans interstices et submerger les espèces moins compétitives dont les deux Isoètes, *Elatine hexandra* et *Callitriche hamulata*. On observe même localement la capacité de ces stolons à s'enraciner en strates superposées dans leur propre litière pour former une matrice d'épaisseur décimétrique dans les secteurs où de forts apports de sable tendent à la recouvrir. En zone peu profonde bien éclairée, ou mieux, en situation d'assec, la production primaire de *Littorella uniflora* est ainsi très supérieure à celle des espèces compagnes.

On peut alors s'interroger sur la nature des contraintes qui empêchent cette espèce si compétitive de créer à terme une communauté monospécifique monopolisant les hauts-fonds entre la berge et 3,00 m de profondeur comme dans certains étangs piscicoles. La faune aquatique et les bateaux arrachent bien quelques stolons de *Littorella uniflora* près des berges mais sans préjudice majeur au vu de leur forte productivité. L'hypothèse

d'attaques fongiques ou microbiennes entraînant la fragmentation des marges de ses coussins n'a pas été vérifiée sur plus de deux décennies d'observations pendant lesquelles a été noté au contraire un fort dynamisme de l'espèce. On peut envisager un long processus de cicatrisation des herbiers amphibies toujours en cours après une perturbation ancienne majeure. Cette perturbation était très probablement de nature anthropique et multifactorielle et faisait intervenir des impacts physico-chimiques ainsi que des introductions successives attestées d'espèces allochtones herbivores, dont la Carpe amour, ainsi que, jadis les prélèvements par les oiseaux migrateurs hivernants cantonnés par l'agrainage.

Le stationnement hivernal des oiseaux aquatiques migrateurs a joué un rôle important mais limité dans le temps dans ces perturbations : jusqu'à la fin du XX^e siècle, près de 300 canards colverts, 300 foulques macroule (*Fulica atra* Linnaeus, 1758) et 50 fuligules de trois espèces hivernaient chaque année sur le lac de Gérardmer jusqu'à son embâcle en janvier. Ils rejetaient leurs déjections sur le benthos et fourrageaient la flore et la faune des herbiers amphibies, les canards de surface près de la berge, les foulques et fuligules en profondeur. On observait alors à la fin de l'hiver sur le pourtour du lac des andains de près de 10 cm de hauteur d'*Isoetes lacustris* et de *Littorella uniflora* arrachés et ramenés sur la berge par les vagues et le vent, correspondant à une biomasse annuelle estimée à plusieurs tonnes/an. L'arrêt de l'agrainage au maïs jadis pratiqué par la commune à l'intention des cygnes tuberculés (*Cygnus olor* (Gmelin, 1803)) introduits a déplacé les sites d'hivernage de ces migrateurs opportunistes vers les sites réglementairement protégés des étangs mosellans et du lac du Der. Leur impact sur la végétation aquatique à Gérardmer a donc considérablement diminué et contribuerait à expliquer la dynamique actuelle favorable des herbiers amphibies de ce lac malgré quelques canards colverts encore résidents et nidificateurs.

L'eutrophisation du lac par les eaux usées a aussi jadis impacté la qualité des eaux du lac de Gérardmer jusqu'à la pose d'un égout collecteur périphérique.

Une expertise combinée limnologie/paléolimnologie récente (Millet *et al.* 2015) indique en effet une sensible amélioration des conditions d'oxygénation depuis 1976 au moins dans le lac de Gérardmer.

Isoetes lacustris présente à l'inverse de *Littorella uniflora* un comportement pionnier dynamique dans le lac de Gérardmer grâce à sa reproduction presque exclusivement sexuée et la longue capacité germinative de ses spores. Sa multiplication végétative par fragmentation des stèles semble par contre peu efficace et la production de bulbilles décrite par Fliche (1879) n'a pas été confirmée dans la littérature spécialisée (Prelli 2002), ni observée durant les trois dernières décennies par les auteurs. À partir des peuplements conservés sur les moraines de fond et deltas fossiles immergés des lacs de Longemer mais surtout de Gérardmer, ses spores flottantes ont (re)colonisé efficacement des atterrissements pionniers comme les hauts-fonds que les activités humaines ont créés depuis 1945 par remblayage et étrépage. On observe aussi l'implantation de quelques sporophytes dans des microhabitats improbables et inaccessibles aux stolons de *Littorella uniflora*, de *Callitriche hamulata* ou de *Myriophyllum alterniflorum* : bois partiellement décomposé de troncs d'arbres et de barques naufragées ou intérieur de vieux

pneus et de parpaings immergés. Une expérimentation simple de transplantation conduite par un des auteurs (JCR) a démontré la rapidité d'implantation et d'émergence de nouveaux sporophytes : un conteneur garni de sable de carrière (donc indemne de mégaspores ou de gamétophytes) a été immergé fin août dans le lac de Gérardmer au milieu d'un gazon monospécifique d'*I. lacustris*. Quand il a été relevé en juin de l'année suivante, soit après seulement 10 mois, de jeunes sporophytes à deux ou trois feuilles étaient déjà visibles.

Cette rapidité de multiplication est favorisée par l'endospore : l'ouverture partielle de la mégaspore au moment de sa germination est suivie par l'individualisation à sa surface libre d'archéogones assimilables à des prothalles femelles rudimentaires, fugaces et non indépendants, à la différence de ceux des Lycopodiaceae et de la plupart des fougères *sensu lato*. En conditions favorables les macrospores de *I. lacustris* germent dans un délai de quatre mois (Čtvrtlíková *et al.* 2014), ceux de *I. echinospora* dans un délai de 30 à 50 jours (Čtvrtlíková *et al.* 2012). Après fécondation l'embryon, puis le jeune sporophyte, croît en puisant dans les importantes réserves nutritives de la mégaspore. Ils échappent ainsi au cycle de reproduction haplodiplobiontique des Lycopodiaceae qui retarde de plusieurs années l'émergence des sporophytes à partir de prothalles souterrains obligatoirement mycorhizés. L'absence de mycorhization des mégaspores d'Isoètes est par ailleurs confirmée par les expérimentations de germination en laboratoire dans de l'eau distillée additionnée d'antifongiques (Taylor & Luebke 1986).

La sélection naturelle a façonné la physiologie et l'anatomie des espèces du *Littorellion* face aux contraintes d'assec, de froid, de faible luminosité et d'abrouissement. La situation en position basale des méristèmes foliaires et des sporanges des Isoetaceae sur des cormes hypogés assure une assez bonne protection de ces organes essentiels contre les agressions mécaniques. Cette anatomie a probablement favorisé leur survie dès le paléozoïque.

Cependant les feuilles et même les cormes d'*Isoetes lacustris* et d'*I. echinospora* sont très vulnérables à l'insolation et au dessèchement du fait de leur cuticule et de leur parenchyme très minces, de la moindre efficacité de la circulation de la sève dans leurs trachéides et de l'absence de stomates. À l'encontre d'*Isoetes histrix* Bory leur caractère amphibie reste assez théorique : malgré le ressac qui les humidifie, on observe que sur les berges du lac de Gérardmer les plants d'*Isoetes lacustris* arrachés et exposés au soleil flétrissent rapidement quand ceux de *Littorella uniflora* résistent plusieurs semaines et parviennent exceptionnellement à se réenraciner.

Des spermaphytes à l'anatomie et à la physiologie moins archaïques mais dotés de méristèmes foliaires et floraux apicaux comme *Littorella uniflora* ou *Subularia aquatica* sembleraient a priori plus vulnérables aux agressions mécaniques, à l'insolation et à l'abrouissement. Mais chez *Littorella uniflora* la sève circule dans les feuilles aux parois plus épaisses ou dans les racines à travers trois véritables faisceaux vasculaires. Soumise à un stress d'exondation, elle adopte un phénotype aérien : feuilles plus courtes et plus larges à croissance rapide, à moindre densité de lacunes, dotées de stomates (capables de capter le CO₂ aérien et de réguler l'évapotranspiration) et

d'une cuticule épaissie (Robe & Griffiths 1990). Ces adaptations luttent efficacement contre les embolies engendrées dans les vaisseaux par les assecs. Cet accommodat terrestre à forte productivité primaire peut résister à des assecs pluriannuels et fleurir sur les berges de plans d'eau artificiels comme le réservoir de Bouzey ou les étangs de pêche vosgiens et hauts-saônois.

La moindre résistance d'*I. echinospora* aux assecs pourrait expliquer qu'il n'ait pas été revu depuis plusieurs décennies dans sa station historique de l'étang semi-artificiel de la Demoiselle à Saint-Nabord Vosges) : ce plan d'eau a en effet subi pendant plusieurs années consécutives des assecs totaux à l'occasion de travaux de réfection des digues. Inversement les spermaphytes de ce plan d'eau comme *Littorella uniflora* et même des hydrophytes enracinés flottants comme *Nuphar pumila* (Timm) DC. et des *Nymphaea* L. horticoles ont parfaitement survécu et fleuri sur le limon humide.

Les marnages artificiels estivaux de plusieurs mètres du lac de Blanchemer consécutifs à la production hydroélectrique auraient également favorisé la disparition d'*I. echinospora* de cette station historique.

La longue capacité germinative des spores et la rapidité d'émergence des jeunes sporophytes d'*I. echinospora* expliquent cependant sa réapparition rapide après de longues éclipses dans le lac de Longemer. Cette résurgence pourrait se répéter pour les deux Isoètes dans d'autres de leurs stations historiques où ils continuent d'être recherchés.

LA FONCTIONNALITÉ DES COMMUNAUTÉS DU *LITTORELLION* DES LACS VOSGIENS

Les fonctionnalités écologiques des gazons amphibies pérennes sont appréciables. Sans qu'on puisse considérer les plantes du *Littorellion* comme des espèces ingénieurs, elles jouent un rôle notable en termes de fonctionnalités et de biodiversité, même si elles voient leur métabolisme ralentir et leur rôle trophique diminuer lorsqu'elles sont submergées. Dans les deux lacs investigués, ces gazons sont pauvres en macroinvertébrés et ne représentent essentiellement pour les poissons qu'un support pour le frai. Ils sont beaucoup moins fréquentés par les Cypriniformes que les herbiers enracinés flottants, à plus fortes biomasse et productivité. Les poissons prédateurs tels que brochets, sandres et grosses perches s'y cantonnent néanmoins à l'affût. Ils ont aussi été largement exploités jadis par les oiseaux aquatiques hivernants sur le lac de Gérardmer et aujourd'hui encore sur le réservoir de Bouzey (Vosges).

Les racines et stolons de *Littorella uniflora* fixent efficacement le limon et protègent de l'érosion le benthos et les berges pendant les marnages comme on peut l'observer dans le réservoir de Bouzey ou dans les étangs piscicoles du plateau des Mille Étangs (Haute-Saône).

Le captage du CO₂ du substrat et l'injection dans le sol d'O₂ par les racines des deux Isoètes et de *Littorella uniflora* (voir « Les plantes isoétoïdes des lacs vosgiens ») jouent aussi un rôle actif en pédogenèse en minéralisant la matière organique, en contrariant la réduction des oxydes en molécules toxiques (H₂S, toxicités aluminique et ferreuse, etc.) et en minimisant le colmatage des fonds de ces lacs dystrophes par les limons organiques.

TABLEAU 8. — État de conservation de la flore vasculaire aquatique des lacs de Gérardmer, Longemer et Retournemer – 2018.

Espèce	Lac de Gérardmer	Lac de Longemer	Lac de Retournemer
<i>Isoetes lacustris</i> L.	Abondant, en cours de régénération	Relictuel après 1990	Éteint avant 1950
<i>Isoetes echinospora</i> Durieu	Absent	Peu abondant, en cours de régénération	Absent
<i>Littorella uniflora</i> (L.) Asch.	Abondant	Éteint vers 1990	Absent
<i>Juncus bulbosus</i> L., forme aquatique	Rare	Rare	Rare
<i>Subularia aquatica</i> L.	Éteint vers 1985	Éteint vers 1990	Absent
<i>Elatine hexandra</i> (Lapierre) DC., forme aquatique	Abondant	Absent	Absent
<i>Callitriche hamulata</i> Kütz. ex W. D. J. Koch	Abondant	Abondant	Très abondant
<i>Myriophyllum alterniflorum</i> DC.	Très abondant	Très abondant	Abondant
<i>Ranunculus aquatilis</i> L.	Assez abondant	Abondant	Abondant
<i>Sparganium angustifolium</i> Michx.	Devenu rare et stérile	Relictuel et stérile	Absent
<i>Nuphar pumila</i> (Timm) DC.	Dernier plant spontané éteint en 2016 (les essais infructueux de réintroduction ne sont pas pris en compte)	Relictuel, stable	Relictuel, en cours de régénération
<i>Nymphaea</i> L. horticole	Introduit au sud et à l'ouest vers 2015	Absent	Absent
<i>Utricularia intermedia</i> Hayne	Absent	Disparu	Devenu rare

DISCUSSION

La situation actuelle de la flore vasculaire aquatique des lacs de Gérardmer, Longemer et Retournemer est présentée dans le Tableau 8.

Sauf à l'occasion de brèves crues printanières, le niveau des trois lacs investigués est peu variable et a même été régulé artificiellement à Gérardmer par une vanne qui contrarie le marnage et favorise le colmatage du benthos. A la différence de ceux du réservoir de Bouzey ou des étangs de pêche de la Demoiselle, du Val d'Ajol, de Plombières et du plateau haut-saônois, les herbiers dits « amphibiens » des trois lacs ne sont plus jamais exondés et sont devenus presque exclusivement aquatiques.

Cette situation interdit aujourd'hui la reproduction sexuée aérienne de *Littorella uniflora*, de *Juncus bulbosus*, de *Subularia aquatica* et d'*Elatine hexandra*. La cléistogamie (autopollinisation automatique sans anthèse préalable) affranchit la reproduction sexuée des formes aquatiques d'*Elatine hexandra* et, jadis, de *Subularia aquatica* de la contrainte des marnages, très efficace pour la première, plus exceptionnellement pour la deuxième. Deux individus de *Subularia aquatica* observés à 1,20 m de profondeur dans le lac de Gérardmer en 1985 étaient en effet dotés de bourgeons floraux et leur transplantation en bac semi-exondé a vérifié l'absence d'anthèse. La reproduction sexuée exclusivement aquatique des deux Isoètes par spores flottantes les affranchit par contre efficacement des marnages qui, inversement, la contrarient.

Comme mentionné ci-dessus, les deux espèces d'Isoètes du Massif vosgien ne sont plus observées aujourd'hui que dans les deux lacs de la région Grand-Est classés au titre de la Directive Cadre sur l'Eau (2000/60/CE). L'état de conservation et de menaces des deux espèces d'Isoètes est présenté dans le Tableau 9.

Isoetes lacustris a disparu d'une de ses trois stations historiques vosgiennes, celle du lac de Retournemer, probablement en conséquence de l'abrutissement mais surtout de l'eutrophisation et de l'accélération du colmatage du benthos. Dans le lac de Longemer, il n'occupe plus que quelques dizaines de m² et son maintien y reste extrêmement précaire du fait de la prédation attestée par la faune aquatique herbivore et fouisseuse. Dans le lac de Gérardmer, par contre, il conservait, au moins jusqu'en 2018, des effectifs importants mais sur une emprise limitée à près de 2,3 ha. Sa reproduction très dynamique favorise la recolonisation des hauts-fonds. Comme on l'a vu, ses sous-populations profondes sont aussi moins vulnérables aux perturbations et ont pu contribuer par le passé à la restauration des herbiers amphibiens après des perturbations majeures. Cependant, au vu des anomalies observées dans la répartition horizontale de ces communautés, les mêmes causes de régression que dans les deux autres lacs étudiés pourraient remettre en question ce statut favorable.

Isoetes echinospora a disparu de quatre de ses cinq stations historiques vosgiennes. Il a pu être observé de nouveau à partir de 1989 dans le lac de Longemer après quinze années d'éclipse. Sa démographie a été dynamique de 2011 à 2018, mais sa très petite population reste extrêmement vulnérable à toute nouvelle perturbation liée aux activités humaines, tout particulièrement à de nouvelles introductions d'animaux phytophages allochtones comme la Carpe Amour (Fig. 9). On note en effet régulièrement chaque année une augmentation des effectifs et une densité maximale aux environs de la mi-juin sur sa station principale qui traduisent une reproduction rapide et dynamique de l'espèce. Pourtant après cette date ses sporophytes, beaucoup plus vulnérables que ceux, plus vigoureux et mieux enracinés, d'*I. lacustris*, souffrent beaucoup de l'arrachage et de la fragmentation par les baigneurs et la faune aquatique.

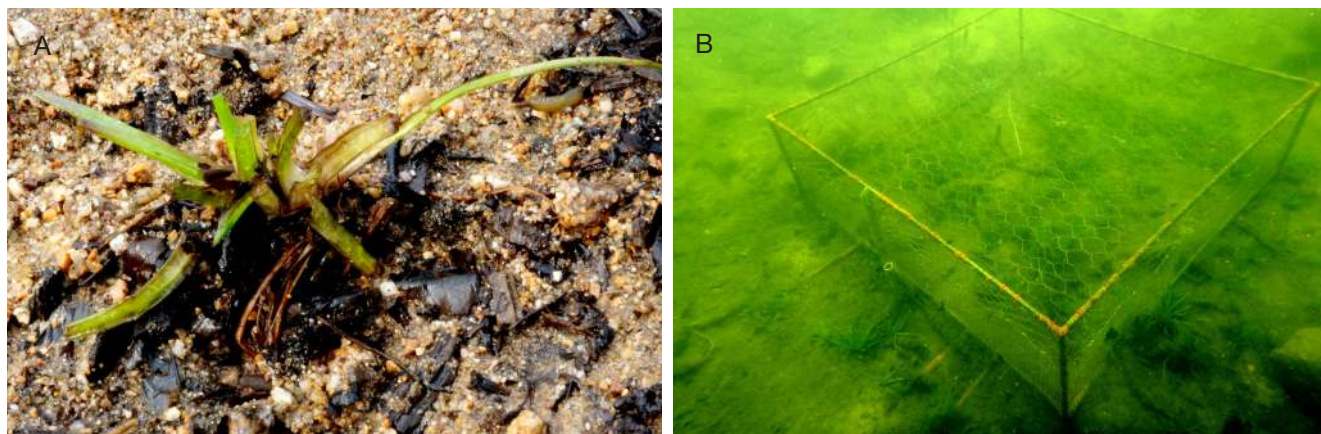


FIG. 9. — Impact de l'abrouissement sur *Isoetes echinospora* Durieu à Longemer: **A**, sporophyte d'*Isoetes echinospora* abrouiti et déraciné. Lac de Longemer, juillet 2015; **B**, cage de protection expérimentale posée en 2017 à Longemer par le Conservatoire des Espaces naturels de Lorraine. Crédits photos: J.-C. Ragué.

TABLEAU 9. — Conservation et protection des deux Isoètes vosgiens en 2018.

Critères	<i>Isoetes lacustris</i> L.	<i>Isoetes echinospora</i> Durieu
État de conservation et effectifs estimés dans le Massif vosgien	État de conservation différent selon les lacs : – favorable à Gérardmer – de plus en plus critique à Longemer depuis 2015	État toujours critique en 2018
Dynamique sur les 20 dernières années	Favorable en 2018 à Gérardmer : plus de 100 000 sporophytes sur environ 2,3 ha de hauts-fonds malgré la persistance de l'abrouissement	Relictuel à Longemer mais en progression sur les hauts-fonds sud-ouest (environ 150 m ²) et marginalement nord-est du lac de Longemer, malgré la persistance de l'abrouissement
Statut sur la liste rouge régionale (Bonassi 2015)	EN B2ac (iv) (= en danger)	CR B2ac (iv) (= en danger critique)
Statut sur la liste rouge nationale (UICN France <i>et al.</i> 2018)	NT (Quasi-menacée)	VU (Vulnérable)
Statut sur la liste rouge européenne des Ptéridophytes (Garzía Criado <i>et al.</i> 2017)	LC (Préoccupation mineure)	LC (Préoccupation mineure)
Protection réglementaire	Arrêté interministériel du 20 janvier 1982 relatif à la liste des espèces végétales protégées sur l'ensemble du territoire national (J.O. du 13 mai 1982)	
Mesures de conservation <i>in situ</i> (CenL et AERM)	Négociations conduites auprès de l'AERM (Agence de L'Eau Rhin-Meuse) et du CenL (Conservatoire d'espaces naturels de Lorraine) avec l'AAPPMA (Association Agréée de Pêche et de Protection du Milieu Aquatique) et la FDPMA des Vosges (Fédération des Vosges pour la Pêche et la Protection du Milieu Aquatique) pour la pose de dispositifs physiques de protection par le CenL à Longemer : ligne d'eau et expérimentations de cages anti-abrouissement	

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

En 1969, Ochsenbein constatait et regrettait déjà la quasi-disparition des herbiers amphibies pérennes du lac de Longemer (Ochsenbein 1969). *Subularia aquatica*, de même que *Littorella uniflora*, ont été totalement éradiqués de ce lac dans les années 1990. Il serait regrettable qu'après une restauration encore timide de certains herbiers amphibies à Isoètes ils soient de nouveau impactés par des interventions humaines malheureuses et que d'autres espèces patrimoniales disparaissent définitivement de ces lacs.

Les cahiers d'habitats Natura 2000, les listes rouges de la flore menacée selon les critères de l'UICN (Bonassi 2015) et

la liste nationale des espèces protégées prennent en compte le statut précaire et le fort enjeu patrimonial que représentent ces herbiers amphibies lacustres. La Directive Cadre européenne sur l'eau du 23 octobre 2000 (DCE) se traduit en droit français au niveau des régions par des Schémas Directeurs d'Aménagement et de Gestion des Eaux (SDAGE) et dans les départements par des Plans d'Actions Opérationnels Territorialisés (PAOT) qui ont classé en DCE les lacs de Longemer et Gérardmer.

Ces habitats représentent aussi des bioindicateurs précieux des fonctionnalités des hydrosystèmes (Haury *et al.* 2001). Ils sont des témoins de l'état de conservation, de la résilience et de l'évolution du benthos des lacs montagnards. Il est donc essentiel de reconduire les expertises limnologiques déjà enga-

gées et de pérenniser les suivis diachroniques des herbiers et espèces patrimoniales présentes par comptages, cartographies et relevés phytosociologiques réguliers pour pouvoir intervenir précocement face à tout signe d'altération.

Un ensemble d'acteurs institutionnels (Région Grand-Est, Agence de l'Eau Rhin-Meuse, Muséum national d'Histoire naturelle) ont pris la mesure des enjeux et pris des initiatives dans le cadre du Schéma Régional de Cohérence Écologique de Lorraine (SRCE) et de la trame bleue. Pour améliorer la connaissance et expérimenter des techniques de réhabilitation, ils ont fait appel au laboratoire de Chrono-Environnement du CNRS, aux universités de Lorraine et de Franche-Comté, ainsi qu'à des organismes de gestion biologique des milieux naturels comme le Conservatoire d'Espaces naturels de Lorraine (CenL), les Fédérations départementales de Pêche et de Protection des Milieux aquatiques des Vosges (FDPPMA), l'Office national de l'Eau et des Milieux aquatiques (ONEMA, qui a intégré l'Agence Française de la Biodiversité – AFB). Cette dynamique encourageante des collectivités territoriales, des acteurs locaux et des organismes de recherche ne doit cependant pas masquer la nécessité d'une concertation avec les usagers institutionnels des lacs comme les pêcheurs et les bateliers.

Remerciements

Les auteurs souhaitent remercier MM. Michel Boudrie et Germinal Rouhan, les deux évaluateurs du manuscrit qui ont assuré pour la revue *Naturae* une relecture et des réflexions d'une grande qualité et ont apporté des contributions essentielles, le Conservatoire d'espaces naturels de Lorraine (54 – Sarrebourg) et en particulier MM. Thibault Hingray et Hugo Basquin pour la communication de données floristiques ainsi que, pour leur aide aux relevés GPS, l'Agence de l'Eau Rhin-Meuse (57 – Moulins-lès-Metz) et le Conseil départemental des Vosges (88 – Épinal) pour le financement d'expertises, le Conseil scientifique régional du Patrimoine naturel de Lorraine et la Direction régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement Grand-Est (DREAL, 57 – Metz) pour avoir autorisé la transplantation d'espèces protégées en conteneurs expérimentaux, MM. Sébastien Antoine des Jardins botaniques du Grand Nancy et de l'Université de Lorraine (54 – Villers-lès-Nancy) et Pierre-Olivier Lausacker de l'Agence de l'Eau Rhin-Meuse (AERM) pour leur contribution bibliographique, MM. Lionel Leglize et Philippe Wagner du Laboratoire Interdisciplinaire des Environnements Continentaux (LIEC) de l'Université de Lorraine (57 – Metz), ainsi que le laboratoire Chrono-Environnement de l'Université de Franche-Comté (25 – Besançon) pour la communication de données limnologiques.

RÉFÉRENCES

- BARDAT J., BIORET F., BOTINEAU M., BOULLET V., DELPECH R., GÉHU J.-M., HAURY J., LACOSTE A., RAMEAU J.-C., ROYER J.-M., ROUX G. & TOUFFET J. 2004. — *Prodrome des végétations de France*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (Patrimoines naturels, 61), 171 p.
- BONASSI J. (coord.) 2015. — *Liste rouge régionale de la flore vasculaire de Lorraine – Évaluation du risque de disparition selon la méthodologie et la démarche de l'UICN*. Pôle lorrain du futur Conservatoire botanique national du Nord-Est, 16 p.
- BONN F. 1970. — Les dépôts glaciaires de la haute vallée de la Vologne : contribution à l'étude du quaternaire vosgien. *Bulletin BRGM* (2^e série), sect. I, 1: 17-27.
- BOSTON H. L. 1986. — A discussion of the adaptation for carbon acquisition in relation to the growth strategy of aquatic isoetids. *Aquatic Botany* 26: 259-70. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(86\)90026-4](https://doi.org/10.1016/0304-3770(86)90026-4)
- BOUDRIE M., MADY M. & CHABROL L. 2016. — État des lieux des espèces du genre *Isoetes* en Limousin (Isoëtaceae, Lycophyta). *Bulletin de la Société botanique du Centre-Ouest, N.S.*, 46: 62-70.
- BUCH'ŌZ J.-P. 1770. — *Traité historique des plantes qui croissent dans la Lorraine et les Trois Évêchés, contenant leur description, leur figure, leur nom...* Paris, Fétit & Durand, vol X, 289 p.
- COLLAS M. 2016. — *Suivi du peuplement ichtyologique du Lac de Longemer. Campagne de septembre 2016. Pêche aux filets multimaillles. Norme CEN 14/757*. ONEMA, Dir. Nordest, 27 p.
- CONSERVATOIRE D'ESPACES NATURELS DE LORRAINE (HINGRAY T.) 2017. — *Suivi des herbiers amphibiens des lacs de Gérardmer et Longemer*. Rapport d'expertise pour l'Agence de l'Eau Rhin-Meuse, Sarrebourg, 18 p.
- CONSERVATOIRE DES SITES LORRAINS (RAGUÉ J.-C.) 2001 à 2009. — *Suivi des lacs vosgiens Gérardmer, Longemer et Retournemer*. Rapports de contrats pour l'Agence de l'Eau Rhin-Meuse, Sarrebourg.
- CONSERVATOIRE DES SITES LORRAINS 2013. — *Site naturel protégé du Delta du Ruisseau Saint-Jacques et herbiers aquatiques. Plan de gestion 2012-2024*. Rapport d'expertise pour l'Agence de l'Eau Rhin-Meuse, Sarrebourg, 69 p. + annexes.
- CTGREF 1979. — *Étude écologique des lacs des Vosges Gérardmer & Longemer*. Ministère de l'Agriculture, n° 44, 79p.
- ČTVRTLÍKOVÁ M., ZNACHOR P., NEDOMA J. & VRBA J. 2012. — Effects of temperature on the phenology of germination of *Isoetes echinospora*. *Preslia* 84: 141-153.
- ČTVRTLÍKOVÁ M., ZNACHOR P. & VRBA J. 2014. — The effect of temperature on the phenology of germination of *Isoetes lacustris*. *Preslia* 86: 279-292.
- DHIEN R. 1963. — Répartition géographique des *Isoetes* de la France. *Bulletin mensuel de la Société Linnéenne de Lyon* 32: 223-229. <https://doi.org/10.3406/linly.1963.7168>
- FLAGEOLLET J.-C. 2002. — *Sur les traces des glaciers vosgiens*. Ed. CNRS, Paris, 212 p.
- FLICHE P. 1879. — Les *Isoetes* des Vosges. *Mémoires de l'Académie de Stanislas*, 4^e série, 11: 177-202.
- FLICHE P. 1906. — Lavoisier et le genre *Isoetes* dans les Vosges. *Mémoires de l'Académie de Stanislas*, 6^e série, 3: 171-175.
- FOUCAULT B. (DE) 2010. — Contribution au prodrome des végétations de France : les *Littorelletea uniflorae* Braun-Blanq. & Tüxen ex Westh., Dijk, Paschier & Sissingh 1946. *Journal de Botanique de la Société botanique de France* 52: 43-78.
- GARCÍA CRIADO M., VÁRE H., NIETO A., BENTO ELIAS R., DYER R., IVANENKO Y., IVANOVA D., LANSDOWN R., MOLINA J. A., ROUHAN G., RUMSEY F., TROIA A., VRBA J. & CHRISTENHUSZ M. J. M. 2017. — *European Red List of Lycopods and Ferns*. IUCN, Brussels, 59 p.
- GEISSERT F. 1956. — Botanische Exkursion in die Hochvogesen am 22. Mai 1955. *Mitteilungen der Badischen Landesverein für Naturkunde und Naturschutz N.F.* 6: 285-286.
- GODRON D. A. 1867. — Sur la découverte du *Subularia aquatica* dans les Vosges. *Bulletin de la Société botanique de France* 14: 243-244. <https://doi.org/10.1080/00378941.1867.10825155>
- GODRON D. A. 1875. — Notice sur les explorations botaniques faites en Lorraine de 1857 à 1875 et leurs résultats. *Mémoires de l'Académie de Stanislas* 126-150.
- GOUDOUR A. & MADY M. 2018. — Flore et végétations de l'étang de la Crouzille à Saint-Sylvestre (monts d'Ambazac, Haute-Vienne, 87). *Bulletin de la Société botanique du Centre-Ouest, N.S.* 48: 366-396.

- GUÉROLD F., VEIN D., JACQUEMIN G. & MORETEAU J.-C. 1993. — Impact de l'acidification des ruisseaux vosgiens sur la biodiversité de la macrofaune benthique. *Comptes rendus de l'Académie des sciences, série 3, Sciences de la vie* 316: 1388-1392.
- GUINIER P. & MAIRE R. 1908. — Rapport sur les excursions de la Société botanique de France en Lorraine en juillet-août 1908. — Spermaphytes, Ptéridophytes et Champignons. *Bulletin de la Société Botanique de France* 55 (1): CVII. <https://doi.org/10.1080/00378941.1908.10832070>
- HAURY J., PELTRE M.-C., MULLER S., THIÉBAUT G., TRÉ-MOLIÈRES M., DEMARS B., BARBE J., DUTARTRE A., DANIEL H., BERNEZ I., GUERLESQUIN M. & LAMBERT E. 2001. — Les macrophytes aquatiques bioindicateurs des systèmes lotiques — Intérêts et limites des indices macrophytiques. *Synthèse bibliographique des principales approches européennes pour le diagnostic biologique des cours d'eau*. UMR INRA-ENSA EQHC Rennes & CREUM-Phytoécologie, Univ. Metz. Agence de l'Eau Artois-Picardie, Douai, 101 p. + ann.
- HORN K. & PÄTZOLD F. 1999. — Aktuelle Bestandssituation und Gefährdung des Stachelsporigen Brachsenkrautes (*Isoetes echinospora* Durieu) in Baden-Württemberg. *Carolinea, Beiträge zur naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland* 57: 43-56.
- HUBAULT É. 1947. — Études thermiques, chimiques et biologiques des eaux des lacs de l'Est de la France (Vosges, Jura, Alpes de Savoie). *Annales forestières* 10 (2): 116-257.
- KEELEY J. E. 1998. — CAM Photosynthesis in Submerged Aquatic Plants. *Botanical Review* 64 (2): 121-175. <https://doi.org/10.1007/BF02856581>
- KEELEY J. E. & BUSCH G. 1984. — Carbon assimilation characteristics of the aquatic CAM plant, *Isoetes howellii*. *Plant Physiology* 76: 525-530. <https://doi.org/10.1104/pp.76.2.525>
- KIRSCHLEGER F. 1858. — Aperçu succinct de la végétation alsatavoigienne, Session extraordinaire à Strasbourg en juillet 1858. *Bull. Soc. Bot. France* 417-425. <https://doi.org/10.1080/00378941.1858.10833102>
- KLAUS K. V., SCHULZ C., BAUER D. S. & STÜTZEL T. 2016. — Historical biogeography of the ancient lycophyte genus *Selaginella*: early adaptation to xeric habitats on Pangea. *Cladistics* 33(5): 469-480. <https://doi.org/10.1111/cla.12184>
- LAUSECKER P.-O. 2009. — Expertise écologique de l'état de conservation des lacs de Gérardmer, Retournemer et Longemer; état des connaissances, appui au diagnostic et perspectives de collaboration pour une gestion concertée des bassins-versants. Rapport d'activité, Conservatoire des sites Lorrains, Antenne Vosges, 13 p. + annexes.
- LAVEAU A. 2014. — *Diagnostic fonctionnel des systèmes lacustres de Gérardmer et Longemer*. Mémoire de master 2 «Qualité des eaux et des sols, Traitement», Université de Franche-Comté, Besançon, 77 p.
- LÉGLIZE L., LABORATOIRE BIODIVERSITÉ ET FONCTIONNEMENT DES ÉCOSYSTÈMES, AGENCE DE L'EAU RHIN-MEUSE & UNIVERSITÉ DE METZ 2005. — *Expérimentation sur les herbiers amphibies des lacs vosgiens Gérardmer, Longemer et Retournemer. Campagne d'acquisition de données physico-chimiques et biologiques (Mars 2004)*. Laboratoire Biodiversité et Fonctionnement des Écosystèmes LBFE, Metz, 17 p. + annexes.
- LÖVE A. 1962. — Cytotaxonomy of the *Isoetes echinospora* Complex. *American Fern Journal* 52: 113-123. <https://doi.org/10.2307/1546979>
- MER É. 1881a. — De l'influence des saisons sur la végétation et la reproduction de l'*Isoetes lacustris*. *Bulletin de la Société botanique de France* 28: 72-76. <https://doi.org/10.1080/00378941.1881.10827972>
- MER É. 1881b. — Du développement des sporanges et des spores dans l'*Isoetes lacustris*. *Bulletin de la Société botanique de France* 28: 109-113. <https://doi.org/10.1080/00378941.1881.10827981>
- MER É. 1881c. — Recherches sur le développement des sporanges stériles dans *Isoetes lacustris*. *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences de Paris* 92: 218-289.
- MER É. 1887. — De la formation des bulbilles dans l'*Isoetes lacustris* du Lac de Longemer. *Association française pour l'avancement des sciences, Comptes-rendus de la 15^e session*, Nancy: 145-146.
- MER É. 1908. — Les plantes du lac de Longemer — Session extraordinaire dans les Vosges en juillet-août, Lorraine, Vosges, flore aquatique, lac de Longemer. *Bulletin de la Société Botanique de France* 55: 151-160. <https://doi.org/10.1080/00378941.1908.10832071>
- MILLET L., VERNEAUX V., BELLE S., LAVEAU A., RIUS D., MARCHETTO A. & LAMI A. 2015. — *Diagnostic fonctionnel des systèmes lacustres de Gérardmer, Longemer et Retournemer. Une approche combinée limnologie/paléolimnologie*. CNRS Labo de Chrono-Environnement, Besançon, 30 p. + annexes.
- MOUGEOT J.-B. 1845. — Considérations générales sur la végétation spontanée (phanérogames et cryptogames) du département des Vosges, in LEPAGE & CHARTON (éds), *Statistique du Département des Vosges*, vol. 1. Peiffer, Nancy: 163-516.
- MULLER S. 2006. — *Les plantes protégées de Lorraine, distribution, écologie, conservation*. Ed. Biotopé (collection Parthénopé), Mèze, 376 p.
- OCHSENBEIN G. 1969. — Observations récentes auprès de lacs des Hautes Vosges. *Bulletin de l'Association philomathique d'Alsace et de Lorraine* 13: 189-193.
- PARENT G.-H. 1997. — *Atlas des Ptéridophytes des régions lorraines et vosgiennes, avec les territoires adjacents*. Travaux scientifiques du musée national d'histoire naturelle de Luxembourg, Luxembourg, 304 p.
- PIGG K. B. 2001. — Isoetalean lycopsid evolution: from the devonian to the present. *American Fern Journal* 91: 99-114. [https://doi.org/10.1640/0002-8444\(2001\)091\[0099:ILEFTD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1640/0002-8444(2001)091[0099:ILEFTD]2.0.CO;2)
- PRELLI R. (avec la collaboration de BOUDRIE M.) 2002. — *Les Fougères et plantes alliées de France et d'Europe occidentale*. Ed. Belin, Paris, 432 p.
- RASTETTER V. 1966. — Beitrag zur Phanerogamen- und Gefäss-Kryptogamen Flora des Ober-Elsass. *Mitteilungen des Badischen Landesvereins für Naturkunde und Naturschutz N.F.* 9: 151-237.
- RASTETTER V. 1974. — Zweiter Beitrag zur Phanerogamen und Gefäss-Kryptogamen Flora des Ober-Elsass. *Mitteilungen des Badischen Landesvereins für Naturkunde und Naturschutz N.F.* 11: 119-133.
- RAUNKIAER C. 1904. — Om biologiske typer, med Hensyn til Planternes Tilpasning til at overleve ugunstige Aarister. *Botanisk Tidsskrift* 26: 14.
- RETALLACK G. J. 1997. — Earliest triassic origin of *Isoetes* and quillwort evolutionary radiation. *Journal of Paleontology* 71: 500-521. <https://doi.org/10.1017/S0022336000039524>
- RICHARDSON K., GRIFFITHS H., REED M. L., RAVEN J. A. & GRIFFITHS N. M. 1984. — Inorganic carbon assimilation in the isoetids, *Isoetes lacustris* L. and *Lobelia dortmanna* L. *Oecologia* 61:115-121. <https://doi.org/10.1007/BF00379096>
- ROBE W. E. & GRIFFITHS H. 1990. — Photosynthesis of *Littorella uniflora* grown under two PAR regimes: C3 and CAM gas exchange and the regulation of internal CO2 and O2 concentrations. *Oecologia* 85: 128-136. <https://doi.org/10.1007/BF00317353>
- SAND-JENSEN K. 1978. — Metabolic adaptation and vertical zonation of *Littorella uniflora* (L.) Aschers. and *Isoetes lacustris* L. *Aquatic Botany* 4: 1-10. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(78\)90002-5](https://doi.org/10.1016/0304-3770(78)90002-5)
- SERET G. 1966. — *Les systèmes glaciaires du bassin de la Moselle et leurs enseignements*. Société Royale Belge de Géographie, Bruxelles, 90: 577 p.
- SMOLDERS A. J. P., LUCASSEN E. C. H. E. T. & ROELOFS J. G. M. 2002. — The isoetid environment: biogeochemistry and threats. *Aquatic Botany* 73: 325-350. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(02\)00029-3](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(02)00029-3)

- TAYLOR W. C. & LUEBKE N. T. 1986. — Germinating spores and growing sporelings of aquatic Isoètes. *American Fern Journal* 76: 21-24. <https://doi.org/10.2307/1547396>
- TAYLOR W. C. & LUEBKE N. T. 1988. — *Isoetes* × *hickeyi*: a naturally occurring hybrid between *I. echinospora* and *I. macrospora*. *American Fern Journal* 78: 6-13. <https://doi.org/10.2307/1547597>
- TAYLOR W. C. & HICKEY R. J. 1992. — Habitat, Evolution, and Speciation in *Isoetes*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 79(3): 613-622. <https://doi.org/10.2307/2399755>
- UICN FRANCE, FCBN, AFB & MNHN. 2018. — La Liste rouge des espèces menacées en France – Chapitre Flore vasculaire de France métropolitaine. UICN, Paris, 32 p.
- WETZEL R. 2001. — *Limnology: Lake and River Ecosystems*. 3rd ed. Academic Press, San Diego, 1006 p.
- WOODWARD F. I. 1998. — Do plants really need stomata? *Journal of Experimental Botany* 49: 471-480. https://doi.org/10.1093/jxb/49.Special_Issue.471

*Soumis le 13 juillet 2018 ;
accepté le 10 décembre 2018 ;
publié le 13 février 2019.*