

Gilles Bailly : botaniste - phytosociologue au Conservatoire Botanique National de Franche-Comté, Maison de l'Environnement de Franche-Comté, 7 rue Voirin, 25000 Besançon.

Otto Schaefer : phyto-écologue, éthicien de l'environnement auprès de la Fédération des Églises protestantes de Suisse.



Remerciements

à l'équipe du CBNFC
à l'équipe du CREN de Franche-Comté
à Max André, Dominique Auderset Joye, Richard Bœuf, Aurélie Boissezon, Gudrun Bornette, Laurent Chabrol, Micheline Guerlesquin, Michel Hoff, Jean-Paul Klein, Elisabeth Lambert, André Miquet, Nicolas Pax, Marie-Christine Peltre et Hendrik Schubert.



PRÉFET DE LA RÉGION
FRANCHE-COMTÉ



Gilles Bailly et Otto Schaefer

Guide illustré des Characées du nord-est de la France



Guide illustré des Characées du nord-est de la France

Gilles Bailly et Otto Schaefer



Sommaire

1– Généralités

1.1– Introduction	p. 2
1.2– Quelques mots sur l'élaboration du guide.....	p. 3
1.3– Historique du groupe et position phylogénique des Characées	p. 4
1.4– Characées fossiles et paléobotanique	p. 5
1.5– Classification des groupes actuels	p. 6
1.6– Morphologie et vocabulaire descriptif illustré	p. 8-13
1.7– Cycle de développement et dissémination.....	p. 14-15
1.8– Écologie et phytosociologie	p. 16-17

2– Clé d'identification.....

p. 18-25

3– Fiches descriptives illustrées des taxons

p. 26-27

Ch01a– <i>Chara vulgaris</i> L.....	p. 28-29
Ch01b– <i>Chara vulgaris</i> f. <i>longibracteata</i> (Kütz. in Reich.) J. Gr. & B.-W.....	p. 30-31
Ch01c– <i>Chara vulgaris</i> f. <i>subhispidula</i> Mig.	p. 32-33
Ch01d– <i>Chara vulgaris</i> var. <i>papillata</i> Wallr. ex A. Br.....	p. 34-35
Ch02a– <i>Chara contraria</i> A. Br. ex Kütz.....	p. 36-37
Ch02b– <i>Chara contraria</i> var. <i>hispidula</i> A. Br.....	p. 38-39
Ch03– <i>Chara intermedia</i> A. Br.....	p. 40-41
Ch04– <i>Chara major</i> Vaillant	p. 42-43
Ch05– <i>Chara rudis</i> A. Br. in Leonh.....	p. 44-45
Ch06– <i>Chara globularis</i> Thuill.....	p. 46-47
Ch07– <i>Chara delicatula</i> Ag.....	p. 48-49
Ch08– <i>Chara strigosa</i> A. Br.	p. 50-51
Ch09– <i>Chara aspera</i> Deth. ex Willd.....	p. 52-53
Ch10– <i>Chara curta</i> Nolte ex Kütz.....	p. 54-55
Ch11– <i>Chara denudata</i> A. Br.	p. 56-57
Ch12– <i>Chara braunii</i> Gmel.....	p. 58-59
No01– <i>Nitellopsis obtusa</i> (Desv. in Lois.) J. Gr.	p. 60-61
Ni01– <i>Nitella translucens</i> (Pers.) Ag.	p. 62-63
Ni02– <i>Nitella hyalina</i> (A. Br.) Miq.....	p. 64-65
Ni03– <i>Nitella syncarpa</i> (Thuill.) Chev.....	p. 66-67
Ni04– <i>Nitella flexilis</i> (L.) Ag.....	p. 68-69
Ni05– <i>Nitella opaca</i> (Bruz.) Ag.....	p. 70-71
Ni06– <i>Nitella mucronata</i> (A. Br.) Miq.....	p. 72-73
Ni07– <i>Nitella batrachosperma</i> (Reich.) A. Br.	p. 74-75
Ni08– <i>Nitella gracilis</i> (Smith) Ag.....	p. 76-77
Ni09– <i>Nitella tenuissima</i> (Desv.) Kütz.	p. 78-79
To01– <i>Tolypella glomerata</i> (Desv. in Lois.) Leonh.	p. 80-81
To02– <i>Tolypella prolifera</i> (Ziz ex A. Br.) Leonh.....	p. 82-83

4– Fiches annexes

An01– <i>Chara vulgaris</i> var. <i>crassicaulis</i> (Schl. ex A. Br.) Kütz.....	p. 85
An02– <i>Chara polyacantha</i> A. Br. in A. Br., Rbh. & Stiz.....	p. 86
An03– <i>Chara tomentosa</i> L.....	p. 87
An04– <i>Nitella capillaris</i> (Krock.) J. Gr. & B.-W.....	p. 88
An05– <i>Tolypella intricata</i> (Trent. ex Roth) Leonh.....	p. 89

Index taxonomique

p. 90-91

Lexique

p. 92-93

Bibliographie

p. 94-95

Impressum

p. 96



Avant-Propos

L'eau est un milieu vivant qui héberge et est générateur et producteur d'une grande biodiversité. Celle-ci est souvent peu ou pas visible, ou mal perçue, mais elle est toujours complexe et source de recherche et de découverte.

Les Characées constituent un groupe d'algues encore peu connu en France, se développant principalement dans des hydrosystèmes lenticques, qu'ils soient lacustres ou fluviaux.

Souvent inféodées aux eaux calcaires transparentes, les Characées sont, pour la plupart, des indicateurs d'habitats à forte valeur patrimoniale. Elles se révèlent particulièrement sensibles aux problèmes d'eutrophisation et peuvent, à ce titre, être considérées comme des organismes sentinelles riches d'informations sur l'évolution de la qualité des milieux aquatiques.

Ce guide illustré s'inscrit dans une démarche globale de connaissance appliquée des macrophytes aquatiques initiée en 1996 avec le « Guide pratique des algues macroscopiques d'eau douce » (RODRIGUEZ & VERGON, 1996), suivi en 2004 d'un « Guide pratique d'identification des bryophytes aquatiques » (BAILLY *et al.*, 2004). Il pourra être particulièrement utile pour les gestionnaires et les opérateurs de terrain du domaine de l'eau et de la biodiversité, pour permettre une évaluation fine de la qualité et une gestion appropriée des milieux aquatiques, par une meilleure compréhension de l'approche fonctionnelle des hydrosystèmes lacustres ou fluviaux. Ce type d'outil opérationnel s'appuyant sur des bases scientifiques solides est tout particulièrement utile dans le contexte actuel de la mise en œuvre des protocoles d'inventaires et de surveillance des milieux aquatiques en application de la Directive cadre sur l'eau (DCE) et de la Directive Habitats, Faune, Flore.

En complément de la documentation scientifique spécialisée, cet ouvrage apportera une aide précieuse aux travaux d'expertise de l'état du milieu et des éventuelles causes de dysfonctionnements, permettant d'orienter au mieux le choix des actions à mettre en œuvre pour restaurer ou préserver ces milieux.

Je remercie les auteurs de ce guide, le Conservatoire Botanique National de Franche-Comté, les agents de la Direction Régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement, ainsi que le Conseil Régional de Franche-Comté, qui ont contribué à son élaboration.



Odile Gauthier

Directrice de l'eau et de la biodiversité



Antoine Magnin (1846-1926)

1.1– Introduction

Ce guide illustré s'inscrit dans une suite de publications consacrées aux macrophytes aquatiques, amorcée avec le Guide pratique des algues macroscopiques d'eau douce (RODRIGUEZ & VERGON, 1996) et poursuivie avec le Guide pratique d'identification des bryophytes aquatiques (BAILLY *et al.*, 2004).

À la suite de ces premiers travaux régionaux, un déficit dans la connaissance de plusieurs groupes d'algues avait été diagnostiqué qui portait, en particulier, sur les cyanobactéries des milieux tufeux et les Characées. Ces deux ensembles présentent le point commun de contribuer à l'édification d'habitats à forte valeur patrimoniale, respectivement les formations tufeuses et les prairies benthiques de Charophytes.

De nombreuses communautés végétales caractérisées par les Characées constituent ainsi des habitats d'intérêt communautaire rassemblés sous le titre générique « **d'eaux oligo-mésotrophes calcaires avec végétation benthique à Chara spp.** » (code Natura 3140). L'identification précise des communautés végétales requiert une connaissance suffisante des espèces qui les composent. Ceci est d'autant plus vrai pour les formations à Characées dont l'organisation repose habituellement sur un petit nombre d'espèces dominantes.

À côté de cette problématique suscitée par la mise en œuvre de la Directive Habitats, l'intérêt des Characées continue à s'affirmer à travers de nombreux travaux consacrés à l'approche fonctionnelle des hydrosystèmes lacustres ou fluviaux ou à l'écologie de plans d'eau plus modestes, étangs ou mares.

Les Characées sont réputées pour être des bioindicateurs particulièrement sensibles aux problèmes d'eutrophisation ; les travaux récents insistent sur leur sensibilité particulière à la turbidité du milieu aquatique et évoquent les antagonismes pouvant s'exercer entre les communautés de Charophytes et les proliférations phytoplanctoniques. La dépendance de la plupart des Characées aux substrats sédimentaires juvéniles leur attribue également un rôle tout particulier dans la biodiversité des milieux naturellement perturbés, tels ceux qui existent encore dans les dépendances (bras morts, mares phréatiques) des grands cours d'eau.

Si, dans l'ensemble, il n'est pas inexact d'associer les *Chara* aux milieux aquatiques mésotrophes ou oligotrophes, les amplitudes trophiques, les niches écologiques et les stratégies vitales des espèces prises isolément sont bien différentes. Certaines parmi les plus communes (*Chara vulgaris*, *Chara globularis*) s'avèrent relativement tolérantes aux surcharges en azote et en phosphore, alors que d'autres y sont beaucoup plus sensibles. C'est pour cette raison qu'on doit s'efforcer, dans le domaine de la bio-indication, d'identifier les taxons jusqu'à l'espèce.

Les Charophytes occupent des biotopes (lacs, étangs, couloirs fluviaux) fortement soumis aux impacts anthropiques. La régression des populations de la plupart des espèces a incité plusieurs pays européens (Royaume-Uni, Irlande, Allemagne,

Suède, République tchèque) à établir une Liste Rouge nationale ; elle est en cours d'achèvement en Suisse et en projet en France. Les 35 taxons (28 espèces plus 7 taxons infra-spécifiques) décrits dans le présent guide peuvent être observés dans le nord-est de la France, dans un territoire recouvrant la Franche-Comté, l'Alsace et la Lorraine. L'essentiel des observations provient de la prospection des lacs et étangs de Franche-Comté complétée d'excursions en Alsace et en périphérie du massif jurassien, dans l'Ain, en Savoie et dans le canton de Vaud.

Localement, l'étude des Charophytes bénéficie d'un substrat historique remarquable avec la monographie d'Antoine Magnin, publiée en 1904, consacrée à la végétation lacustre de l'ensemble des lacs de l'arc jurassien. Mais il a fallu attendre la fin du XX^e siècle pour assister à un retour des études systématiques sur les végétations aquatiques et les Characées, avec les travaux de l'un d'entre nous (SCHAEFER-GUIGNIER, 1994). La prise en compte des Characées, dans cette démarche, a été encouragée à l'époque par le Laboratoire de charologie de l'Université catholique d'Angers (Micheline Guerlesquin). Plus récemment, le CBNFC est revenu sur les pas d'A. Magnin en réalisant la cartographie des communautés aquatiques d'une dizaine de lacs jurassiens (BAILLY *et al.*, 2007). Ce retour, à un siècle d'intervalle, sur les mêmes sites est riche d'enseignements pour l'étude diachronique de l'évolution de notre patrimoine lacustre.

Il nous a semblé qu'un guide illustré aiderait les divers opérateurs intervenant sur les écosystèmes aquatiques à mieux intégrer dans leur expertise les taxons de ce groupe réputé difficile. L'obtention d'une illustration photographique exhaustive et efficiente a été compliquée par le caractère rare et fugace de certains taxons, ainsi que par la régression d'un grand nombre d'entre eux. Un petit nombre de taxons, potentiellement présents dans la zone d'étude n'a pu être illustré, les stations n'ayant pas été retrouvées. Néanmoins, nous espérons que le présent travail renouvellera l'intérêt pour ce groupe et suscitera de nouvelles découvertes.

1.2– Quelques mots sur l'élaboration du guide

Le matériel nécessaire à l'illustration du guide a été prélevé, dans un premier temps, dans des sites régionaux reconnus pour leur richesse en Characées et récemment prospectés à l'occasion de travaux de cartographie menés par le CBNFC (BAILLY *et al.*, 2007, GUYONNEAU *et al.*, 2008). Pour les milieux lacustres carbonatés de moyenne montagne, le lac de l'Entonnoir (communes de Bouverans et de Bonnevaux, Doubs), qui, à lui seul, héberge une dizaine de taxons, a permis de récolter une bonne partie de la flore charologique typique des lacs jurassiens (*Chara strigosa* var. *longispina*, *Ch. contraria*, *Ch. major*, *Ch. delicatula*, *Ch. curta*...).

Très complémentaire sur le plan des conditions géomorphologiques, le réseau des étangs de la Bresse jurassienne, à l'étagé planitiaire, sur substrats siliceux, a été visité sous la conduite

d'O. Schaefer en s'appuyant sur sa connaissance du secteur (SCHAEFER-GUIGNIER, 1994). Cette prospection, menée en juillet 2008, a permis de constater un net appauvrissement de la flore charologique sans doute consécutive à l'intensification de la pisciculture et à l'abandon progressif des cycles d'assez et d'évolage. C'est, au final, deux étangs (étangs de la Cailla et du Vernois, Commenailles, 39) qui ont permis la récolte d'un bon nombre de taxons caractéristiques des communautés d'eaux faiblement acides à neutres (*Chara braunii*, *Nitella translucens*, *N. syncarpa*...). Des collectes dans la région périvosgienne des Mille Étangs ont amené des compléments pour la flore des eaux peu minéralisées.

Des récoltes réalisées à l'occasion des travaux de terrain des équipes du CBNFC et du CREN de Franche-Comté ont fourni des éléments supplémentaires (diverses formes du complexe *Ch. vulgaris*) sur la flore charologique des petites pièces d'eau, mares et bas-marais.

La recherche de taxons rares ou absents de la flore franc-comtoise a suscité une série de déplacements dans la plaine rhénane alsacienne (à la recherche de taxons du genre *Tolypella*), sur le versant suisse du massif jurassien, au lac de Joux (*Tolypella glomerata*, *Chara denudata*...), dans l'Ain puis en Savoie, au lac du Bourget (*Nitellopsis obtusa*)...

Dans les plans d'eau peu profonds, les récoltes ont été réalisées à la main ou à l'aide d'un rateau scarificateur monté sur un manche télescopique ou d'un grappin grillagé. Les lacs ont été parcourus en Zodiac et les prélèvements faits au rateau ou au grappin, selon la profondeur.



Récolte en eaux peu profondes à l'aide d'un rateau à manche télescopique ; lac de l'Entonnoir, Bouverans, 25 août 2008.

Les Characées s'altérant vite, particulièrement les taxons acortiqués, les récoltes ont été stockées dans une glacière, dans des piluliers remplis d'eau, ou, simplement à l'état mouillé, dans de grands sacs plastique, en les enrobant d'autres macrophytes ou de mousses pour éviter leur dessiccation. Il semble que les récoltes stockées selon la seconde méthode s'altèrent moins vite, peut-être à cause d'une moindre activité de la petite faune inévitablement prélevée dans la masse des plantes.

L'iconographie a été réalisée dans les plus brefs délais après la récolte. Dans la plupart des cas, les échantillons ont dû être nettoyés à la pince fine de leurs revêtements de sédiments, voiles de diatomées ou autres éléments épiphytes ; cette opération a pu s'avérer longue et délicate, particulièrement pour les petites espèces de Nitelle, très fragiles. Pour les plans généraux, les échantillons ont été étalés dans une lame d'eau de quelques centimètres d'épaisseur dans un grand plat en verre posé sur une table lumineuse. L'éclairage par transmission a été complété d'un éclairage latéral par une lampe articulée à lumière froide. Les prises de vue ont été réalisées à partir d'un réflex numérique placé au-dessus du sujet à l'aide d'un trépied de photographe, la mise au point étant affinée au moyen d'un plateau micrométrique. Le même boîtier a été adapté à une loupe et un microscope trinoculaires pour les plans de détail.



Dispositif mis en place pour les clichés d'habitats.

1.3– Historique du groupe et position phylogénique des Characées

L'organisation très originale des Characées les isole de tous les autres végétaux ce qui explique que leur affiliation ait été très incertaine durant les débuts de la systématique.

C'est ainsi qu'on trouve l'actuelle *Chara vulgaris* rangée sous *Equisetum olidum* en 1598 puis *E. foetidum sub aqua repens* en 1620 par le botaniste bâlois, G. Bauhin (BAUHIN, 1623 in WOOD & IMAHORI, 1965). Cette assimilation aux prêles n'est pas tellement surprenante si l'on considère l'aspect général des représentants du genre *Chara*. Des rapprochements ont également été tentés avec le genre *Hippuris* (PLUKENET, 1692 in WOOD & IMAHORI, 1965).

C. von Linné commença par ranger ces végétaux parmi les algues pour finir par les intégrer, sur la base de son système de classification sexuel, dans les Phanérogames (CORILLION, 1957). Il sera suivi par de nombreux auteurs.

C'est surtout dans le courant du XIX^e siècle que la systématique du groupe est approfondie par les travaux des botanistes allemands A. Braun. et F. T. Kützing et que la position de la famille des *Characeae* se précise au sein des algues. Les caractères particuliers du groupe incitent certains auteurs à proposer la création d'une classe distincte, les **Charophytes**, intermédiaire entre celle des Thallophytes et des Bryophytes. Au début du XX^e siècle, le français F. Hy insistera sur les affinités des Charophytes avec les Bryophytes, en s'appuyant notamment sur la structure similaire des spermatozoïdes.

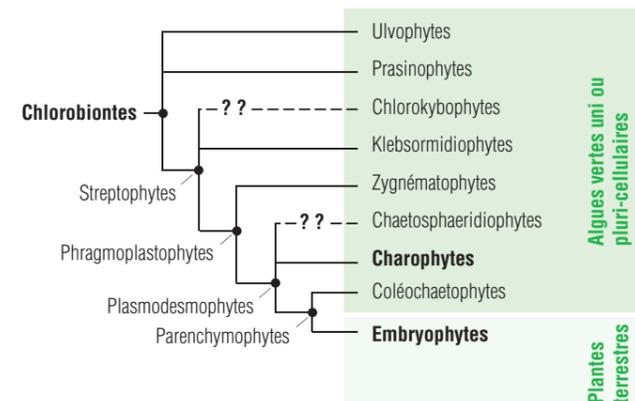
L'approche phylogénétique moderne conforte la légitimité de ces interrogations sur la position des Characées et en délivre une image complexe.

Dans le schéma ci-après, les **Charophytes**¹ sont clairement séparés des deux principaux groupes d'algues vertes (Ulvophytes et Prasinophytes) et sont rassemblés avec les Embryophytes dans le groupe monophylétique des Plasmodesmophytes. Le groupe des Embryophytes rassemble toutes les plantes terrestres : Bryophytes, Ptéridophytes, Gymnospermes, Angiospermes ; parmi les arguments permettant ce rapprochement, citons (LECOINTRE & LE GUYADER, 2006) :

- des microstructures communes au niveau des flagelles des spermatozoïdes ;
- une méiose caractérisée par une disparition temporaire de la membrane ;
- la rétention de l'oosphère sur le gamétophyte...

¹ Le terme « Charophytes » est utilisé ici pour désigner l'ensemble monophylétique correspondant aux *Charophyceae* sensu stricto ; d'autres auteurs (HALL & DELWICHE, 2007) l'utilisent dans un sens plus ou moins équivalent aux Streptophytes. Sous cette acception, le phylum des Charophytes intègre les Embryophytes et est conçu comme le groupe frère des Chlorophytes (Ulvophytes plus Prasinophytes).

Position phylogénique des Charophytes (d'après LECOINTRE & LE GUYADER, 2006).



En simplifiant un peu, les Charophytes peuvent être perçus comme le groupe frère des Embryophytes. Cette situation rejoint l'intuition de F. Hy et conforte l'originalité du groupe.

Les Charophytes se distinguent négativement des Embryophytes par :

- l'absence de parenchyme ; l'appareil végétatif est réalisée par un système de cladomes, type d'organisation déjà connu chez plusieurs groupes d'algues ;
- la libération précoce du zygote (l'oospore), dès sa maturité. Chez les Embryophytes, et en particulier les Bryophytes, le zygote se développe en un sporophyte longtemps adhérent au gamétophyte.

Par ailleurs, les Charophytes s'individualisent par un ensemble de traits propres, parmi lesquels :

- l'architecture très particulière de l'appareil végétatif ;
- la structure complexe des gamétanges ;
- des caractéristiques histologiques : les cellules comportent une très grande vacuole et un protoplasme animé d'un rapide mouvement de cyclose dû à l'interaction de molécules d'actine et de myosine (LECOINTRE & LE GUYADER, 2006) ; les cellules des entrenœuds peuvent être qualifiées de géantes car elles mesurent communément plusieurs centimètres de long (jusqu'à 25 cm chez les plus grandes espèces !),
- des spermatozoïdes (ou anthérozoïdes) en spirale, biflagellés, proches de ceux des Bryophytes ;
- des chloroplastes dépourvus de pyrénoïde...

1.4– Characées fossiles et paléobotanique

La présence des Charophytes est bien avérée au Paléozoïque, dès le Silurien supérieur (-430 à -410 M d'années), à une époque de conquête des terres émergées qui voit aussi l'apparition des premiers Embryophytes. Il est probable que le groupe ait une origine plus ancienne, à la frontière du Pré-Cambrien et du Cambrien (FEIST *et al.*, 2005). On dispose de très nombreux fossiles piégés dans les roches sédimentaires carbonatées ou silicatées (meulière), représentés pour l'essentiel par des oospores calcifiées dénommées **gyrogonites**². Les fossiles de plantes complètes sont beaucoup plus rares (*Hexachara setacea*, *Octochara crassa*, *Palaeonitella cranii*... in TAYLOR *et al.*, 2008).

² La nature des gyrogonites n'a été vraiment élucidée qu'au début du XIX^e siècle ; Lamarck les interprétait comme des coquilles de minuscules mollusques univalves (cf. DESMAREST, 1812)...

Les gyrogonites proviennent très généralement de sédiments d'origine lacustre, lagunaire ou côtière, déposés par des eaux douces ou saumâtres. Il semble néanmoins que certains taxons anciens (genre *Karspinskya*) aient pu être marins (ELLIOTT, 1984 in CAISOVÁ & GABKA, 2009).



Gyrogonites (prêt Ph. Henry, laboratoire de Chrono-Environnement, UMR 6249, Université de Franche-Comté).

L'étude des gyrogonites montre que les lignées de Charophytes du Paléozoïque diffèrent des taxons actuels par une plus grande diversité dans l'architecture de l'oogone, avec un pore apical souvent développé, un nombre variable de cellules spiralées, souvent supérieur à cinq, celles-ci étant enroulées vers la droite, dans le sens inverse de celui observés pour les taxons contemporains.

Des travaux récents (FEIST *et al.*, 2005), utilisant des techniques de microtomographie, mettent l'accent sur un caractère morphologique qui semble avoir été répandu chez les Charophytes du Paléozoïque, à savoir la présence d'un **utricule** ; cet organe formait une enveloppe supplémentaire, de forme plus ou moins sphérique, autour de l'oospore. Son rôle aurait été de protéger le zygote des phases de sécheresse durant des périodes de forte fluctuation affectant les biotopes aquatiques.

Les Characées actuelles semblent issues d'une seule branche d'un ensemble ayant connu une forte diversification entre le Dévonien et le Permien. Cette branche est définie par certains traits qu'on retrouve chez tous les taxons actuels :

- l'absence d'utricule ;
- la réduction à cinq du nombre de cellules spiralées formant l'enveloppe de l'oospore ;
- l'acquisition d'un enroulement vers la gauche des cellules spiralées.

De nombreux taxons fossiles ont été décrits sur la base de la morphologie des gyrogonites. Celles-ci étant très abondantes dans certains niveaux stratigraphiques, les assemblages taxonomiques sont largement utilisés, dans les travaux contemporains, pour la définition de **biozones** et la compréhension des

phénomènes d'extension ou de régression des bassins lacustres ou lagunaires. D'autres groupes sont utilisés conjointement avec les Charophytes pour affiner ces représentations, notamment les Ostracodes (MOJON *et al.*, 2009, ZATON *et al.*, 2005)

Pour des périodes plus récentes, la présence d'oospores fossiles est utilisée en archéologie, parmi d'autres marqueurs sédimentologiques, pour la reconstitution paléoenvironnementale d'habitats péri-lacustres (LUNDSTRÖM-BAUDAIS, 1982, MAGNY *et al.*, 2006) ou l'étude d'aménagements humains associés à l'évolution du réseau hydrographique (ALLINNE *et al.*, 2006)

1.5– Classification et répartition des taxons actuels

Il est communément admis que les Charophytes actuelles ne constituent qu'une seule famille, les **Characeae**, incluse dans l'ordre des **Charales** et dans la classe des **Charophyceae**. Le niveau d'insertion du phylum dans le système nomenclatural classique est discuté, certains auteurs proposant la création d'une division particulière des **Charophyta**, d'autres les intégrant à la division des **Chlorophyta**, regroupant l'ensemble des algues vertes.

Comme on l'a indiqué précédemment (§ 1.3), les Characées contemporaines paraissent provenir d'une branche particulière d'un groupe dont la diversification a surtout opéré durant le Paléozoïque et pour lequel de nombreuses familles fossiles ont été créées (FEIST *et al.*, 2005).

Le nombre d'espèces contemporaines est difficile à évaluer, l'interprétation des taxons ayant beaucoup varié d'un auteur à l'autre ; de nombreuses espèces décrites par les premiers auteurs ont été reléguées au rang de variété ou de forme à l'occasion du travail de compilation mondiale mené par WOOD & IMAHORI (1964, 1965). R. D. Wood ne reconnaît que 107 « macro-espèces » déclinées en 395 « micro-espèces » ayant généralement le rang de forme dans son système. Mais les macro-espèces de R. D. Wood sont issues d'une conception très agglomérative dans laquelle des taxons sensiblement différents sur les plans morphologiques, écologiques ou chorologiques peuvent être réunis sous la même entité spécifique. Ainsi la macro-espèce *Chara globularis* intègre une trentaine de micro-espèces dont *Chara globularis sensu stricto* (sous *Ch. globularis* var. *globularis* f. *globularis*), *Ch. aspera* (*Ch. globularis* var. *aspera* f. *aspera*) et *Ch. strigosa* (*Ch. globularis* var. *aspera* f. *strigosa*). Dans l'ensemble, les taxons de niveau spécifique cités dans la littérature actuelle s'approchent plutôt des micro-espèces de R. D. Wood. On peut donc estimer que la diversité actuelle du groupe correspond approximativement à 400 espèces connues. KHAN (1991) avance le nombre de 440 taxons pour le Monde en précisant que les flores des continents africain et sud-américain restent encore méconnues.

Les Charophytes modernes forment donc un groupe très restreint comparé, par exemple, à celui des Marchantiophytes (= Hépatiques) ou à celui des Bryophytes *sensu stricto* qui comptent respectivement de l'ordre de 9 000 et 15 000 espèces.

Le groupe est cosmopolite, mais d'après CORILLION (1957) on ne recense qu'un nombre limité d'espèces à distribution mondiale (*Chara vulgaris*, *Ch. contraria*, *Ch. globularis*, *Ch. braunii*, *Nitella hyalina*, *N. opaca*). Les Characées sont plus généralement des endémiques à l'échelle continentale (KAHN, 1991), chaque grande région du globe étant caractérisée par un cortège propre. Les diverses sections du genre *Chara* (*Desvauxia*, *Chara*, *Grovesia*) sont, par exemple, inégalement représentées dans le monde et le sous-genre *Charopsis* est plus diversifié en Inde et en Asie qu'en Europe ou en Amérique. Cet endémisme à large échelle se combine avec des endémismes plus locaux : la péninsule ibérique, par exemple, héberge un certain nombre d'espèces propres (CORILLION, 1957) et *Chara ohridana* Kostic est, à l'heure actuelle, connue d'une seule localité, le lac d'Ohrid sur la frontière de l'Albanie et de la Macédoine (KRAUSE, 1997). Il existe également un micro-endémisme portant sur des taxons infra-spécifiques ; citons *Chara strigosa* var. *longispina* (= *Ch. jurensis* Hy), taxon endémique du massif jurassien.

KAHN (1991) compte 91 taxons dans la zone européenne tandis que KRAUSE (1997) répertorie 53 taxons de niveau spécifique pour la flore méditerranéenne. La France en héberge 42. On peut avancer le chiffre d'une trentaine d'espèces pour le Nord-Est.

La famille des *Characeae* est divisée en deux tribus :

- les **Chareae**, avec 4 genres : *Chara*, *Nitellopsis*, *Lamprothamnium* et *Lychnothamnus* ;
- les **Nitelleae**, avec 2 genres : *Nitella* et *Tolypella*.

Le tableau I situe les espèces mentionnées dans le guide relativement au système de R. D. Wood ; la dénomination des espèces est principalement reprise de KRAUSE (1997).

Tableau I : taxonomie des Charophytes du nord-est de la France ; l'espèce *Chara canescens* et les genres *Lamprothamnium* et *Lychnothamnus*, absents de la zone d'étude, sont mentionnés pour rendre plus explicite la logique globale du système. *Chara denudata*, taxon acortiqué, ne trouve pas facilement sa place dans le schéma de R. D. Wood établi sur des critères plus morphologiques (cortication) que phylogéniques ; elle y est néanmoins interprétée comme une variété de *Chara vulgaris* (*Chara vulgaris* var. *denudata* [A. Br.] R. D. W., 1962).

Tribu	Sous-tribu	Genre	Ss-Genre	Section	Ss-section	Espèce
Chareae	Charinae	Chara	Chara	(Desvauxia)		<i>(Chara canescens)</i>
				Chara	Chara	<i>Chara tomentosa</i>
						<i>Chara vulgaris</i>
						<i>Chara contraria</i>
						<i>Chara denudata ?</i>
				Grovesia	Hartmania	<i>Chara intermedia</i>
						<i>Chara polyacantha</i>
						<i>Chara major</i>
				Charopsis		<i>Chara rudis</i>
						<i>Chara globularis</i>
<i>Chara delicatula</i>						
						<i>Chara strigosa</i>
						<i>Chara aspera</i>
						<i>Chara curta</i>
						<i>Chara braunii</i>
						<i>(Lamprothamnium)</i>
						<i>(Lychnothamnus)</i>
						<i>(Lychnothamnus barb.)</i>
	Nitellopsinae	Nitellopsis				<i>Nitellopsis obtusa</i>
Nitelleae		Nitella	Nitella	Nitella		<i>Nitella flexilis</i>
						<i>Nitella opaca</i>
			Tieffallenia	Rajia		<i>Nitella syncarpa</i>
						<i>Nitella capillaris</i>
						<i>Nitella mucronata</i>
						<i>Nitella batrachosperma</i>
						<i>Nitella gracilis</i>
						<i>Nitella tenuissima</i>
						<i>Nitella hyalina</i>
						<i>Nitella translucens</i>
Tolypella	Tolypella		<i>Tolypella glomerata</i>			
			<i>Tolypella prolifera</i>			
		Rothia	<i>Tolypella intricata</i>			

1.6– Morphologie et vocabulaire descriptif illustré

S'agissant d'un groupe très singulier, la description des taxons a engendré un vocabulaire descriptif qu'il est nécessaire de connaître pour accéder aux flores et à la littérature spécialisée. Les principaux traits morphologiques des Characées sont illustrés ci-après à partir

d'une espèce commune du genre *Chara*, *Chara vulgaris* L. Les caractères distinctifs des quatre genres sont ensuite décrits à partir d'un taxon représentatif.

1.6.1– Genre *Chara*, organisation générale

Les Characées sont caractérisées par une architecture modulaire, formée d'un **axe dressé** composé d'une alternance de **nœuds (N)** et d'**entrenœuds (eN)**, mis en place par l'activité d'une **cellule apicale**. Les nœuds constituent le point d'insertion de **rameaux** ou **phylloïdes** dont la disposition en verticilles (**V**) motive le nom de « lustrés d'eau » parfois utilisé pour les Characées et surtout pour le genre *Chara*. Les rameaux (**r**) portent l'**appareil reproducteur** (oogones et anthéridies). À la base, l'axe se transforme en un **système rhizoïdien** assurant la fixation dans le substrat. Les individus mesurent communément entre 10 et 30 cm, mais il existe des taxons très petits (quelques cm) et, chez les grandes espèces, des individus atteignant jusqu'à 2 m.

Entrenœuds : ils sont formés d'une seule cellule géante qui peut être longue de 10-15 cm, voire 25 cm chez les plus grandes espèces !

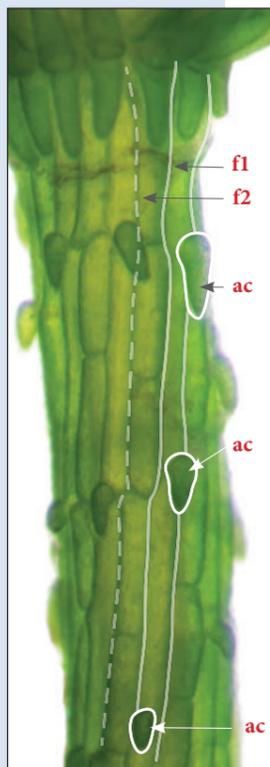
Nœuds : ils sont mis en place par une série de cloisonnements produisant un disque de cellules centrales entouré d'un anneau de cellules (CORILLON, 1957) ; ces cellules périphériques produisent une série de ramifications à croissance limitée, nommées **pleuridies** chez les algues.

La structure formée par l'axe et les pleuridies est assimilable à un **cladome** tel qu'on le trouve chez divers groupe d'algues évoluées. L'appareil végétatif des Characées est nommé indifféremment « **thalle** » ou « **fronde** ».

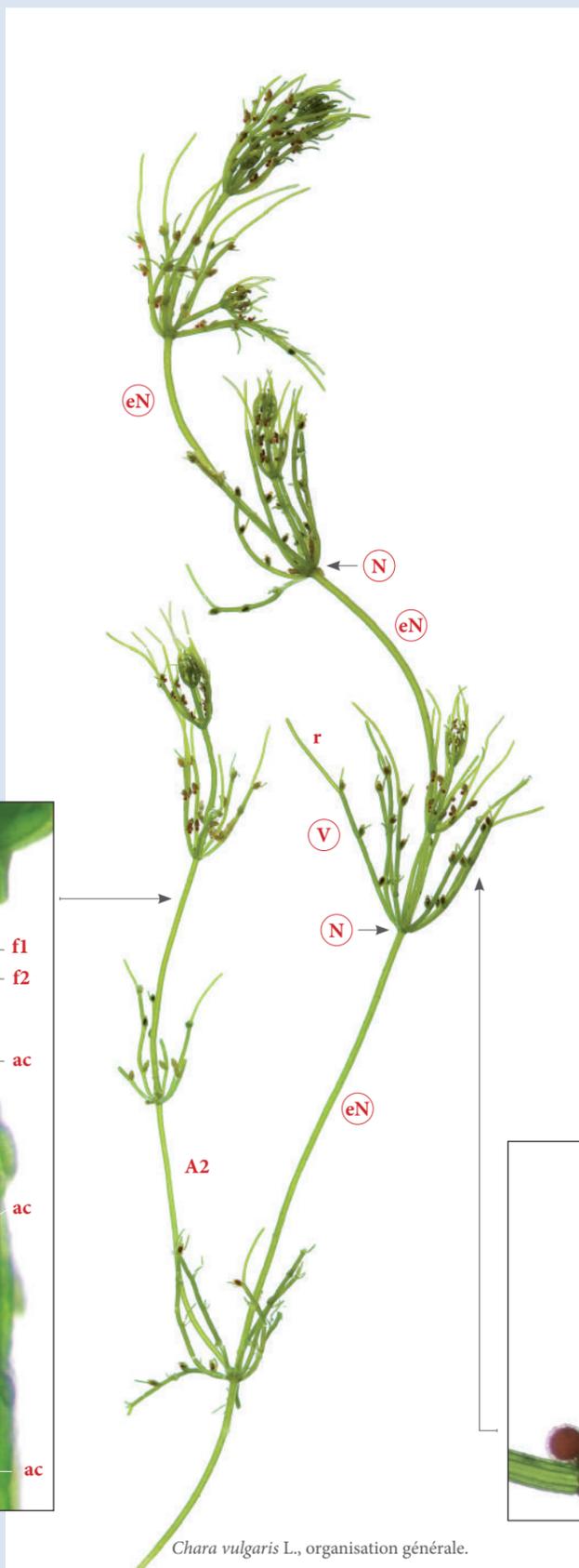
Les individus peuvent se ramifier grâce au développement d'axes secondaires semblables à l'axe principal. Dans la tribu des *Chareae*, il n'est produit qu'un **seul axe secondaire (A2)** par nœud.

Cortication

– **filaments corticants** : également appelés **polysiphons**, ces pleuridies se présentent sous la forme de filaments pluricellulaires qui s'accroissent en demeurant plaqués contre la cellule de l'entrenœud et la revêtent d'un **cortex**. Deux filaments sont émis au regard du point d'insertion de chaque rameau, l'un s'accroissant vers le haut, l'autre vers le bas ; chaque entrenœud porte ainsi un revêtement de (6)-8-(12) filaments (autant que de rameaux), chacun issu de la rencontre d'un filament provenant du verticille supérieur et d'un filament provenant du verticille inférieur. Ces filaments, directement issus des nœuds, sont appelés filaments **primaires (f1)**. Les filaments corticants primaires sont eux-mêmes composés d'une succession de nœuds (cellules courtes) et d'entrenœuds (cellules longues). Les nœuds comportent 4 cellules dont 1 centrale et 3 péricentrales (CORILLON, 1975) ; ils peuvent émettre des extensions monocellulaires, les **acicules (ac)** mais aussi, chez de nombreux taxons, des **filaments secondaires (f2)** latéraux.



Chara vulgaris L., cortication diplostique aulacanthée. ↗

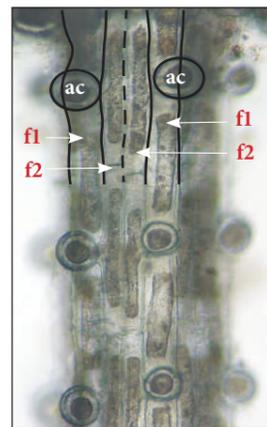


Chara vulgaris L., organisation générale.

Il en résulte divers types d'organisation du cortex à l'origine des sections du genre *Chara* :

– section *Desvauxia* ou *Chara* haplostiques : les filaments primaires n'émettent pas de filaments secondaires et le nombre de filaments corticants est égal au nombre de rameaux ; le cortex est dit « **haplostique** ». Cette section est surtout représentée, en France, par *Chara canescens*, espèce halophile, absente du territoire étudié.

– section *Chara* ou *Chara* diplostiques : les nœuds des filaments corticants primaires donnent naissance, de chaque côté, à de courts **filaments corticants secondaires** latéraux ; ceux-ci s'emboîtent de telle sorte qu'un filament secondaire, intercalaire entre deux filaments primaires, est formé, alternativement, d'éléments issus du filament primaire de droite et du filament primaire de gauche. Le nombre de filaments corticants est double de celui des rameaux et le cortex est dit « **diplostique** ».

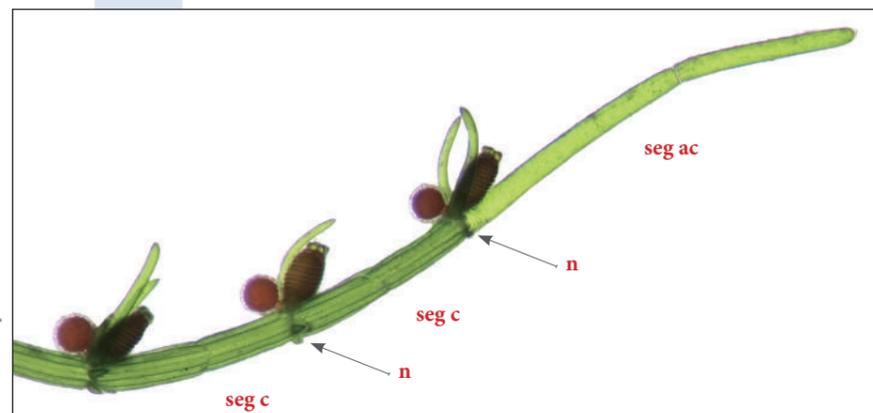


↑ *Chara delicatula* Ag., cortication triplostique.

– section *Grovesia* ou *Chara* triplostiques : les filaments corticants primaires émettent, de chaque côté, des **filaments corticants secondaires** allongés qui flanquent le filament primaire sur toute sa longueur. Les filaments primaires sont ainsi séparés par **deux filaments intercalaires**, l'un issu du filament primaire de droite, l'autre issu du filament de gauche. Le nombre de filaments corticants est triple de celui des rameaux et le cortex est dit « **triplostique** ».

La cortication présente fréquemment une légère torsion en spirale. **Les filaments secondaires ne portent jamais d'acicules** ; il est donc aisé, lorsque les acicules sont développées, d'identifier les filaments primaires et d'en déduire le type de cortication en comptant le nombre de filaments intercalaires dépourvus d'acicules.

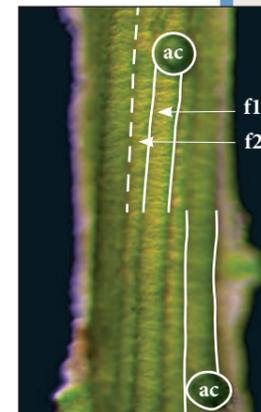
Néanmoins, des irrégularités dans le développement de la cortication sont connues chez certains taxons. *Chara strigosa* peut présenter des formes triplostiques ou diplostiques ; chez la variété *longispina*, les filaments secondaires ne se développent pas ou très incomplètement si bien que la plante peut apparaître haplostique ; toutefois, l'espace potentiellement occupé par les filaments secondaires reste vide, laissant apparaître la cellule centrale, alors que chez une espèce fondamentalement haplostique comme *Ch. canescens*, les filaments primaires sont contigus. *Ch. contraria* est également connue pour développer des formes à cortication plus ou moins incomplète. *Ch. denudata*, dont la cortication est vestigiale, pourrait en dériver.



La plupart des taxons européens du genre *Chara* sont cortiqués mais il existe aussi un petit nombre de taxons totalement acortiqués, *Chara braunii* étant l'espèce la plus répandue.

Le développement relatif des filaments primaires et secondaires joue un rôle important dans le diagnostic des taxons :

- lorsque le filament primaire est plus large et plus épais que les filaments secondaires, les acicules sont proéminentes et la cortication est dite « **tylacanthée** » ;
 - chez certains taxons, principalement diplostiques, les filaments secondaires sont plus développés et plus épais que les primaires ; dans ce cas, les acicules semblent insérées au fond d'un sillon et la cortication est dite « **aulacanthée** » ;
 - quand les filaments se développent de manière à peu près égale, ce qui est souvent le cas chez les taxons triplostiques, la cortication est dite « **isostique** ».
- Le type de cortication est souvent plus contrasté et plus lisible au niveau des 2-3 plus jeunes entrenœuds alors qu'il tend à devenir isostique au niveau des entrenœuds anciens. Toutefois, la cortication est souvent immature et atypique dans les très jeunes entrenœuds.



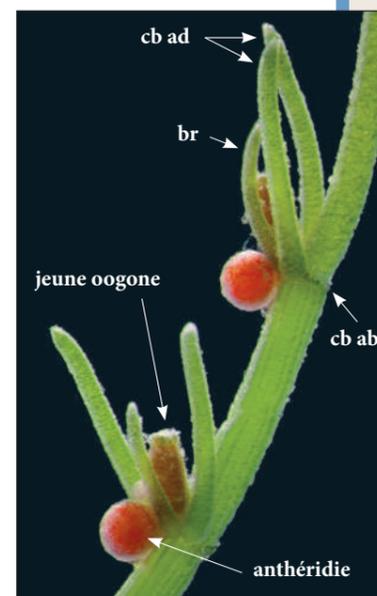
↑ *Chara contraria* Ag., cortication diplostique tylacanthée.

Rameaux

– **rameaux (r)** : fréquemment dénommés **phylloïdes**, plus rarement rayons (ou « feuilles » dans la littérature ancienne), ils sont issus de la division des cellules périphériques des nœuds ; ils sont groupés en **verticilles (V)**, en nombre variable, de 6 à 12, le plus souvent autour de 8. Dans la tribu des *Chareae*, ils sont simples et formés d'une série d'articles (ou segments) pluricellulaires (**seg**). Les articles sont habituellement composés de plusieurs cellules et séparés par des nœuds (**n**).

Chez la plupart des espèces du genre *Chara*, les rameaux sont cortiqués de la même manière que l'axe (**seg c**), les 1 à 3 derniers segments étant fréquemment acortiqués (**seg ac**) et la cellule terminale toujours nue. Certains taxons présentent un axe cortiqué et des rameaux tous acortiqués (*Ch. gymnophylla*) ou un mélange de rameaux partiellement cortiqués et totalement acortiqués (*Ch. vulgaris* f. *longibracteata*).

Dans la tribu des *Chareae*, les nœuds des phylloïdes produisent des extensions unicellulaires allongées, les **cellules-bractées (cb)**, habituellement au nombre de 5 (4 à 6), insérées en verticilles asymétriques, les adaxiales (= antérieures ou ventrales, **cb ad**) étant mieux développées que les abaxiales (= postérieures ou dorsales, **cb ab**) souvent très réduites. Les cellules-bractées encadrent les gamétanges au niveau des nœuds fertiles ; elles sont accompagnées de 2 **bractéoles (br)**, insérées sur l'axe de l'anthéridie, qui sous-tendent l'oogone. Chez les plantes femelles des taxons dioïques, l'anthéridie est remplacée par une cellule-bractée surnuméraire, placée entre les deux bractéoles, la **bractée accessoire**.



↑ *Chara vulgaris* L., gamétanges, cellules-bractées et bractéoles ; les cellules-bractées abaxiales (**cb ab**) sont ici réduites à de simples papilles.

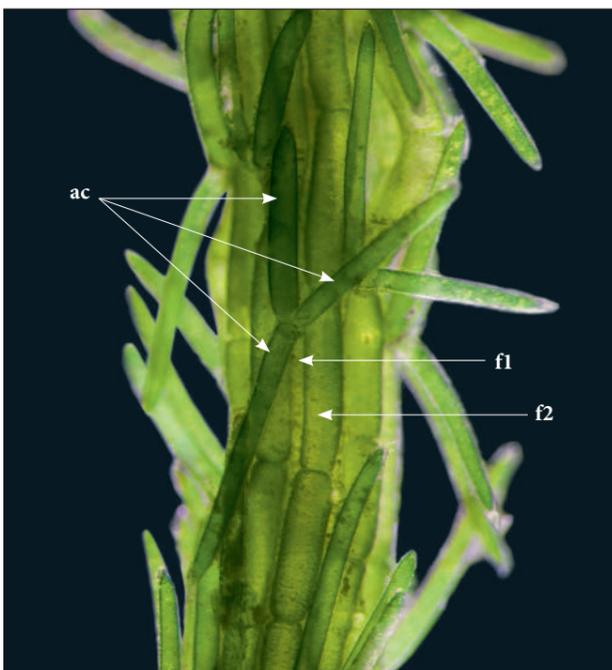
Stipulodes et acicules

– **stipulodes (st)** : ces extensions unicellulaires forment une sorte de collerette à la base des rameaux. Dans le sous-genre *Chara*, qui regroupe la plupart des *Chara* européennes, ils sont disposés en deux séries superposées (**st sup**, **st inf**), à raison de deux paires par rameau, en alternance avec ceux-ci. Dans le sous-genre *Charopsis* (*Chara braunii*) et dans les genres *Lamprothamnium* et *Lychnothamnus*, ils sont disposés sur un seul rang.



↑ *Chara vulgaris* L., stipulodes (st) agencés par paires intercalées entre les rameaux.

– **acicules** : comme indiqué précédemment, ce sont des appendices monocellulaires issus des nœuds des filaments corticants ; elles peuvent être diversement développées, réduites à de simples papilles, voire absentes, ou allongées en aiguillons dépassant le diamètre de l'axe ; la plante paraît alors plus ou moins **hispide**. Elles peuvent être **solitaires** ou groupées en **faisceaux** de 2 à 4. Dans les jeunes entrenœuds, les acicules supérieures sont souvent inclinées vers le bas alors que les inférieures sont redressées vers le haut.



↑ *Chara major* Vaillant, acicules groupés en faisceaux ; cortication diplostique nettement aulacanthée, les acicules paraissant implantées le long de sillons.

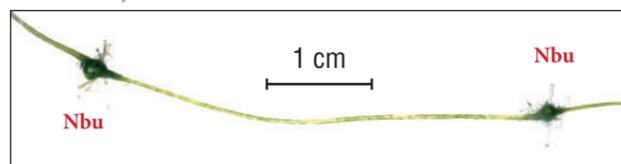
Rhizoïdes et bulbilles

– **rhizoïdes** : les Characées sont ancrées, de manière superficielle, dans le substrat par des **rhizoïdes** composés de filaments multicellulaires à parois obliques, ramifiés et translucides. En dehors de leur rôle de fixation, ils participeraient à l'absorption des nutriments, plus particulièrement l'ammonium, dilués dans l'eau interstitielle des sédiments (VERMEER *et al.*, 2003 in BOISSEZON, 2008).

– **bulbilles** : beaucoup d'espèces de Characées sont capables de développer, occasionnellement, en fin de saison, des bulbilles de forme irrégulière au niveau des nœuds inférieurs (**Nbu**). Certaines espèces édifient, de manière plus constante, des bulbilles typiques à valeur diagnostique :

- *Chara aspera* forme des bulbilles rhizoïdiens monocellulaires, d'un blanc pur, en forme de ballonnets, gonflés d'amidon, bien repérables sur les fonds vaseux ;
- *Chara fragifera* développe des bulbilles multicellulaires en forme de fraise ;
- *Nitellopsis obtusa* (= *N. stelligera*) est caractérisé par ses bulbilles blanchâtres en forme d'étoile. Les bulbilles participent à la dissémination de la plante et servent également d'organes de réserve et de résistance permettant aux peuplements de passer l'hiver.

↑ *Chara major* Vaillant, nœuds inférieurs.



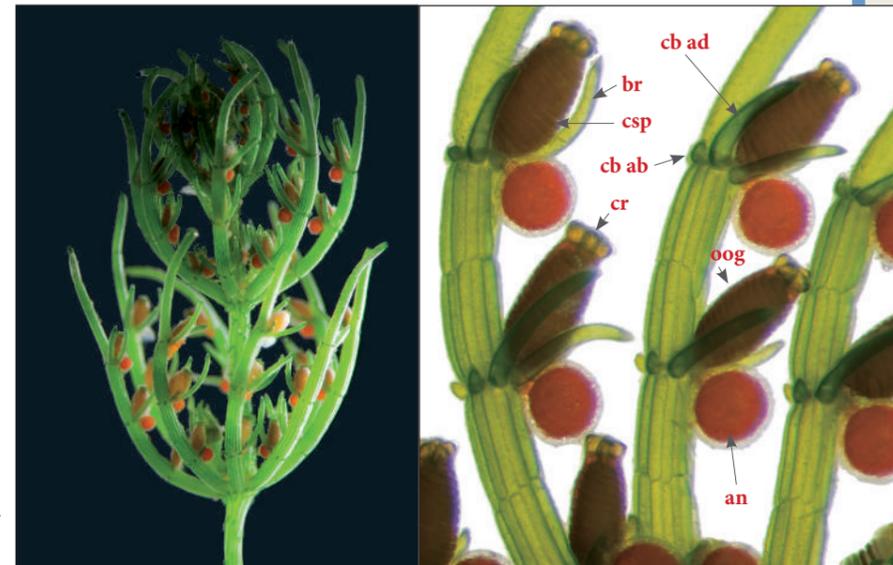
↑ *Chara aspera* Deth. ex Willd., bulbilles en ballonnets.

Gamétanges

– **gamétanges** : les gamétanges proviennent de la différenciation de petits cladomes spécialisés. On peut d'ailleurs observer, dans certaines populations tératologiques la substitution des gamétanges par la réitération d'axes végétatifs réduits. L'architecture de ces gamétanges est très caractéristique du groupe.

Dans la tribu des *Chareae*, les gamétanges sont insérés sur les premiers nœuds des rameaux, à l'aisselle des cellules-bractées. Chez les taxons monoïques, les anthéridies sont disposées sous les oogones.

Chara vulgaris L., verticilles fertiles portant de nombreux gamétanges.



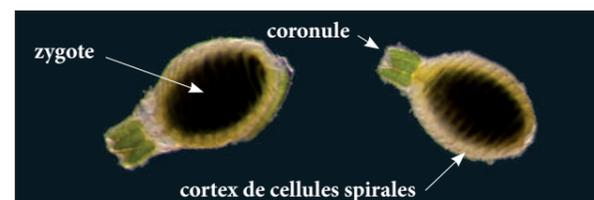
↑ *Chara vulgaris* L., rameaux fertiles, détails.

– **anthéridie (an)** (ou globule) : le gamétange mâle des Characées est un organe très complexe et très original. Il se présente, chez la plupart des espèces, sous la forme d'un volume octaédrique à sphérique, de 0,2 à 1,5 mm de diamètre, délimité par 8 plaques triangulaires nommées « écussons », colorées en orange par des carotènes. Les écussons sont soutenus par des cellules, les **piliers** (ou **manubrium**), qui convergent vers une masse centrale de **capitules**. Les capitules donnent naissance à une pelote de filaments pluricellulaires, les **spermatocystes**. Une anthéridie contient normalement 6 bouquets de 4 spermatocystes par écusson, soit 192 spermatocystes. On dénombre de 50 à 200 logettes par filament. Chaque logette d'un spermatocyste produit un spermatozoïde hélicoïdal muni de deux flagelles (CORILLION, 1975).



↔ *Chara vulgaris* L., anthéridie ouverte montrant les filaments des spermatocystes.

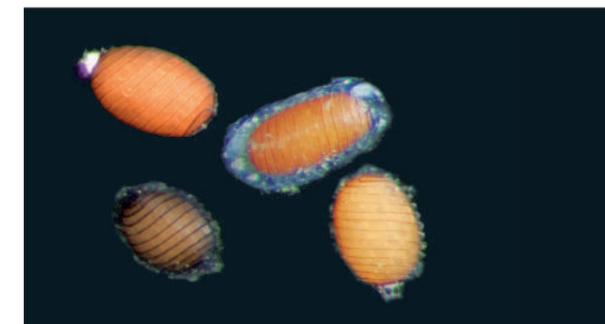
– **oogone (oog)** (ou nucule) : le gamétange femelle, de forme cylindrique durant sa jeunesse, devient ellipsoïde à ovoïde à maturité. Selon les espèces, il mesure de 0,3 à 1,4 mm de long sur 0,2 à 1,1 mm de section. La partie centrale est formée d'une grande cellule sexuelle, l'oosphère, accompagnée d'une ou de plusieurs cellules sœurs. Elle est encadrée de 5 pleuridies spécialisées, chacune comportant une cellule très allongée, enroulée en hélice vers la gauche. Ces **cellules spirales (csp)** composent le cortex qui revêt l'oosphère. Dans la tribu des *Chareae*, ces pleuridies se terminent par un rang de 5 cellules individualisées assemblées en une petite couronne, la **coronule (cr)**.



↑ *Chara contraria* Ag., oogones matures.

Oospores

– **oospore** : l'oospore abrite un zygote issu de la fécondation de l'oogone. La maturation de l'oospore s'accompagne d'un épaississement et d'une pigmentation des parois, suivis d'une abrasion de la partie externe des cellules spiralées. La partie interne subsiste sous la forme d'une ornementation spiralée gravée en creux, séparée par des crêtes. Celles-ci forment des saillies plus ou moins prononcées, développées en ailes chez certaines *Nitella*. La membrane porte des ornementations de formes diverses (ponctuations, granulations, réticulations...) visibles à fort grossissement (x 500). Ces ornementations servent de caractère diagnostique pour la reconnaissance de certains taxons difficiles de *Nitella*.



↑ *Chara vulgaris* L., oospores à divers stades d'abrasion du cortex.



Chara vulgaris L., individu tératologique chez lequel les gamétanges sont remplacés par la réitération d'axes végétatifs ; à gauche : aspect général ; à droite : détail d'un rameau.

1.6.2– Genre *Nitellopsis*



Nitellopsis obtusa (Desv. in Lois.) J. J. Gr., organisation générale.

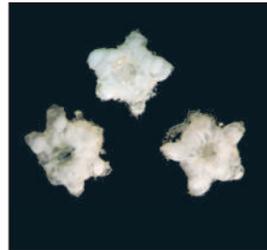
Le genre *Nitellopsis*, avec une seule espèce, *Nitellopsis obtusa* (Desv. in Lois.) J. J. Gr., reprend l'architecture générale du genre *Chara*. Il en diffère par :

- des axes totalement acortiqués, translucides, et sans acicules, la plante évoquant une Nitelle ;
 - l'absence de stipulodes (différence avec les *Chara* acortiqués) ;
 - des cellules-bractées présentes mais habituellement groupées par 2 et allongées (possibilité de confusion avec les rayons secondaires de certaines Nitelles) ;
 - des bulbilles typiques, en forme d'étoile.
- La disposition des gamétanges est similaire à celle des *Chara* mais l'espèce est rarement fertile ou représentée par des populations unisexuées.



← *Nitellopsis obtusa* (Desv. in Lois.) J. J. Gr., axe et rameaux acortiqués.

↕ *Nitellopsis obtusa* (Desv. in Lois.) J. J. Gr., bulbilles.



← *Nitellopsis obtusa* (Desv. in Lois.) J. J. Gr., cellules-bractées (cb) et anthéridies (an).

1.6.3– Genre *Nitella*



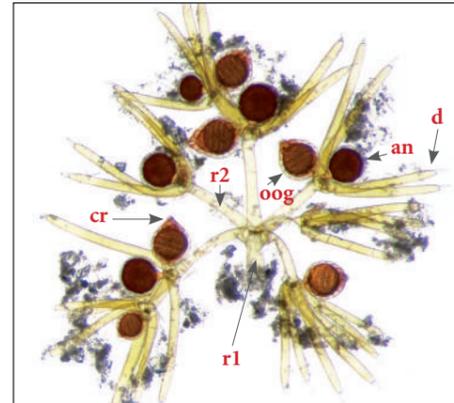
Nitella flexilis (L.) Ag., organisation générale.

Les *Nitella* s'identifient par les traits morphologiques suivants :

- des axes totalement acortiqués, d'aspect souvent translucide, dépourvus d'acicules ;
- pas de stipulodes ;
- 2 axes secondaires potentiels par nœud ;
- des rameaux divisés (r) de manière récurrente en « rayons » successifs de même ordre (rayon primaire (r1), secondaires (r2), tertiaires (r3)...) composés d'articles monocellulaires à l'exception des rayons terminaux, dénommés « dactyles » (d) qui peuvent être uni ou pluri-cellulaires ;
- une coronule (cr) formée de 10 cellules disposées en 2 rangs ;
- des gamétanges insérés à l'aisselle des bifurcations des rayons (pas de cellules-bractées ou de bractéoles) ;
- des anthéridies situées au-dessus des oogones chez les espèces monoïques ;
- des oogones et des oospores plus globuleuses que chez les *Chara* et comprimées latéralement.



Nitella flexilis (L.) Ag., axe et rameaux acortiqués.

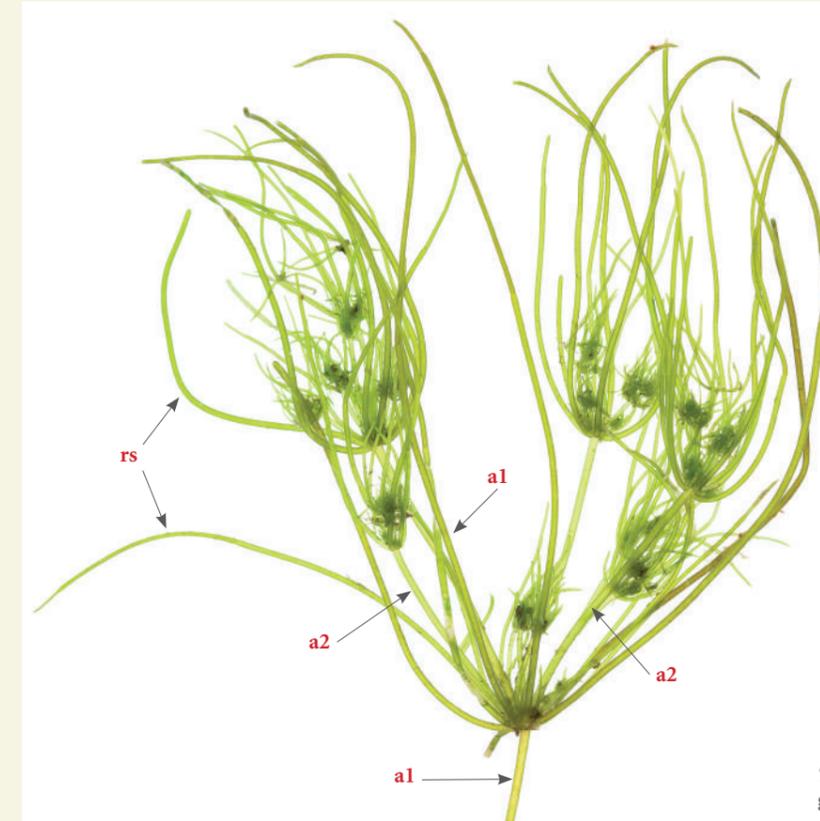


↕ *Nitella hyalina* (A. Br.) Miq., rameau fertile : r1, rayon primaire ; r2, rayon secondaire ; d, rayon tertiaire et terminal = dactyle ; dactyles bicellulaires ; anthéridie (an) surmontant l'oogone (oog) du même nœud.

↕ *Nitella flexilis* (L.) Ag., oospores.



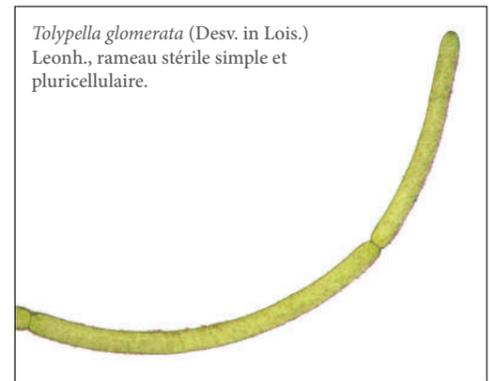
1.6.4– Genre *Tolypella*



Tolypella prolifera (Ziz ex A. Br.) Leonh., organisation générale (a1 : axe primaire, a2 : axes secondaires).

Les *Tolypella* partagent un ensemble de traits communs avec les *Nitella* :

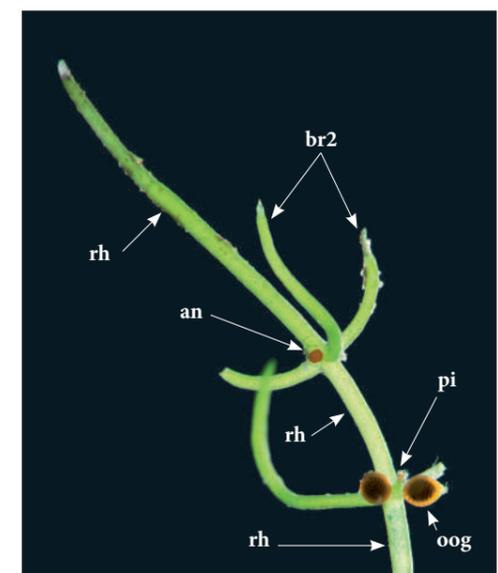
- axes totalement acortiqués, pas d'acicules ;
 - pas de stipulodes
 - coronule formée de 10 cellules en 2 rangs.
- Elles s'en distinguent par :
- de nombreux axes secondaires (a2) potentiels par nœud (d'où l'aspect buissonnant des plantes) ;
 - des rameaux stériles (rs) souvent simples, pluricellulaires ;
 - des rameaux fertiles différenciés en un axe primaire, le rachis, pluricellulaire, portant un ou plusieurs étages de branches secondaires pluricellulaires ;
 - des oogones et des oospores non comprimés.



Tolypella glomerata (Desv. in Lois.) Leonh., rameau stérile simple et pluricellulaire.

Tolypella prolifera (Ziz ex A. Br.) Leonh., → organisation d'un rameau fertile ; rh : rachis ; br2 : branches secondaires ; an : anthéridie ; pi : pédicelle d'anthéridie caduque ; oog : oogone.

Tolypella prolifera (Ziz ex A. Br.) Leonh., tête fertile composée d'un enchevêtrement de rameaux fertiles. ↴



↴ *Tolypella prolifera* (Ziz ex A. Br.) Leonh., oospore.

1.7– Cycle de développement et dissémination

Le développement des Charophytes se déroule selon un cycle dit « haplophasique », dans lequel la phase **haploïde est largement dominante** et la phase **diploïde extrêmement réduite, limitée à l'oospore**.

Au regard du groupe-frère des Embryophytes, on peut l'interpréter comme un mode archaïque issu de l'héritage algal ; l'évolution des Embryophytes s'oriente vers une réduction de plus en plus accentuée de la phase haploïde au profit de la phase diploïde. Relativement à cette tendance, les Bryophytes marquent une étape intermédiaire avec leur sporophyte diploïde se développant en greffon sur le gamétophyte haploïde. On peut considérer que les Charophytes initient ce processus avec la rétention du gamète femelle, l'oogone, sur le gamétophyte (**oogamie**). L'oogone croît énormément et accumule des réserves amylacées et lipidiques via le gamétophyte jusqu'à la fécondation (GUERLESQUIN, 1987). Cependant, l'oospore, issue de la fécondation de l'oogone, se libère dès sa maturité et on n'assiste pas, chez les Charophytes, à l'individualisation d'un vrai sporophyte.

Les oospores, souvent produites en très grande quantité, se détachent à maturité pour être ensevelies dans le sédiment où elles peuvent rester en dormance plusieurs années (jusqu'à 6-8 ans). Les facteurs permettant la levée de dormance varient en fonction des taxons et de leur adaptation aux fluctuations du biotope ; l'efficacité des variations hydriques (phases de dessiccation et d'enneigement) ou thermiques (effet des températures hivernales) a été montrée chez certaines espèces.

Souvent très abondantes, de très petite taille (moins d'un millimètre de long) et très résistantes, les oospores sont un moyen de dissémination efficace, secondé par d'autres modes de propagation, par bulbilles ou par boutures. Les oospores peuvent être disséminées de proche en proche dans les réseaux d'étangs via les émissaires. Dans les dépendances des grands cours d'eau, les périodes de crue, en reconnectant les réseaux de bras morts, favorisent les échanges ; les bassins-versants peuvent ainsi acquérir une certaine individualité affirmée par des cortèges particuliers de taxons (CORILLION, 1957). Les connexions dans les ensembles lacustres sont surtout assurées par les oiseaux d'eau, par voie externe (diaspores fixées aux palmes ou aux plumes) et, surtout, par voie interne ; une proportion importante des oospores semble supporter le passage dans le tractus digestif des oiseaux herbivores en conservant leur pouvoir germinatif (PROCTOR, 1962). Des relations synergiques ont été constatées entre l'évolution des peuplements lacustres de Characées et l'effectif des populations de la Nette rousse, espèce consommant préférentiellement les Characées et les Potamots (MAUMARY *et al.*, 2007).

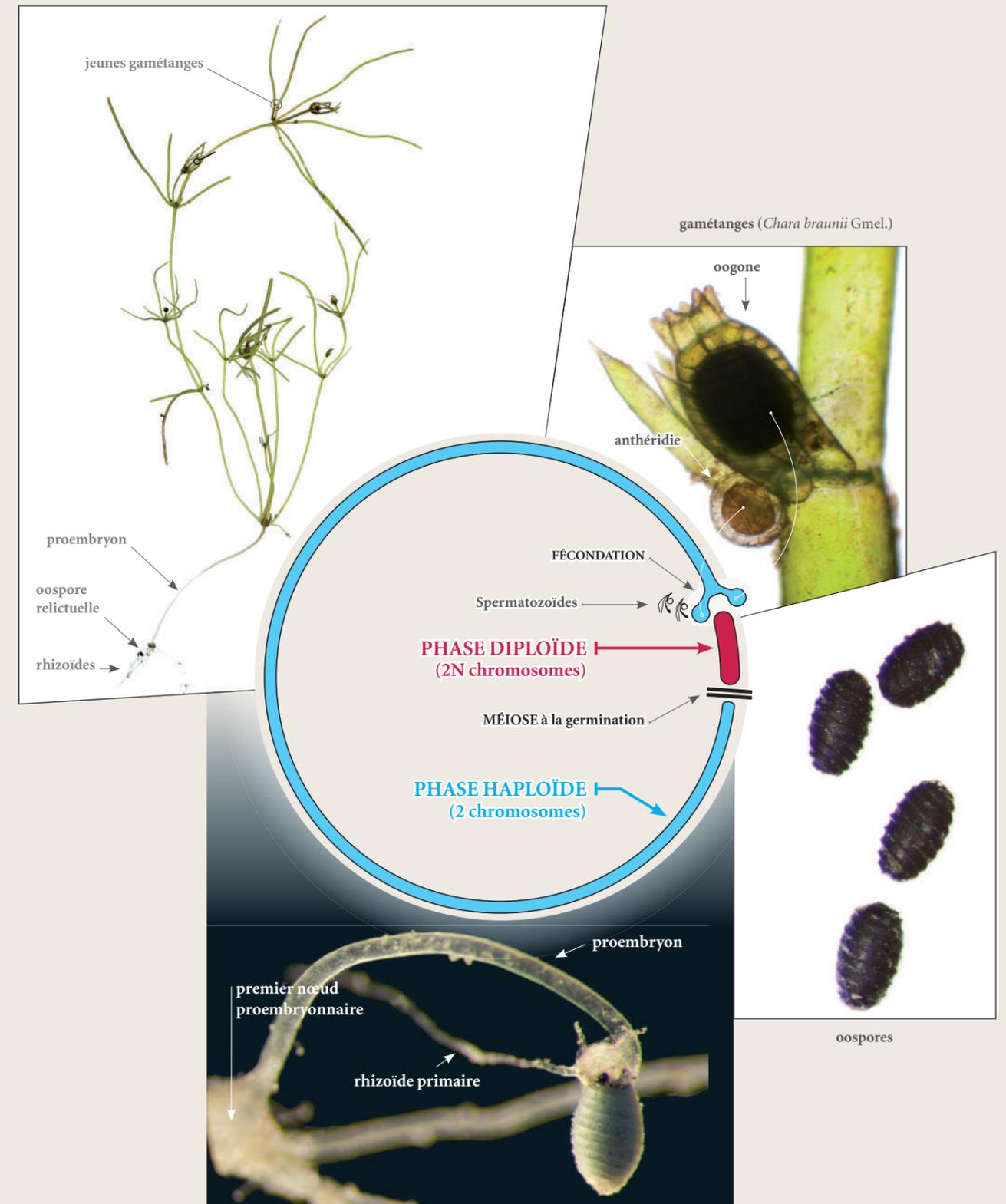
Après la levée de la dormance, le zygote diploïde subit une méiose très précoce dès sa germination. Celle-ci produit un **proembryon** filamenteux multicellulaire unisériel muni de rhizoïdes unicellulaires (GUERLESQUIN, 1987). Les jeunes cladomes se différencient au niveau des nœuds du proembryon. Cette phase rappelle le premier stade de développement des Bryophytes durant lequel un **protonéma** fugace produit les premiers axes du gamétophyte. Chez les Charophytes, le proembryon persiste assez longtemps et il est possible d'observer des individus bien développés portant encore leur oospore initiale.

Le nombre chromosomique de base est peu élevé chez les Charophytes : 7 pour la tribu des *Characeae*, 3 pour le genre *Nitella* (GUERLESQUIN, 1987). Mais la **polyploïdie** est très répandue et produit une large variabilité des garnitures chromosomiques : on dénombre de 14 à 70 chromosomes dans le genre *Chara*, 14 à 63 chez *Lamprothamnium*, 6 à 48 chez *Nitella*, 8 à 50 chez *Tolypella* (GUERLESQUIN, 1987). Les espèces elles-mêmes sont fréquemment représentées par diverses populations génétiques ou races cytologiques ; pour *Chara globularis*, par exemple, on recense les nombres suivants : 16, 18, 20, 24, 28 et 32 (KRAUSE, 1997). *Chara zeylanica* possède 28, 42, 56 ou 70 chromosomes selon les régions du globe (CORILLION, 1975). Cette variabilité intraspécifique peut expliquer la diversité des formes décrites chez certains taxons.

Des cas d'**apomixie** sont connus, l'exemple de *Chara canescens* étant souvent cité. Cette espèce est uniquement représentée par des plantes femelles en Europe occidentale ; les populations bisexuées sont restreintes à un secteur de l'Europe méridionale et orientale, en périphérie de la Mer Adriatique, dans le bassin du Danube et près de la mer Caspienne (CORILLION, 1957 ; SCHUBERT & BLINDOW, 2003).

Quelques cas d'hybridation sont rapportés mais le phénomène semble rare (ou méconnu ?) chez les Charophytes.

jeune thalle de *Chara denudata* A. Br.



Chara sp., germination de l'oospore

1.8– Écologie et phytosociologie

Les Characées colonisent des **eaux stagnantes à faiblement courantes**, constituant soit des peuplements purs (souvent très recouvrants) soit des herbiers mixtes comprenant des espèces vasculaires à feuilles immergées et à feuilles flottantes.

Elles sont des virtuoses dans l'exploitation de **luminosités minimales**. Certaines espèces, notamment *Chara tomentosa*, descendent à 30 ou 40 m de profondeur dans des lacs oligotrophes et captent une lumière radicalement affaiblie, par l'absorption dans l'eau d'abord, par une gaine de cristaux de carbonate ensuite. En effet, l'incrustation des plantes, provoquée par l'assimilation du gaz carbonique, filtre jusqu'à 99% d'une intensité déjà réduite par la profondeur. De telles stations en eau très profonde sont cependant fort rares aujourd'hui. L'eutrophisation des lacs en a augmenté la turbidité, provoquant la « remontée des *Chara* ». Cette remontée n'est qu'apparente, bien entendu ; elle correspond plutôt à la disparition des anciennes ceintures situées à 5 ou 10 m de profondeur, et à la présence relictuelle des *Chara* sur le haut de la beine. La luminosité peut être très faible également sous des strates denses de feuilles flottantes ou alors, en milieu tourbeux, en raison de flocons humiques (dans ces deux derniers cas, la « virtuose » la plus performante s'appelle *Nitella flexilis*).

À divers degrés selon les espèces, les Characées **supportent mal la compétition des phanérogames**. Elles évitent cette concurrence, soit en se décalant vers des positions extrêmes, soit en adoptant une stratégie pionnière, en colonisant des sites aquatiques nouvellement créés, réaménagés ou mis en eau de façon cyclique (étangs, rizières).

Le pouvoir germinatif semble se conserver pendant des décennies. À côté d'espèces rigoureusement annuelles (se reproduisant à l'aide d'oospores et de bulbilles) il y en a d'autres qui passent la mauvaise saison à l'état végétatif, au fond d'un lac par exemple, et qui font de nouvelles pousses au printemps. Le comportement dépend aussi du régime climatique (appareil végétatif pérenne en Irlande, annuel en Europe de l'Est pour la même espèce).

Certaines espèces se défendent grâce à des sécrétions toxiques contre les concurrents potentiels (**allélopathie**) ; elles émettent notamment des composés soufrés du groupe des isothiocyanates (des substances similaires existent chez certaines Brassicacées, les moutardes, chez qui elles constituent une défense contre les herbivores). Les herbivores semblent peu attirés par les Characées, à l'exception de certains Anatidés comme la Nette rousse (MAUMARY *et al.*, 2007) ; on peut également noter l'attractivité des herbiers hivernaux pour des oiseaux migrateurs comme les cygnes (SCHUBERT, comm. pers.). Parfois des herbiers de Characées s'effondrent subitement ; on suppose un vieillissement interne. Dans d'autres cas, leur présence est irrégulière d'une année à l'autre.

L'identification des oospores enfouies dans la vase met souvent en évidence des espèces supplémentaires, inhibées en apparence, autres que celles dont on constate le développement végétatif. Ces phénomènes sont mal compris et l'interprétation phytosociologique et floristico-écologique des herbiers présents est rendue délicate par de telles variations sur une période pluriannuelle. Cela dit, certaines espèces peuvent aussi manquer au recensement parce que leur développement printanier, parfois très précoce, échappe aux botanistes qui en cette saison fouillent sous-bois et coteaux fleuris plutôt que de chasser déjà les cuissardes.

Les Characées se fixent toujours superficiellement dans des **substrats** assez divers mais **suffisamment meubles** pour permettre la pénétration des rhizoïdes. Une mince couche de limons dans un bassin en pierre ou en béton est suffisante. Des sables et des graviers fins sont colonisés aussi bien que des fonds marneux ou la vase tourbeuse, voire dans certains lacs, des « dalles » de tourbe compacte arrachées par l'érosion à des tourbières touchant les rives lacustres.

Des rhizoïdes secondaires se développant sur des brins arrachés permettent la multiplication végétative. Ces rhizoïdes contiennent des **statolithes** minuscules dont le contact avec la membrane cellulaire les induit à se diriger vers le bas. Unicellulaires et parfaitement translucides, les rhizoïdes de *Chara* représentent un matériau de choix pour les recherches actuelles sur le géotropisme des végétaux.

L'habitat est toujours pauvre en produits de décomposition de la matière organique (eaux **oligosaprobés**) et se caractérise généralement aussi par un taux réduit d'éléments nutritifs (eaux **oligotrophes à mésotrophes**). Notamment, la teneur en phosphates est reconnue comme un facteur important depuis les travaux classiques de FORSBERG (1964), le seuil limitant du phosphore total se situant vers 20 µg/l. Il a été montré, sur *Chara globularis*, que la vitalité diminue au-delà de cette limite. La validité générale de cette observation est néanmoins controversée, et les auteurs plus récents tendent à attribuer l'effet négatif du phosphore davantage à des phénomènes synécologiques, à savoir la concurrence accrue des phanérogames et la prolifération des algues planctoniques et épiphytiques (diminution de la luminosité). La tolérance des Characées à l'azote est également faible.

Dans ces circonstances, on comprend bien **l'impact de la pollution** organique et des apports de nitrates (engrais minéraux) et de phosphates (lessives jusque dans les années 80), responsables en grande partie de la régression des Characées dans de nombreux lacs. Par ailleurs, il s'avère que la sensibilité de *Chara vulgaris* à la toxicité des métaux lourds (cadmium, plomb, mercure) est très importante en comparaison avec celle des macrophytes vasculaires comme *Elodea canadensis* (HEUMANN, 1987). Compte tenu de taux élevés de métaux lourds dans la vase de certains lacs fortement appauvris en Characées, cette corrélation représente une hypothèse explicative non vérifiée mais digne d'intérêt. Les composés soufrés, en revanche, sont bien tolérés et semblent jouer un rôle essentiel dans le métabolisme des Characées.

L'une des caractéristiques de certains habitats à Characées est l'importance des eaux appelées **abiosphériques** (KRAUSE, 1997). Il s'agit d'eaux soustraites, dans une large mesure, aux échanges directs au sein de la biosphère, plus concrètement de précipitations, d'eaux profondes ou de nappes affleurantes. Tout en prêtant à discussion, ce concept forgé par W. Krause indique néanmoins une piste intéressante. Dès 1981, Krause suggère de considérer les Characées comme « des spécialistes d'eaux nouvellement entrées dans les cycles organiques ou alors, si elles y sont soumises depuis longtemps, d'eaux peu influencées par eux » (KRAUSE, 1981). Les milliers d'étangs alimentés par la pluie et remplis de peuplements de Nitelles, d'une part, et, d'autre part, les résurgences, rivières phréatiques, gravières et ballastières abritant parmi les plus beaux peuplements de *Chara* sont des illustrations parlantes de l'influence déterminante des eaux abiosphériques. Dans d'autres milieux, dans les lacs en particulier, l'influence locale de communications de nappes est toujours à envisager comme un facteur possible de microdiversité stationnelle.

Certaines espèces de Characées ont un comportement **halophytique** : elles colonisent les eaux saumâtres. La mer Baltique avec sa salinité dégressive au fur et à mesure qu'on s'éloigne des détroits qui la relie à la mer du Nord, présente un schéma particulièrement didactique de distribution différentielle des espèces en fonction de leur optimum relativement à la concentration en chlorures (SCHUBERT & BLINDOW, 2003). Les différents mécanismes physiologiques de cette adaptation ont été élucidés en détail ; ils n'existent que dans les genres *Chara*, *Tolypella* et *Lamprothamnium*, alors que les *Nitella* sont très sensibles aux chlorures. Les Characées halophytiques sont également très répandues le long des côtes atlantiques et dans certains étangs du littoral méditerranéen. Rarement ces espèces sont présentes dans les milieux salins de l'intérieur des terres (cas de *Chara canescens* dans les environs de Halle en Allemagne).

Le **degré de dureté et d'acidité des eaux** induit une autre différenciation floristico-écologique très importante qui sépare, *grosso modo*, les *Chara* (cortiquées pour la plupart) et les *Nitella* (acortiquées). Alors que les premiers caractérisent plutôt les eaux dures, neutres à basiques généralement riches en carbonates de calcium, les secondes affectionnent les eaux à faible dureté, neutres à faiblement acides.

Sur le plan **phytosociologique**, il existe, à l'heure actuelle, plusieurs propositions de synsystèmes, légèrement différentes, dédiées exclusivement aux communautés de Characées. Dans l'attente du synopsis français, en cours d'élaboration, nous nous référons au système proposé par les Cahiers d'habitats Natura 2000 (LAMBERT-SERVIEN, 2002 ; LAMBERT-SERVIEN & GUERLESQUIN, 2002a, 2002b).

Ce synsystème définit deux ordres au sein de la classe unique des *Charetea fragilis* Fukarek ex Krausch 1964 :

- les *Nitellletalia flexilis* Krause 1969 regroupent les peuplements généralement dominés par les Nitelles et se développant dans des eaux faiblement acides (pH 6,5 à 7,0) ;
- les *Charetalia hispidae* Sauer ex Krausch 1964 rassemblent les groupements des eaux fortement minéralisées, alcalines à alcalino-saumâtres (pH 7,5 à 8,2).

On trouve, dans d'autres systèmes, la proposition d'un troisième ordre, les *Charetalia canescens* Krause 97, dédié aux eaux saumâtres, l'ordre des *Charetalia hispidae* étant alors restreint aux communautés basophiles d'eau douce.

Les *Nitellletalia flexilis* comportent deux alliances :

- le *Nitellion flexilis* Segal ex Krause 1969 englobe les groupements acidoclines, développés la plupart du temps sur substrat siliceux. Les groupements de Nitelles des étangs vosgiens, par exemple, sont une parfaite illustration de cette alliance ;
- le *Nitellion syncarpo-tenuissimae* Krause 69 se situe sur l'aile neutrocline des *Nitellletalia*, dans un contexte géologique et édaphique qui est souvent calcaire ou marneux (facultativement décarbonaté). On trouve les groupements correspondants dans certaines gravières du fossé rhénan mais aussi, dans le Jura, dans des fossés, des mares et des étangs, fréquemment sur substrat tourbeux mais dans des eaux dures (deux influences qui s'équilibrent ce qui explique le pH neutre).

Les *Charetalia hispidae* sont divisés en trois alliances :

- le *Charion fragilis* Krausch 1964 regroupe les groupements pérennes des eaux généralement profondes. Les grandes prairies benthiques à *Chara major* Vaillant des lacs jurassiens en font partie ;
- le *Charion vulgaris* (Krause ex Krause & Lang 1977) Krause 1981 rassemble les communautés temporaires d'eaux peu profondes, à caractère pionnier ; il s'agit d'associations répandues dans les mares, les gravières ou les marnières ;
- le *Charion canescens* Krausch 1964 correspond aux communautés halophiles.

Une difficulté principale pour tout synsystème des végétations dominées par les Characées est le faible nombre d'espèces en général, la fréquence de peuplements monospécifiques, l'inconstance, voire l'inconsistance de combinaisons caractéristiques d'espèces, la présence précaire, périodique ou même épisodique de plusieurs taxons et l'écologie souvent assez large des taxons qui peuvent être typiques de plusieurs situations disparates en même temps. Les associations monospécifiques et les groupements basaux sont la règle. La présence simultanée de groupements de phanérogames permet cependant, dans plusieurs cas, de définir des synassociations (*sigmetums*) dont le pouvoir discriminant est meilleur (AUDERSET JOYE, 1993).

Les réflexions d'ordre phytosociologique ont déjà montré le lien entre la présence de certaines espèces ou groupements de Characées et certaines conditions du milieu aquatique : dureté, acidité, salinité de l'eau, auxquelles s'ajoutent les particularités liées au régime de l'eau, aux facteurs édaphiques, climatiques et phytogéographiques. Ces **corrélations floristico-écologiques** peuvent être systématisées pour servir de base à une typologie des milieux aquatiques et à leur cartographie. Dans cette approche, les végétaux aquatiques ont la fonction d'une sonde pour détecter un ensemble de caractéristiques statistiquement probables du milieu. Évidemment, le relevé floristique tiendra compte non seulement des taxons charophytiques, mais de tous les macrophytes aquatiques, c'est-à-dire de tous les taxons reconnaissables à l'œil nu. Pour cette démarche, les Characées ont cependant une grande importance puisqu'elles s'observent dans des situations écologiquement marginales mais hautement significatives : niveau trophique faible, équilibre acido-basique assez strictement défini ou critères plus complexes tels que l'insertion paysagère du milieu.



Assec du lac de l'Entonnoir (Bouverans et Bonnevaux, 25) en septembre 2009, montrant l'extension des peuplements de Characées qui forment des nappes blanches en cours de dessiccation.

La **cartographie floristico-écologique** a été appliquée dès les années 70 à des cours d'eau, tant en Bavière et dans le Bade-Wurtemberg (KÖHLER, 1975, 1988) que dans la plaine d'Alsace (Ried alsacien, rivières phréatiques, CARBIENER & ORTSCHERT, 1987). Plus tard, cette méthode a été pratiquée sur d'autres cours d'eau du nord-est de la France (rivières du massif vosgien tributaires du Rhin ; MULLER, 1990 ; HAURY *et al.*, 1998).

C'est en faciès lotique, évidemment, que les espèces de Characées contribuent fortement à la caractérisation floristico-écologique des milieux. En la matière, l'une des premières études et le paradigme, en quelque sorte, de cette démarche, ont porté sur un ensemble de petits lacs du plateau préalpin bavarois, les *Osterseen* (MELZER, 1976). La cartographie floristico-écologique permet de distinguer parfaitement, par la distribution des espèces de Characées entre autres, les lacs oligotrophes, mésotrophes et eutrophes, ainsi que des différences locales, sur certaines sections de la rive, dues à des déversements de rejets domestiques, par exemple. Une méthodologie analogue a été employée pour les étangs de Franche-Comté répartis sur plusieurs régions naturelles très contrastées (SCHAEFER-GUIGNIER, 1989, 1991, 1994). Des groupes écologiques d'espèces et des groupes floristico-écologiques d'étangs ont été établis sur une base semi-quantitative (estimation de l'abondance). Les étangs à Nitelles sont un exemple particulièrement représentatif et caractéristique : « étangs des bois » dans les dépressions sédimentaires (Bresse, Sundgau, Dépression périvosgienne) ou alors étangs sur substrat subneutre dans les Vosges saônoises (s'opposant aux étangs à utriculaires sur substrat acide). Des corrélations analogues existent dans d'autres régions (comparaison entre Franche-Comté et Souabe supérieure, KÖHLER, KONOLD & SCHAEFER, 1990 ; SCHAEFER, 2008 ; travaux conduits en Suisse, LACHAVANNE *et al.*, 1986, AUDERSET JOYE, 1993). En formalisant de telles corrélations semi-quantitatives, relativement stables dans des contextes géographiques divers, un **index macrophytique** de la qualité de l'eau a été élaboré (MELZER, 1988 ; VÖGE, 2003).

La **régression des Characées** dans de nombreux sites classiques a été évoquée au début de ce chapitre. Elle est partiellement compensée par des activités d'extraction et d'aménagement, qui génèrent des biotopes aquatiques secondaires, temporairement colonisées par les Characées. Globalement cependant, les pertes sont importantes, un peu moins désormais par la pollution des eaux dont la directive-cadre 2000/60/CE laisse entrevoir un impact décroissant, que par l'intensification toujours importante et durable des modes d'exploitation agricoles et piscicoles. De nombreuses pièces d'eau dans des paysages traditionnellement favorables à la flore charophytique s'en trouvent affectées. La définition de **listes rouges** des Characées est en cours dans plusieurs pays dont la Suisse et l'Allemagne (TAUSCHER, 2004 ; VAN DE WEYER *et al.*, 2008 ; voir aussi, pour la Suède, BLINDOW, 2008). La **gestion appropriée** de sites particulièrement importants pour la conservation du patrimoine charophytique nécessite des aides financières à attribuer à des exploitants respectant les consignes d'une mise en valeur extensive.

2. Clés d'identification

Les clés d'identification des taxons reprennent la logique générale de la clé de KRAUSE (1997), elle-même assez similaire, dans les grandes lignes, à celle de CORILLION (1957), en l'adaptant au contexte local ; les taxons retenus sont ceux observés dans la zone d'étude ou dans sa proche périphérie complétés par des taxons mentionnés dans la littérature mais non retrouvés, potentiellement présents dans la dition et donc à rechercher. Les clés sont complétées par une liste des taxons français – ou des territoires périphériques – observables en dehors de l'aire étudiée. Celle-ci permet d'apprécier la représentation des taxons locaux par rapport à l'échelle nationale ; la plupart des espèces du genre *Nitella* est, ainsi, potentiellement présente dans le Nord-Est, alors que le genre *Chara* comporte un bon nombre d'espèces littorales plus ou moins halophiles naturellement absentes des territoires considérés ; il en est de même pour le genre *Tolypella* dont la moitié des espèces montre un caractère halophile marqué, avec un lot de taxons propre au domaine méditerranéen.

La clé privilégie, autant que possible, les caractères végétatifs mais l'observation de plantes fertiles reste indispensable pour l'identification spécifique des *Chara* à cortication triplostique et d'une bonne partie des *Nitella*.

Dans les clés des espèces, les couleurs tentent de rendre compte de l'occurrence des taxons :

bleu foncé : taxon commun sur le territoire ;

vert : taxon assez répandu ;

rouge : taxon rare, observé (et illustré) ;

brun : taxon rare, signalé sur le territoire mais non retrouvé (et non illustré, sauf *Nitella hyalina*) ; à rechercher.

Clé des genres

- 1 **rameaux fertiles et stériles semblables, simples**, composés d'articles pluricellulaires, séparés par des nœuds portant des cellules-bractées ; gamétanges localisés à l'aisselle des cellules-bractées ; **axes** généralement (mais pas toujours) **cortiqués** → 2
 - **rameaux**, au moins les fertiles, **divisés** en rayons d'ordre inférieur (les rayons apicaux pouvant être très petits et parfois caducs) ; **axes toujours nus** ; rameaux fertiles formant souvent (mais pas toujours) des ensembles différenciés, en têtes plus ou moins compactes → 3
- 2 **stipulodes absents** (mais les cellules nodales peuvent former de faibles protubérances) ; **axes nus** ; **bulbilles** caractéristiques, blanches, **en forme d'étoile**, souvent présentes → **No– Nitellopsis**
 - **stipulodes présents** (si, toutefois, ils sont peu apparents, axes cortiqués) → **Ch– Chara**
- 3 **rameaux fertiles homogènes**, divisés de manière réitérée en **dactyles tous équivalents**, les gamétanges étant insérés aux bifurcations → **Ni– Nitella**
 - **rameaux fertiles différenciés**, composés d'un rameau principal pluricellulaire (**le rachis**), muni, vers sa base, de courtes ramifications latérales portant les gamétanges → **To– Tolypella**

Commentaires :

– *Nitellopsis* : une seule espèce, *Nitellopsis obtusa* (Desv. in Lois.) J. J. Gr.

Genres européens hors dition :

– *Lychnothamnus* : une seule espèce, *Lychnothamnus barbatus* (Meyen) Leonh. em. A. Br., 1882 ; taxon d'eau douce, à aire très disjointe, plutôt centre-européen, en forte régression ; connue d'une seule localité française, dans l'Isère, aujourd'hui disparue ; axes partiellement cortiqués, stipulodes unisériés très allongés, cellules-bractées verticillées très allongées ; anthéridies disposées latéralement par rapport à l'oogone.

– *Lamprothamnium* : genre principalement représenté par une espèce, *Lamprothamnium papulosum* (Wallr.) J. Gr. ; plante d'eau salée ou saumâtre du littoral européen, des côtes de la Mer baltique à la bordure méditerranéenne ; axes nus, stipulodes unisériés, très allongés, rameaux fertiles formant un épi en « queue de renard ».

Clé du genre *Chara*

1	entrenœuds cortiqués, stipulodes bisériés	→ 2	
-	entrenœuds nus ou à cortication incomplète (filaments corticants interrompus) stipulodes bisériés ou unisériés	→ 16	
2	cortication d'apparence haplostique, filaments primaires saillants et espacés laissant apparaître la cellule centrale ; plante hérissée	→ Ch08– <i>Chara strigosa</i> var. <i>longispina</i>	p. 50-51
-	cortication diplostique	→ 3	
-	cortication triplostique	→ 11	
3	plantes moyennes à petites, à axes n'excédant généralement pas 1 mm de diamètre (si axes robustes > 1 mm, acicules toutes solitaires)	→ 4	
-	plantes robustes, rigides, à axes épais, de 1 à 3 mm de diamètre, voire plus ; acicules fasciculées par 2-4 éventuellement mêlées d'acicules solitaires	→ 7	
4	acicules toutes solitaires	→ 5	
-	acicules fasciculées par 2-4 éventuellement mêlées d'acicules solitaires	→ 6	
5	cortication tylacanthée	→ Ch02– <i>Chara contraria</i>	p. 36-39
-	cortication aulacanthée ou isostique	→ Ch01– <i>Chara vulgaris</i>	p. 28-35
6	plante très hérissée : acicules de longueur supérieure au diamètre de l'axe, groupées par 2-3, formant un revêtement dense dans les entrenœuds supérieurs	→ Ch08– <i>Chara strigosa</i>	p. 50-51
	(cf. formes diplostiques ou partiellement diplostiques de ce taxon)		
-	plante non hérissée, à axes rugueux : acicules plus courtes que le diamètre de l'axe, groupées par 2-3 ou solitaires, espacées	→ Ch03– <i>Chara intermedia</i>	p. 40-41
	(cf. formes grêles de ce taxon)		
7	cellules-bractées très renflées ; taxon très robuste (axes ± 2mm de diamètre), dioïque ; plante brunâtre à jeunes pousses souvent rosâtres	→ An03– <i>Chara tomentosa</i>	p. 87
-	cellules-bractées non renflées ; plantes monoïques ; section <i>Hartmania</i>	→ 8	
8	cortication aulacanthée	→ 9	
-	cortication tylacanthée	→ 10	
9	acicules groupées par 2-4, étalées	→ Ch04– <i>Chara major</i>	p. 42-43
-	acicules souvent géminées, disposées l'une au-dessous de l'autre dans les sillons de l'axe	→ Ch05– <i>Chara rudis</i>	p. 44-45
10	plante non hérissée, à axes rugueux : acicules plus courtes que le diamètre de l'axe, groupées par 2-3 ou solitaires, espacées	→ Ch03– <i>Chara intermedia</i>	p. 40-41
-	plante très hérissée : acicules de longueur supérieure au diamètre de l'axe, groupées par 2-3, formant un revêtement dense dans les entrenœuds supérieurs	→ An02– <i>Chara polyacantha</i>	p. 86
11	plantes à axes lisses ou un peu rugueux, à acicules absentes ou de taille réduite, papilleuses à globuleuses	→ 12	
-	plantes plus ou moins hérissées, à acicules bien développées, au moins au niveau des entrenœuds supérieurs	→ 14	
12	plantes monoïques ; stipulodes réduits à des bourrelets ou série supérieure seulement bien développée	→ 13	
-	plantes dioïques ; les deux séries de stipulodes développées de manière à peu près équivalente	→ cf. Ch09– <i>Chara aspera</i> f. <i>subinermis</i>	p. 52-53

13	stipulodes réduits à de simples bourrelets, cortication isostique, acicules absentes ou réduites à de faibles papilles	→ Ch06– <i>Chara globularis</i>	p. 46-47
-	stipulodes de la série supérieure développés, ovoïdes-aigus, pouvant atteindre 0,3 mm, cortication tylacanthée, acicules plus ou moins développées, papilleuses à globuleuses	→ Ch07– <i>Chara delicatula</i>	p. 48-49
14	plante monoïque ; acicules fasciculées par 2-3	→ Ch08– <i>Chara strigosa</i>	p. 50-51
	(cf. formes triplostiques ou partiellement triplostiques de ce taxon)		
-	plantes dioïques	→ 15	
15	acicules solitaires	→ Ch09– <i>Chara aspera</i>	p. 52-53
-	acicules fasciculés par 2-3	→ Ch10– <i>Chara curta</i>	p. 54-55
16	stipulodes bisériés, cortication rudimentaire	→ Ch11– <i>Chara denudata</i>	p. 56-57
-	stipulodes unisériés, cortication nulle	→ Ch12– <i>Chara braunii</i>	p. 58-59

Commentaires :

– *Chara strigosa* var. *longispina* (= *Ch. jurensis* Hy) : le taxon type, *Chara strigosa* A. Br. est diplostique ou triplostique ; la cortication de la var. *longispina* dérive de ce schéma par le défaut de développement des filaments secondaires. Il ne s'agit donc pas d'un taxon véritablement haplostique.

Autres taxons français ou centre-européens hors dition :

– **cortication haplostique** : *Chara canescens* Desv. et Lois., seul taxon européen à cortication véritablement haplostique et à filaments corticants contigus ; plante très hérissée, monoïque ; espèce halophile surtout connue, en France, du littoral atlantique et méditerranéen ; les stations françaises les plus continentales sont localisées dans le Massif Central, dans des sources salées. Connue également en Europe centrale (République tchèque...) dans des marais salés.

– petites espèces à cortication diplostique :

– *Chara filiformis* Hertzsch (= *C. jubata* A. Br.) : plante filiforme et ramifiée, ressemblant à une algue filamenteuse, à rameaux très courts (≤ 1 mm) séparés par des entrenœuds allongés de 4 à 10 cm ; taxon nord et est-européen, se développant dans les lacs profonds ; les localités les plus proches du territoire étudié sont situées vers le centre de la Suisse ; une mention ancienne douteuse pour le lac de Joux (MAGNIN, 1904) ;

– *Chara muscosa* J. J. Gr. et B.-W. : espèce rare, connue initialement d'une seule station, en Irlande, récemment découverte dans le nord de la France, dans le département de la Somme ; petite plante (5-7 cm) proche de *Chara contraria*, à entrenœuds courts, fortement tylacanthée, avec des filaments corticants primaires très larges, à acicules allongées.

– grandes espèces hispides, diplostiques de la section *Hartmania* :

– *Chara hispida* L. : taxon faiblement tylacanthé à isostique, de taille moyenne (6-30 cm), à nombreux acicules allongées, aussi longues ou plus longues que le diamètre de l'axe, solitaires ou fasciculées par 2-4 ; disséminé en Europe ; signalé dans la vallée du Rhône en amont de Lyon (BORNETTE, 1994, 1996) ; à rechercher dans la dition ? **Situation rendue confuse par son assimilation, par de nombreux auteurs, à *Chara major*** ; semble aussi très proche de *Chara polyacantha*.

– *Chara horrida* Wahlst. : taxon aulacanthé proche de *C. hispida* ; eaux saumâtres, du littoral nord-européen ; en France, une seule localité connue à l'intérieur des terres, en Indre-et-Loire ;

– *Chara baltica* Bruz. : taxon tylacanthé, proche du précédent ; eaux saumâtres de la côte baltique, du littoral atlantique et de la côte méditerranéenne.

– **taxons à cortication triplostique** ; ce groupe comporte de nombreux autres taxons à affinités atlantique, méditerranéenne ou centre-européenne :

– *Chara galioides* DC. : taxon dioïque, à acicules solitaires, proche de *Chara aspera* ; eaux saumâtres des littoraux atlantique et méditerranéen ;

– *Chara connivens* Salzm. ex A. Br. : taxon à acicules peu développées, proche de *Chara globularis* mais dioïque ; rameaux fortement recourbés, surtout chez les pieds mâles ; eaux douces et saumâtres ; taxon sud-ouest européen, présent en France dans les régions du domaine atlantique ; existe aussi en mer Baltique et, par ailleurs, en Europe centrale (Autriche) dans des sources salées.

– *Chara fragifera* Dur. : taxon non aculé, proche de *Chara globularis* mais dioïque ; rameaux droits ; bulbilles fragiformes caractéristiques ; espèce européenne atlantique et méditerranéenne ;

– *Chara tenuispina* A. Br. : taxon monoïque à longs acicules filiformes ; centre-européen : Allemagne, Suisse, Pologne, Hongrie, Hollande.

– **taxons à axes cortiqués et rameaux totalement acortiqués** ; *a priori* non représentés sur le territoire étudié ; on notera que certaines variations de *Chara vulgaris* dont *Chara vulgaris* var. *longibracteata* (Kütz. in Reich.) R. D. W., peuvent montrer, en mélange sur le même verticille, des rameaux partiellement cortiqués et des rameaux acortiqués ;

– *Chara gymnophylla* A. Br. (= *C. conimbrigensis* G. da Cunha) : taxon diplostique, à acicules arrondis ; taxon sud-européen et circum-méditerranéen ; la localité la plus proche de la dition serait située en Suisse, dans le canton des Grisons ;

– *Chara kokeilii* A. Br. : taxon triplostique, à petits acicules pointues, à cellules-bractées aiguës ; taxon centre et sud-européen, connu d'Allemagne du Nord, d'Autriche et du Monténégro ;

– *Chara baueri* A. Br. : taxon à stipulodes sur un seul rang du sous-genre *Charopsis* ; plante proche de *Chara braunii* mais à axes cortiqués, triplostiques ; taxon centre-européen (Allemagne, Autriche), réputé disparu.

– taxons à axes nus ou imparfaitement cortiqués :

– *Chara imperfecta* A. Br. in Dur. : taxon pseudo-haplostique à filaments corticants espacés, interrompus, laissant une partie des entrenœuds dénudés ; rameaux acortiqués ; espèce dioïque, ibéro-atlantique, en limite d'aire en France, connue dans le Sud-Ouest.

Clé du genre *Nitella*

- 1 rameaux épais, paraissant simples, terminés abruptement par une minuscule couronne de 2-3 très petits dactyles (0,2-0,3 mm) caduques; habituellement peu de rameaux (souvent 4) par verticille; plante robuste. Section *Persoonia* → Ni01– *Nitella ranslucens* p. 62-63
- rameaux régulièrement divisés; habituellement plus de 6 rameaux par verticille → 2
- 2 verticilles composés d'une double série de rameaux, avec 7-9 phylloïdes principaux surmontant une couronne de phylloïdes annexes, deux fois plus courts, formant comme un involucre; jeunes verticilles formant des globules très mucilagineux; plante assez grêle. → Ni02– *Nitella hyalina* p. 64-65
- verticilles formés de rameaux de longueur à peu près homogène → 3
- 3 dactyles allongés, unicellulaires → 4
- dactyles pluricellulaires, de 2 à 5 cellules → 7
- 4 gamétanges, plus particulièrement les groupes d'anthérides, enrobés de mucilage; plantes dioïques → 5
- gamétanges sans mucilage → 6
- 5 rameaux portant les oogones pour la plupart entiers, non bifurqués; plante assez gracile, à dimorphisme sexuel marqué, les pieds femelles plus petits que les pieds mâles; développement estival à automnal; oospore à spires peu saillantes. → Ni03– *Nitella syncarpa* p. 66-67
- rameaux tous bifurqués; petite plante d'aspect buissonnant, à développement précoce, printanier; spires de l'oospore formant de larges crêtes ailées → An04– *Nitella capillaris* p. 88
- 6 plante monoïque (mais protandrie fréquente pouvant mimer une dioécie: développement précoce des anthéridies par rapport aux oogones, ceux-ci ayant souvent disparu au moment de la maturité des spores!); crêtes de l'oospore saillantes; rameaux des verticilles supérieurs régulièrement disposés → Ni04– *Nitella flexilis* p. 68-69
- plante dioïque; crêtes de l'oospore ailées; rameaux des verticilles supérieurs souvent « peignés de côté » → Ni05– *Nitella opaca* p. 70-71
- 7 petite espèce très gracile composée de petits verticilles globuleux très espacés, étagés le long d'un axe filiforme; gamétanges insérés à l'aisselle des bifurcations de 2° et 3° ordre, normalement absents de la première bifurcation → Ni09– *Nitella tenuissima* p. 78-79
- morphologie différente, gamétanges potentiellement présents sur les premières bifurcations des rameaux → 8
- 8 plante assez robuste et rigide, haute de 20-40 cm, à axes de diamètre rarement inférieur à 1 mm → Ni06– *Nitella mucronata* p. 72-73
- petites plantes graciles, molles, à axes de diamètre nettement inférieur à 1 mm → 9
- 9 rameaux fertiles formant de petites têtes bien distinctes (plante rappelant une miniature de *Nitella mucronata*); gamétanges insérées sur la première bifurcation des rameaux → Ni07– *Nitella batrachosperma* p. 74-75
- rameaux fertiles et stériles non différenciés; gamétanges potentiellement présents sur toutes les bifurcations → Ni08– *Nitella gracilis* p. 76-77

Autres taxons français hors dition :

– *Nitella spanioclema* J. Gr. et B.-W.: plante grêle, d'aspect étioilé, proche de *Nitella flexilis*, caractérisée par ses verticilles à rameaux peu nombreux (2 à 4) et divisés une seule fois; interprété par certains auteurs comme une variété ou une simple forme de *Nitella flexilis*; Irlande pour l'essentiel, rares stations en France dans le Finistère et les Deux-Sèvres;

– *Nitella ornithopoda* A. Br. in Leonh.: petite plante, proche de *Nitella tenuissima*; dactyles à 3-5 cellules, étagés au niveau des nœuds; Portugal, centre-ouest de la France (Charente).

Clé du genre *Tolypella*

- 1 extrémités des rameaux et des dactyles arrondies (section *Obtusifolia*) → To01– *Tolypella glomerata* p. 80-81
- extrémités des rameaux et des dactyles terminées par une cellule conique et aiguë (section *Acutifolia*) → 2
- 2 rameaux stériles habituellement simples; plante robuste, assez rigide, cassante, à axes pouvant dépasser 2 mm de diamètre; membrane de l'oospore lisse → To02– *Tolypella prolifera* p. 89
- rameaux stériles habituellement ramifiés, portant 2 à 4 rayons latéraux; plante petite à moyenne, souple, à axe n'excédant pas 1 mm de diamètre; membrane de l'oospore finement granulée → An05– *Tolypella intricata* p. 50-51

Autres taxons français hors dition :

– *Tolypella nidifica* (O. Müll.) A. Br.: espèce de la section *Obtusifolia*, proche de *T. glomerata*; eaux alcalino-saumâtres du littoral européen, de la mer Baltique à la côte méditerranéenne;

– *Tolypella hispanica* Nordst.: espèce de la section *Obtusifolia*; seule espèce européenne dioïque; plante halophile du littoral méditerranéen;

– *Tolypella salina* Cor.: espèce de la section *Obtusifolia*; plante halophile, méditerranéo-atlantique, très rare; décrite par Corillion en 1960 et connue initialement d'une unique station vendéenne, disparue à ce jour; plante connue actuellement, en France, de quatre stations du littoral atlantique et d'une station du littoral méditerranéen (MOURONVAL *et al.*, 2009). Ces cinq stations françaises et les six stations découvertes en Espagne représentent la totalité des localités de l'espèce actuellement connues au niveau mondial.

Principales variations observées chez *Chara vulgaris* :

- 1 cellules-bractées très développées, au moins 6 x plus longues que l'oogone (> 3 mm et jusqu'à 6 mm de long) ; acicules habituellement courtes → Ch01b– f. *longibracteata*
 – cellules-bractées plus courtes → 2
- 2 axes robustes à diamètre compris entre 0,9 et 2 mm, cortication fortement aulacanthée, phylloïdes relativement courts → An01– var. *crassicaulis*
 – axes plus grêles, modérément aulacanthés à isostiques → 3
- 3 acicules développées, atteignant ou dépassant le diamètre de l'axe → 4
 – acicules courtes → Ch01a– var. *vulgaris* f. *vulgaris*
- 4 acicules étalées, détachées de l'axe, visibles à l'œil nu → Ch01c f. *subhispidula*
 – acicules prostrées le long de l'axe ; axe nettement aulacanthé et acicules paraissant alignées le long des sillons formés par les filaments primaires → Ch01d– var. *papillata*

Commentaires :

- *Chara contraria* A. Br. ex Kütz., interprétée par certains auteurs (MOORE, 1986, COMPÈRE, 1992...) comme une variété tylacanthée de *Chara vulgaris* est généralement admise, dans les travaux récents, comme un taxon spécifique autonome ;
- le taxon *Chara hispidula* A. Br. tel qu'il est défini par WOOD (1962), CORILLION (1975) ou MOORE (1986) regroupe toutes les formes à acicules longues du complexe *C. vulgaris*, en y intégrant indifféremment des plantes à cortication aulacanthée, isostique ou tylacanthée. Les conceptions actuelles (MOORE, 1986, réimp. 2005 ; KRAUSE, 1997) tendent à restreindre l'extension de ce taxon aux plantes tylacanthées et à le subordonner à *Chara contraria* sous l'acception *Chara contraria* var. *hispidula* A. Br. ; les plantes aulacanthées ou isostiques à acicules développées sont subordonnées à *Chara vulgaris* sous le nom de *Chara vulgaris* var. *subhispidula* A. Br. (ou f. *subhispidula*) ;
- la var. *denudata* (A. Br.) R. D. W. de *Chara vulgaris* reprise, par exemple, chez MOORE (1986) est admise comme un taxon de niveau spécifique, *Chara denudata* A. Br., apparenté à *Chara contraria* ;
- la f. (ou var.) *papillata* est surtout évoquée par les auteurs anglo-saxons ; CORILLION (1957) cite une *Chara vulgaris* var. *papillata*, mais à acicules étalées qui semble synonyme de *Chara vulgaris* f. *subhispidula*.

Chara braunii, stipulodes ; *Chara* atypique, totalement acortiquée ; le caractère unisérié des stipulodes caractérise le sous genre *Charopsis*.



illustration de l'habitat

genre *Chara*

genre *Nitellopsis*

genre *Nitella*

genre *Tolypella*

habitus

axe, cortication et stipulodes

stipulodes, détails

rameaux

rameaux ou dactyles, détails

gamétanges

oospores

Ch12

Chara braunii Gmel.

= *Ch. coronata* Bischoff
= *Charopsis braunii* Kütz.

Identification

Morphologie générale
Plante assez grande [1], atteignant 60 cm dans des conditions de développement optimal, mais pouvant varier entre (5)-10-40-(60) cm ; espèce acortiquée, à axes translucides [2], non ou faiblement incrustée, d'un vert brillant ou jaunâtre, rappelant une *Nitella*.
Axe assez épais, de 0,8 à 1,5 mm de diamètre.
Entrenœuds assez courts, de la longueur des rameaux dans la partie moyenne de la plante, plus longs vers la base, plus courts vers le sommet.

Cortication
Cortication absente.

Acicules
Pas d'acicules consécutivement à l'absence de cortication.

Stipulodes
Habituellement très développés, atteignant 1 mm de longueur, acuminés, rayonnants et formant une sorte de collerette, agencés en une seule série [3], à raison d'un stipulode par rameau, en alternance avec ceux-ci.

Rameaux
(6)-8-10 rameaux par verticille, droits ou légèrement arqués vers le sommet de l'axe, composés de 4-5 segments tous acortiqués [4], le terminal très réduit et dépassé par ses cellules-bractées, paraissant se terminer par une petite couronne [5].
4-5 cellules-bractées, plus courtes que l'oogone [6], les abaxiales souvent rudimentaires.
2 bractéoles semblables aux cellules-bractées adaxiales [7].

Gamétanges
Taxon monoïque.
Gamétanges mâles et femelles habituellement conjoints, disposés sur les 3 premiers nœuds des phylloïdes fertiles.
Oogones solitaires, de 0,3 à 0,4 mm de diamètre [8], anthéridies solitaires de 0,25 mm à 0,30 mm de diamètre [9].

Oospores
Oospores ellipsoïdes-subcylindriques, noires à maturité, de 0,30 à 0,35 mm de diamètre, à 7-9 crêtes peu saillantes [10].

Variabilité, confusions possibles, remarques

Taxon d'identification aisé par son caractère acortiqué et translucide qui évoque, au premier abord, une *Nitella* ou un *Nitellopsis*. La disposition des rameaux spécialisés chez les Nitelles, permet d'identifier facilement les plantes fertiles. Les grands stipulodes acuminés sont également un caractère diagnostic vis-à-vis des *Nitella* et de *Nitellopsis* qui en sont tous dépourvus. En France, *Chara braunii* est la seule espèce du sous-genre *Charopsis*, caractérisée par un seul cycle de stipulodes.



Étang de la Cailla, Bresse jurassienne, Commenailles (39)

Habitat

Écologie
Chara braunii est une espèce inféodée aux pièces d'eau sur substrat siliceux, à fond minéral, aux eaux légèrement acides à neutres. Dans les étangs à pisciculture extensive, son apparition est visiblement favorisée par le cycle d'évolage (fort développement au cours de la première année de remise en eau).

Phytosociologie
Chara braunii caractérise le *Charetum braunii* Corillion 1957, au sein de l'alliance du *Nitellion syncarpo-tenuissimae* Krause 1969 ; cette alliance regroupe les associations de Charophytes peuplant les eaux oligocalciques à mésocalciques, neutres à faiblement alcalines. Dans les étangs de Bresse jurassienne, *Ch. braunii* est fréquemment associée à *Ch. globularis*, *Nitella mucronata* et *N. syncarpa*.

Répartition
Chara braunii est un taxon largement cosmopolite, connu en Europe de la Scandinavie à l'Espagne, mais sporadique dans ses stations ce qui peut expliquer qu'il soit irrégulièrement répertorié en France. Il ne semble pas monter en altitude. En Franche-Comté, l'espèce n'était connue que des étangs de la Bresse jurassienne (SCHAEFER-GUIGNIER, 1994). Elle a été récemment observée (obs. pers., 2009) dans le Territoire de Belfort. Elle est également signalée en Petite Camargue alsacienne (GLOCKER, 2001).

No01



et, Le Bourget-

nt préféren-
ment dans les
ax, rivières, bras
carbonatée, sur
1957). Plante
ertaine euro-
d'Europe, à la

Ni03



ations :
u'à 30 m
s, mares,
es... Espèce
ion, présente
pH 6,5 à 8).

ans les régions
que (juin), plus
éveloppant princi-
profondes (fossés,
mporaires, dans
lacustre.

olomeratae
idierne,
mâtres de mares,
upement assez
peut être
nt donnée
nt à d'autres
nuissimae
de l'espèce
illion 1957,
T. prolifera et

To01



de la chaîne
uisse,
elle.

58 Guide illustré des Characées du nord-est de la France

26

Guide illustré des Characées du nord-est de la France

27

Chara vulgaris L.

= *Chara vulgaris foetida* Vaillant= *Chara foetida* A. Br.= *Chara vulgaris* var. *vulgaris* f. *vulgaris* (L.) R. D. W.

Identification



Morphologie générale

Plante de taille moyenne [1], habituellement haute de 10 à 25 cm, pouvant atteindre 40 cm, plus ou moins intensément incrustée, vert foncé à vert grisâtre.

Axe modérément épais [2], d'à peu près 0,5 mm de diamètre. Verticilles espacés par des entrenœuds 1 à 3 fois plus longs que les rameaux.

Rameaux d'aspect souvent un peu **flexueux** [3].



Cortication

Cortication **diplostique**, typiquement **aulacanthée** [4] mais fréquemment **isostique**, le caractère aulacanthé étant habituellement mieux exprimé dans les entrenœuds supérieurs, la cortication devenant isostique dans les entrenœuds sous-jacents.

Acicules

Acicules **solitaires**, éparses, **courtes**, atteignant tout au plus le quart du diamètre de l'axe, le plus souvent en forme de papille obtuse [5], parfois rudimentaires.

Stipulodes

Stipulodes ovoïdes, obtus, ordinairement **bien développés** [6] en deux séries équivalentes mais quelquefois très courts.

Rameaux

(6)-7-9-(11) rameaux par verticille, assez robustes, dressés, étalés ou récurvés, souvent un peu flexueux, formés de 6-8 segments, les 2-3 terminaux acortiqués [7].

(4)-5-(6) cellules-bractées, les adaxiales égalant ou dépassant l'oogone [8], les abaxiales beaucoup plus courtes, globuleuses ou vestigiales [9].

2 bractéoles aussi longues ou plus longues que les cellules-bractées adaxiales [10].

Gamétanges

Taxon **monoïque**.

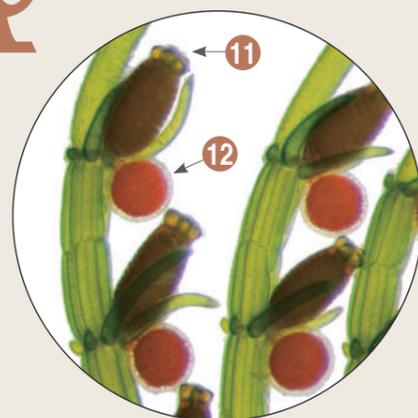
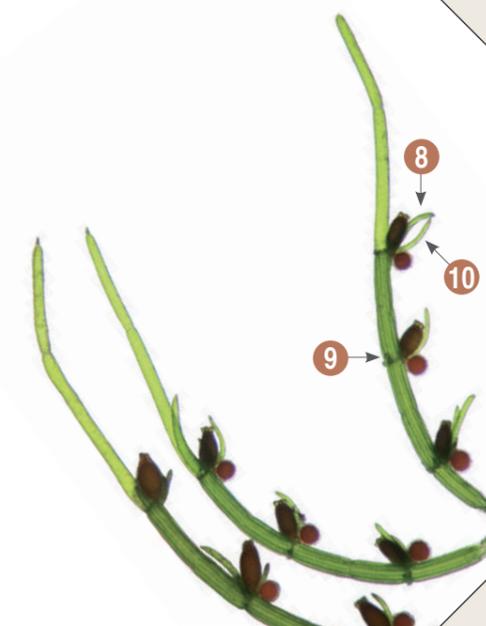
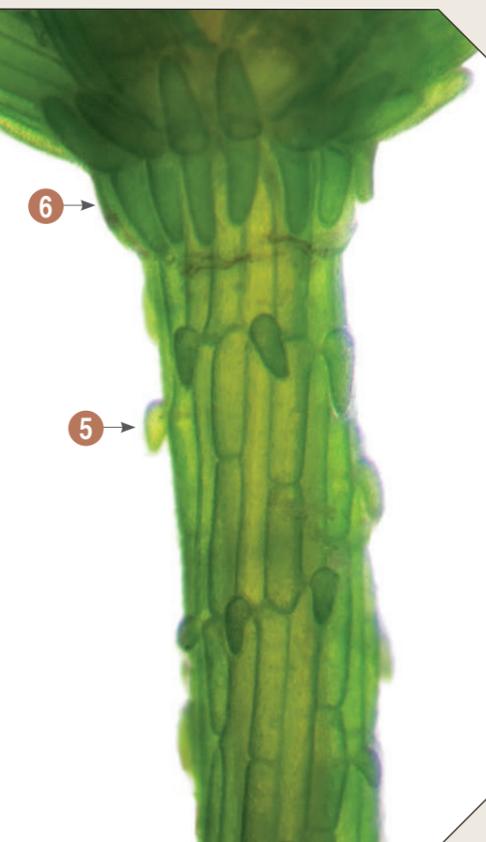
Gamétanges mâles et femelles conjoints sur les 3-4 premiers nœuds des phylloïdes fertiles.

Oogones solitaires, de 0,35 à 0,50 mm de diamètre [11].

Anthéridies solitaires, de 0,25 à 0,45 mm de diamètre [12].

Oospores

Oospores ellipsoïdes subcylindriques, de 0,25 à 0,35 mm de diamètre, **brun clair** à maturité, à 12-15 crêtes peu saillantes [13].



Variabilité, confusions possibles, commentaires

Taxon **extrêmement variable** (MIGULA, 1897 en distingue plus de 70 variétés et formes !); ces variations jouent sur le développement plus ou moins prononcé des acicules et des cellules-bractées, sur la cortication des phylloïdes et des axes qui peut être incomplète chez certains taxons, sur la robustesse de l'axe...

Les variations les plus communes dans le Nord-Est sont illustrées dans les fiches ci-après.

Habitat

Écologie

Taxon à caractère **pionnier**, se développant préférentiellement dans les **petites pièces d'eau peu profondes** temporaires ou permanentes, à fond minéral : mares, sources, bras-morts ou dépendances phréatiques de cours d'eau, gravières, marnières et bassins artificiels. Rare dans les lacs où il est remplacé par *Chara contraria*. Plante surtout commune dans les **eaux alcalines**, pouvant supporter les eaux saumâtres. Taxon plus résistant à l'eutrophisation et aux teneurs élevées en phosphate que les autres characées régionales, ce qui explique, en partie, sa plus grande fréquence.

Phytosociologie

L'espèce caractérise le *Charetum vulgaris* Corillion 1957, groupement pionnier, habituellement monospécifique (mais où plusieurs formes de l'espèce peuvent se côtoyer dont, fréquemment, la f. *longibracteata*), colonisant les milieux aquatiques peu profonds (quelques décimètres) sur substrats minéraux, aux eaux dures, transparentes, mésotrophes à eutrophes. *Chara vulgaris* contribue également à des associations vernales beaucoup plus rares, caractérisées par *Tolypella* sp. pl. dont le *Chareto - Tolypelletum intricatae* Krause 1969, décrit dans la plaine rhénane allemande.

Répartition

Chara vulgaris est une espèce cosmopolite, très répandue dans les régions tempérées de l'hémisphère nord. En France, elle est commune dans les régions calcaires. Dans le Nord-Est, c'est sans doute la characée la plus commune avec *Chara globularis*.

= *Chara vulgaris* f. *longibracteata*

(Kütz. in Reich.) J. Gr. & B.-W.

= *Ch. vulgaris* f. *longibracteata* (Kütz. in Reich.) H. & J. Gr.= *Ch. longibracteata* Kütz. in Reich.

Identification



Morphologie générale

Plante de taille moyenne, habituellement haute de 10 à 30-(40) cm, élégante, d'allure sinueuse et « chevelue » en raison du sur-développement des cellules-bractées et des bractéoles [1]. Taxon non ou plus ou moins fortement incrusté.

Axe assez grêle, flexueux [2].

Verticilles bien développés, à peu près aussi longs que les entrenœuds.



Cortication

Cortication diplostique, typiquement **aulacanthée** dans les entrenœuds supérieurs [3] devenant **isostique** dans les entrenœuds inférieurs.

Acicules

Acicules solitaires, éparses, courtes, en forme de papille ou rudimentaires.

Stipulodes

Stipulodes ovoïdes, obtus, courts, en deux séries égales [4].

Rameaux

Environ 8 rameaux par verticille, grêles et effilés, flexueux, pouvant atteindre 5 cm de longueur (CORILLON, 1975), formés habituellement de 4-5 segments, les 2-3 terminaux ou la totalité acortiqués [5] ; chez les individus les plus typiques, on trouve habituellement, dans un même verticille, des **phylloïdes partiellement acortiqués en mélange avec ces phylloïdes totalement acortiqués**.

Généralement 4 cellules-bractées, les 2 **adaxiales très allongées, dépassant 3 mm de long et pouvant atteindre 6 mm** [6], les abaxiales très courtes ou absentes [7]. 2 **bractéoles également très allongées** [8].

Gamétanges et oospores

Taxon **monoïque**, oogones [9], anthéridies [10] et oospores semblables à celles du taxon type.

Variabilité, confusions possibles, commentaires

Ce taxon est communément admis comme une variété (CORILLON, 1975 ; MOORE, 1986 ; COMPÈRE, 1992) mais d'autres auteurs le considère comme une simple forme (WOOD & IMAHORI, 1965 ; KRAUSE, 1997). Ce dernier point de vue est soutenu par l'observation courante de populations où l'on trouve *Chara vulgaris* f. *longibracteata* en mélange avec le taxon type mêlés d'individus présentant des caractères intermédiaires.



Ancienne marnière colonisée par des peuplements de *Chara vulgaris* où les formes *vulgaris* et *longibracteata* se côtoient ; Gendrey (39).

Habitat

Écologie

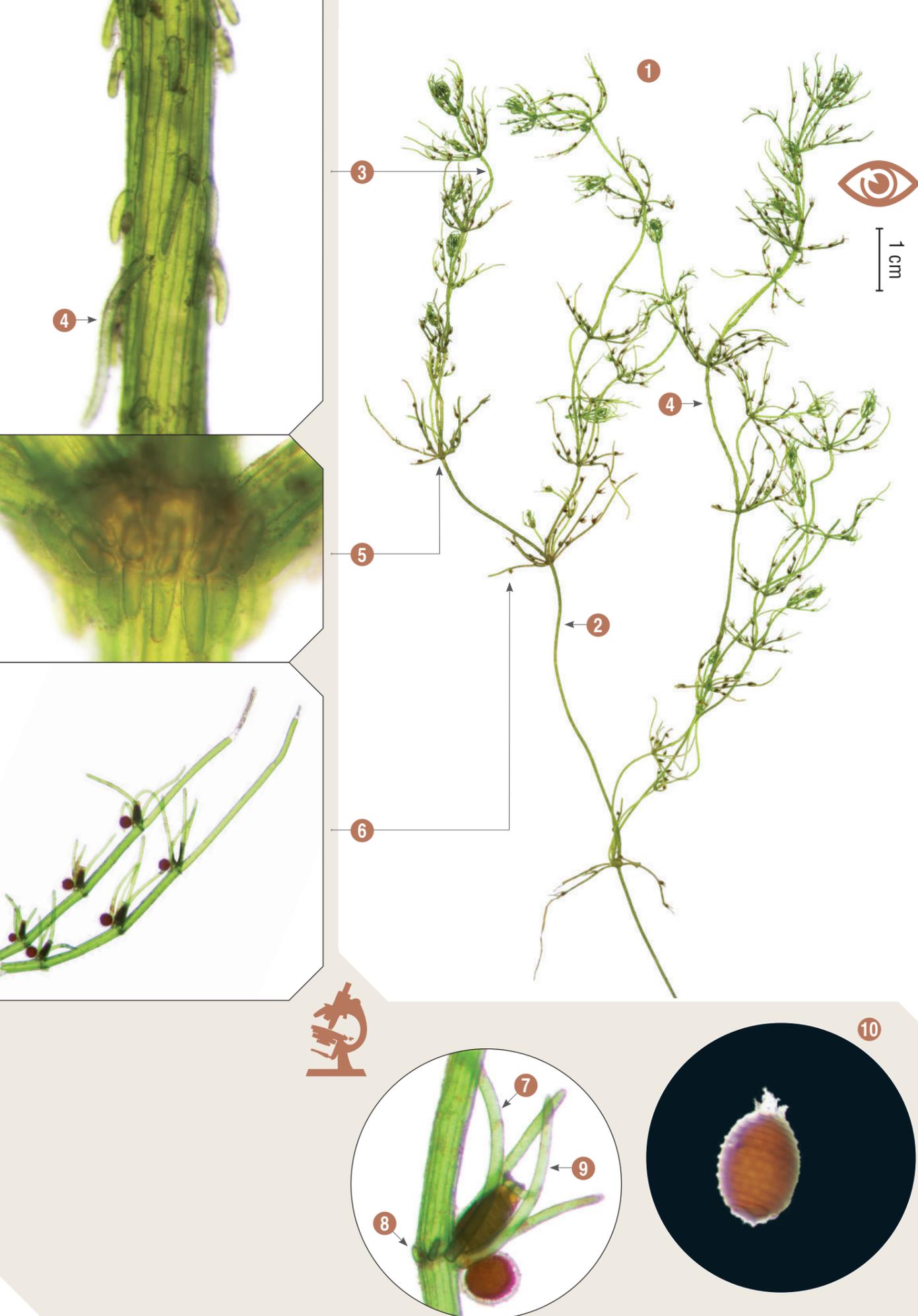
Taxon à caractère **pionnier**, se développant dans les eaux calcaires, souvent en mélange avec le taxon type, préférentiellement dans les **petites pièces d'eau peu profondes** temporaires ou permanentes, à fond minéral ou vaseux : mares, sources, marnières, ruisselets...

Phytosociologie

Profil phytosociologique semblable à celui du taxon type.

Répartition

Taxon connu, à l'état disséminé, dans les régions calcaires d'Europe.

Chara vulgaris f. *subhispida* Mig.= *Chara vulgaris* var. *hispidula* (A. Br.) R. D. W. p. p.**Identification****Morphologie générale**

Plante de taille moyenne, habituellement haute de 10 à 30 cm [1], d'allure sinueuse, plus ou moins incrustée, vert foncé à vert grisâtre.

Axe grêle à modérément épais ($\pm 0,5$ mm) [2].

Verticilles bien développés, séparés par des entrenœuds 1 à 2 fois plus longs que les phylloïdes.

**Cortication**

Cortication diplostique [3], typiquement **aulacanthée** dans les entrenœuds supérieurs devenant **isostique** dans les entrenœuds inférieurs.

Acicules

Acicules **abondantes dans les entrenœuds supérieurs, plus éparses vers la base de la plante, visibles à l'œil nu, atteignant le diamètre de l'axe ou plus longues** [4].

Stipulodes

Stipulodes bien développés [5], ovoïdes, obtus, la série supérieure légèrement plus longue que l'inférieure.

Rameaux

6-8 rameaux par verticille, incurvés, flexueux, pouvant atteindre 1,2 cm de longueur (CORILLION, 1975), formés de 4-8 segments, les 2-3 terminaux acortiqués [6].

5 cellules-bractées, les 2 adaxiales [7] atteignant ou dépassant l'oogone, les abaxiales globuleuses [8].

2 bractéoles allongées dépassant l'oogone [9].

Gamétanges et oospores

Taxon monoïque, oogones, anthéridies et oospores [10] semblables à celles du taxon type.

Variabilité, confusions possibles, commentaires

Cette variation hispide de *Chara vulgaris* trouve son homologue dans la var. *hispidula* de *Chara contraria*.

Nous reprenons ici la conception de MIGULA (1897), reposant sur la dichotomie initiale séparant les plantes aulacanthées des plantes tylacanthées en deux taxons, *Chara vulgaris* et *Ch. contraria*. Cette distinction semble, actuellement, bénéficier d'un certain consensus bien qu'elle ait fait l'objet de discussions (J. GROVES & BULLOCK-WEBSTER *in* MOORE, 1986 ; WOOD & IMAHORI, 1965). Elle est reprise par KRAUSE (1997). La var. *hispidula* telle qu'elle est définie chez plusieurs auteurs (WOOD & IMAHORI, 1965 ; CORILLION, 1975 ; MOORE, 1986 ; COMPERE 1992), est un concept plus large rassemblant des populations à acicules allongées indifféremment aulacanthées, isostiques ou tylacanthées. Cette acception élargie inclut donc *Chara vulgaris* f. *subhispida* Mig. et *Chara contraria* var. *hispidula* A. Br.

Chara vulgaris f. *hispidula* se rapproche de la var. *longibracteata* car elle montre souvent des cellules-bractées et des bractéoles nettement plus longues que l'oogone, pouvant atteindre 3 mm. Des formes de passage entre ces diverses variations et l'espèce-type semblent exister.

Habitat**Écologie**

Profil écologique *a priori* semblable à celui du taxon-type : plante pionnière colonisant les petites pièces d'eau temporaires ou permanentes, dans des eaux alcalines.

Phytosociologie

Taxon participant, en mélange avec le taxon type, au *Charetum vulgaris* Corillion 1957 et, éventuellement, à d'autres communautés pionnières d'eaux carbonatées.

Répartition

Taxon à répartition européenne et nord-africaine d'après CORILLION (1975).



Identification



Morphologie générale

Plante de taille moyenne à grande, habituellement haute de 10 à 30 cm, pouvant atteindre 50 cm, d'allure rigide [1], habituellement **très incrustée**, vert grisâtre. **Axe assez robuste** [2] mais n'atteignant pas 1 mm de diamètre (cf. *Chara vulgaris* var. *crassicaulis*). Verticilles courts relativement à la robustesse de l'axe, séparés par des entrenœuds 2 à 4 fois plus longs que les rameaux.



Cortication

Cortication diplostique, **fortement aulacanthée** [3].

Acicules

Acicules allongées, caduques, atteignant ou dépassant le diamètre de l'axe, mais peu visibles à l'œil nu, orientées vers le bas et **plaquées le long des sillons formés par les filaments corticants primaires** [4].

Stipulodes

Stipulodes bien développés en deux séries égales, ovoïdes, obtus.

Rameaux

Habituellement 8 rameaux par verticille, **assez courts**, incurvés, flexueux [5] les supérieurs redressés contre l'axe. 5 cellules-bractées, les 2 adaxiales atteignant ou dépassant l'oogone, les abaxiales globuleuses ; 2 bractéoles semblables aux cellules-bractées adaxiales.

Gamétanges et oospores

Taxon monoïque, oogones [6], anthéridies [7] et oospores [8] semblables à celles du taxon type.



Mare phréatique en bordure du Rhin ; colonie d'*Hippuris vulgaris* surmontant un peuplement de *Chara vulgaris* var. *papillata*.

Habitat

Écologie

D'après MOORE (1986), ce taxon se développe dans une large gamme d'habitats (mares, fossés, étangs, lacs, cours d'eau) préférentiellement dans des eaux fortement carbonatées. Observé dans le Jura dans des mares et des ruissellements dans des bas-marais ou, en Alsace, dans des annexes phréatiques du Rhin.

Phytosociologie

Ce taxon semble peu reconnu en Europe continentale et ses préférences phytosociologiques restent à définir.

Répartition

Taxon surtout observé dans le Royaume-Uni, méconnu ailleurs, occasionnellement signalé en Allemagne, en France et en Espagne. Semble disséminé dans le nord-est de la France ; à rechercher...

Variabilité, confusions possibles, commentaires

La description de ce taxon est reprise de celle de MOORE (1986) ; elle paraît concorder avec certaines populations de *Chara vulgaris* observées en Franche-Comté et en Alsace, caractérisées par une cortication nettement aulacanthée et des acicules allongées, plaquées contre l'axe. Ce taxon n'est cependant que peu mentionné dans les flores continentales (non cité par CORILLION, 1975 ; COMPÈRE, 1992 ; KRAUSE, 1996...) ; CORILLION (1957) mentionne la var. *papillata* mais en lui attribuant des acicules étalées, ce qui évoquerait plutôt *Chara vulgaris* f. *subhispidata* (fiche Ch1c) avec laquelle la var. *papillata* présente sans doute des affinités.

Cette variation, quoique moins robuste, se rapproche également, par certains caractères, de *Chara vulgaris* var. *crassicaulis* : axe épais, fortement aulacanthé et rameaux relativement courts.



Chara contraria A. Br. ex Kütz.= *Ch. contraria* subsp. *contraria* (A. Br. ex Kütz.) A. Br.= *Ch. foetida* var. *contraria* (A. Br. ex Kütz.) Cosson & Germain= *Ch. vulgaris* var. *contraria* (A. Br. ex Kütz.) J. A. Moore= *Ch. vulgaris* var. *vulgaris* f. *contraria* (A. Br.) R. D. W.

Identification



Morphologie générale

Plante de taille moyenne à petite (5-30 cm) [1], souvent fortement incrustée, vert olivâtre à vert grisâtre.

Axe grêle à modérément épais, habituellement d'à peu près 0,5 mm de diamètre [2].

Verticilles espacés par des entrenœuds 2 à 4 fois plus longs que les rameaux.

Rameaux d'aspect un peu flexueux [3].



Cortication

Cortication **diplostique, tylacanthée** [4].

Acicules

Acicules **solitaires**, variables, habituellement **courtes et arrondies** [5], occasionnellement bien développées dans les jeunes entrenœuds.

Stipulodes

Stipulodes en deux séries, variables, habituellement courts, obtus [6], parfois faiblement développés, ceux du cycle supérieur plus longs.

Rameaux

6-10 rameaux par verticille, assez grêles, plus ou moins flexueux, formés de 4-7 segments, les 1-3 terminaux acortiqués [7].

5 cellules-bractées, les adaxiales allongées [8], dépassant l'oogone, les abaxiales très courtes, réduites à des papilles [9].

2 bractéoles plus longues que les cellules bractées adaxiales, acuminées [10].

Gamétanges

Taxon **monoïque**.

Gamétanges mâles et femelles conjoints, disposés sur les 1-4 premiers nœuds de rameaux fertiles.

Oogones solitaires [11], occasionnellement géminées, de 0,40 à 0,60 mm de diamètre.

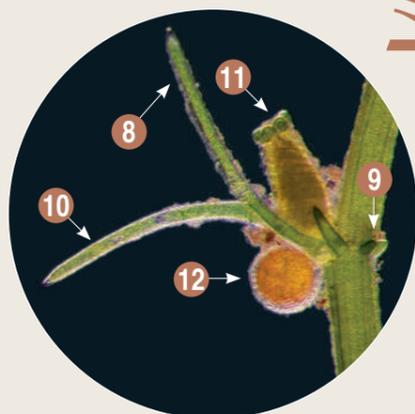
Anthéridies solitaires [12], de 0,25 à 0,45 mm de diamètre.

Oospores

Oospores ellipsoïdes à cylindriques, de 0,30 à 0,45 mm de diamètre, brun foncé à noires [13], à 11-14 crêtes légèrement saillantes.



Individu à cortication incomplète, filaments secondaires non développés.



Variabilité, confusions possibles, commentaires

Ce taxon a été diversement interprété comme en témoigne l'abondance de la synonymie ; certains auteurs l'ont assimilé à une variété de *Chara vulgaris* (MOORE, 1986 ; COMPÈRE, 1992) voire à une simple forme (WOOD & IMAHORI, 1965) ; un consensus semble se dégager actuellement pour lui attribuer un rang spécifique, ce qui s'accorde avec une niche écologique assez distincte de celle de *Ch. vulgaris*.

Chara contraria présente une assez forte variabilité ayant donné lieu à la création de nombreuses variétés et formes (MIGULA, 1897). Parmi celles-ci on peut retenir :

– des formes à cortication partielle dont les filaments corticants secondaires sont incomplètement développés [14] ; les formes extrêmes se rapprochent de *Chara denudata* A. Br., cette dernière dérivant probablement de *Ch. contraria*.

– la var. *hispidula*, répandue d'après KRAUSE (1997), qui se distingue par ses longues acicules (cf. fiche Ch2b). On notera que l'holotype de *Ch. contraria* représenté dans WOOD & IMAHORI (1964) montre des acicules bien développées au niveau des jeunes entrenœuds ; il s'agit d'un phénomène fréquemment observé chez plusieurs taxons (*Chara vulgaris*, obs. pers.). Le diagnostic de la var. *hispidula* est donc à réserver aux individus présentant des acicules allongées sur la plupart des entrenœuds.

Habitat

Écologie

Chara contraria peuple préférentiellement les grandes pièces d'eaux carbonatées à caractère méso-eutrophe (BOISSEZON, 2008). Dans l'arc jurassien, l'espèce est surtout fréquente dans les grands lacs où elle se développe dans une large gamme de profondeurs, variant de 0,5 à près d'une dizaine de mètres. On peut l'observer, plus rarement, dans des dépressions de bas-marais de l'arc jurassien ou dans des dépendances phréatiques du Rhin. Dans l'ensemble, *Ch. contraria* semble plus sténoèce que *Ch. vulgaris* mais elle s'en distingue surtout pas son type d'habitat lié à un mode de peuplement plus pérenne.

Phytosociologie

CORILLON (1957) a défini un *Charetum contrariae*, à partir de relevés réalisés dans l'Anjou, le Jura et les Alpes ; cette communauté, qui semble largement répandue, peuple les eaux fortement carbonatées, éventuellement profondes, plus ou moins permanentes ; elle est dominée par *Ch. contraria* accompagnée de *Ch. aspera*. *Ch. contraria* est également fréquente dans une forme locale du *Charetum strigosae* Damska 1966, propre aux lacs jurassiens, caractérisée par *Ch. strigosa* var. *longispina*. Elle participe également à diverses associations dominées par *Chara major* (*Charetum hispidae* Corillion 1957) ou par *Chara aspera* (*Charetum asperae* Corillion 1957). Dans les eaux très carbonatées de certaines mares phréatiques de la plaine rhénane, elle peut également s'insérer dans des combinaisons dominées par *Tolypella* sp. pl. et *Chara vulgaris*.

Répartition

Chara contraria est un taxon cosmopolite, plus particulièrement répandu dans l'hémisphère nord (KRAUSE, 1997). Il semble assez commun en France dans les régions calcaires mais il est possible qu'il soit encore méconnu à cause de son ancienne assimilation à *Ch. vulgaris*. Dans le Nord-Est, *Ch. contraria* est commun dans les lacs jurassiens et semble également assez répandu en Alsace, dans les dépendances du Rhin (données Soc. Bot. Alsace et obs. pers.).

Chara contraria var. *hispidula* A. Br.= *Chara contraria* f. *hispidula* (A. Br.) A. Br.= *Chara vulgaris* f. *hispidula* (A. Br.) R. D. W. p.p.= *Chara vulgaris* var. *vulgaris* f. *hispidula* (A. Br.) R. D. W. p.p.

Identification

Morphologie

Chara contraria var. *hispidula* présente le même aspect général que le taxon type ; il s'en distingue par :

- des acicules bien développées sur l'ensemble des entrenœuds et dont la longueur approche ou dépasse le diamètre de l'axe [1] ;
- des stipulodes et des cellules-bractées plus allongés [2] (MIGULA, 1897)

Variabilité, confusions possibles, commentaires

Dans le groupe *Ch. vulgaris*, il apparaît que la hiérarchisation des caractères taxonomiques a sensiblement différencié entre les auteurs « atlantiques » et « médio-européens » :

- dans les clés de CORILLON (1975) ou de MOORE (1986) le développement des acicules est privilégié ; les individus présentant des acicules allongées, atteignant ou dépassant le diamètre de l'axe, sont classés sous *Ch. hispidula* A. Br. ou sous *Ch. vulgaris* var. *hispidula* (A. Br.) J. A Moore, la cortication des individus pouvant être indifféremment aulacanthée, isostique ou tylacanthée ;
- chez MIGULA (1897), MAGNIN (1904), KRAUSE (1997), les caractéristiques de la cortication prédominent : *Ch. contraria* est nettement séparée de *Ch. vulgaris* s.s. par sa cortication tylacanthée ; au sein des deux taxons sont distinguées diverses variations dont des variétés ou des formes à acicules allongées : var. *hispidula* chez *Ch. contraria* et f. *subhispidula* chez *Ch. vulgaris*.

Ainsi, la dénomination *Ch. hispidula* recouvre-t-elle, selon les auteurs, des acceptions sensiblement différentes. Les conceptions actuelles (MOORE, 1986, réimp. 2005, KRAUSE, 1997) tendent à restreindre l'extension de ce taxon aux formes hispides et tylacanthées et à le subordonner à *Chara contraria* sous l'acception *Chara contraria* var. *hispidula* A. Br. ; les plantes aulacanthées ou isostiques à acicules développées sont subordonnées à *Chara vulgaris* sous le nom de *Chara vulgaris* var. *subhispidula* A. Br. (ou f. *subhispidula*).



lac de l'Entonnoir, Bouverans (25).

Habitat

Écologie et phytosociologie

Tel qu'il est conçu ici, ce taxon semble partager les mêmes milieux que la variété typique ; dans l'arc jurassien, *Ch. contraria* var. *hispidula* s'insère dans un groupement lacustre de moyenne altitude à *Chara strigosa* var. *longispina* et *Chara contraria*, assimilé au *Charetum strigosae* Damska 1966, dans lequel elle peut être, localement, dominante.

Répartition

L'aire de répartition suit, vraisemblablement, celle du taxon type ; KRAUSE (1997) l'estime largement répandue.



Chara intermedia A. Br.

= *Chara aculeolata* Kütz. in Reich.

= *Chara hispida* var. *major* f. *intermedia* (A. Br.) R. D. W.

Identification



Morphologie générale

Grande plante, assez robuste, de 30 à 80 cm de hauteur [1], **habituellement très incrustée** de calcaire, rêche au toucher, vert grisâtre à brun jaune.

Axe épais, de 0,6 à 1,8 mm de diamètre [2] (KRAUSE, 1997). Entrenœuds allongés, jusqu'à 15 cm de longueur, 2 à 4 fois plus longs que les phylloïdes (CORILLION, 1975).



Cortication

Cortication **diplostique, tylacanthée**, au moins au niveau des jeunes entrenœuds [3], pouvant devenir aulacanthée dans les entrenœuds inférieurs.

Acicules

Acicules éparses, **solitaires ou fasciculées par 2-3, courts, épaisses, acuminées, en forme d'aiguillons crochus** [4].

Stipulodes

Stipulodes **bien développés**, cylindriques, aigus, atteignant 0,6 mm de longueur, organisés en deux verticilles, ceux de la série supérieure généralement plus longs.

Rameaux

8-9 rameaux par verticille, dressés ou étalés, formés de 5-8 segments, les 1-3 terminaux acortiqués [5].

Habituellement 5 cellules-bractées, les adaxiales allongées, aiguës, égalant ou dépassant l'oogone, les abaxiales courtes et coniques.

2 bractéoles allongées, égalant ou dépassant l'oogone.

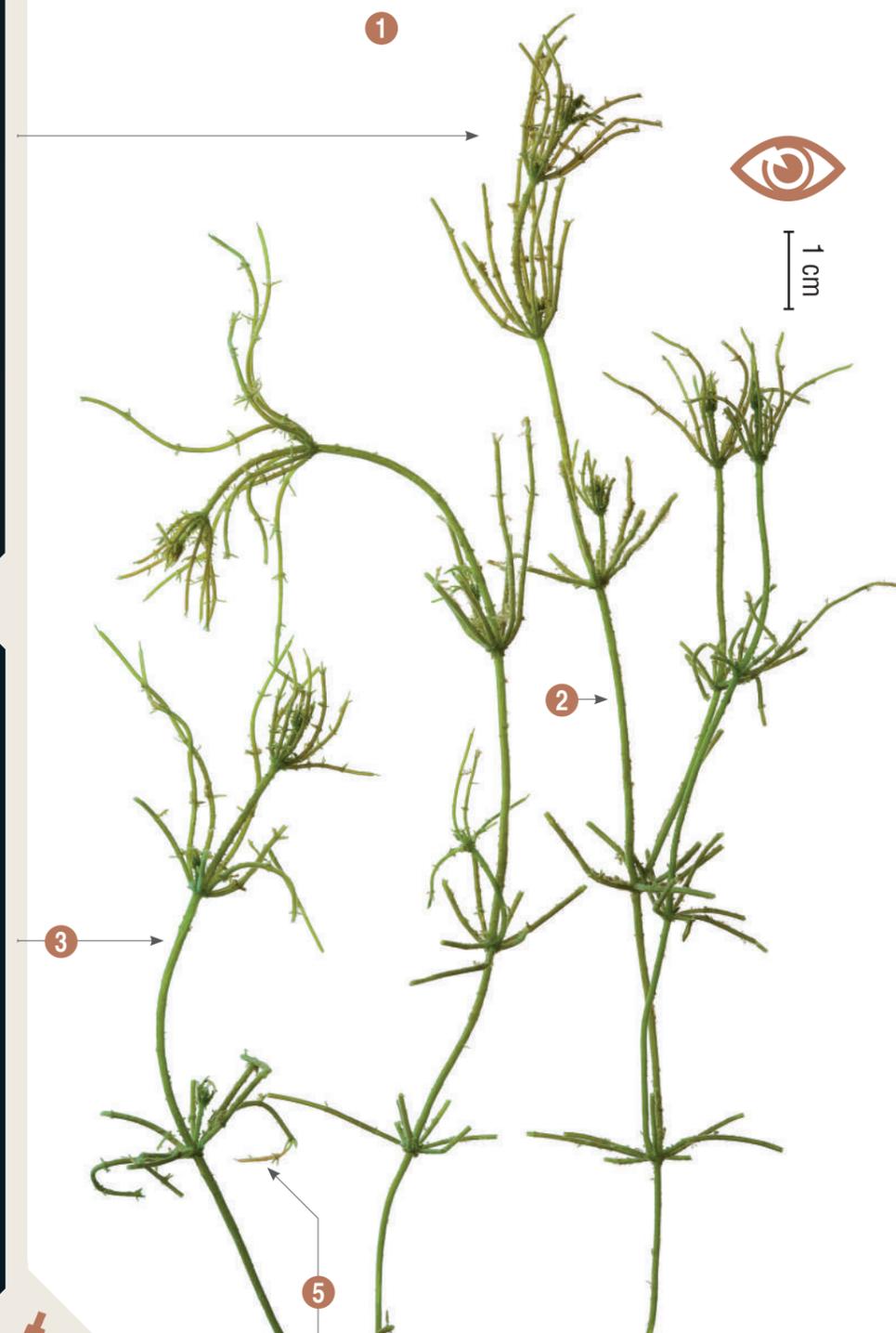
Gamétanges

Taxon **monoïque**.

Gamétanges mâles et femelles conjoints ou disjoints, disposés sur les 3-4 premiers nœuds des phylloïdes fertiles. Oogones solitaires, rarement géminées, de diamètre compris entre 0,7 et 0,9 mm. Anthéridies solitaires, de diamètre supérieur ou égal à 0,5 mm.

Oospores

Oospores ovoïdes, de 0,4 à 0,5 mm de diamètre, brun foncé à noires, à 11-13 crêtes proéminentes.



Variabilité, confusions possibles, remarques

CORILLION (1975) et MOORE (1986) insistent sur les risques de confusion de certains individus grêles de *Chara intermedia*, à acicules solitaires, avec des formes robustes de *Ch. vulgaris*. Les individus bien développés s'en distinguent aisément par la présence de faisceaux de 2-3 acicules crochus mélangées à des acicules solitaires et par le développement des stipulodes, beaucoup plus allongés que chez *Ch. vulgaris*.

Ch. intermedia pourrait être également confondue avec une petite forme de *Ch. major* dont elle se distingue par un aspect beaucoup moins hispide, les acicules étant sensiblement plus courtes et moins denses, et par la cortication tylacanthée.

Les peuplements récemment observés dans le lac de Remoray (25) se reconnaissent à leur couleur brun ocre. Cette pigmentation particulière correspondrait à un mécanisme de protection contre les radiations solaires, observé chez cette espèce et mettant en œuvre des caroténoïdes (SCHNEIDER *et al.*, 2006 in BOISSEZON, 2008).

Habitat

Écologie

D'après KRAUSE (1996), *Chara intermedia* est fréquente dans les lacs périalpins aux eaux profondes et claires ; elle peut également peupler l'amont de petits cours d'eau mésotrophes, comme on peut l'observer dans le Ried alsacien. Selon BOISSEZON (2008), l'espèce serait nettement liée aux eaux mésotrophes.

Phytosociologie

Le *Charetum intermediae* existe sous plusieurs attributions (FIAJALKOWSKI, 1960 ; DAMBSKA, 1966 ; MELZER, 1977) qu'il conviendrait d'élucider. Chez DAMBSKA (1966) l'association est issue de la scission du *Magnocharetum aculeolatae* initial de CORILLION (1957), défini par le taxon collectif *Chara aculeolata* (englobant *Ch. polyacantha* et *Ch. intermedia*) en deux groupements, le *Charetum polyacanthae* Damska 1966 prov. et le *Charetum aculeolatae* Damska 1966 prov. (= *Charetum intermediae*). Il s'agit d'une association pérenne des eaux méso-oligotrophes carbonatées. Dans le lac de Remoray (25), *Ch. intermedia* forme de grands herbiers presque monospécifiques dans lesquels peut localement s'insérer *Ch. major*.

Répartition

Taxon cosmopolite, plus répandu dans l'hémisphère nord. Connu du sud de la Scandinavie aux Balkans, plus particulièrement en Europe centrale (KRAUSE, 1997). Espèce probablement méconnue en France, signalé par KRAUSE (1997) en Alsace, récemment découverte dans le département du Doubs, dans le lac de Remoray (BAILLY, 2007).

Lac de Remoray (Labergement Sainte-Marie, 25), peuplement de *Chara intermedia*.

Chara major Vaillant

= *Chara hispida* auct. non L.= *Chara hispida* (L.) Hartm.= *Chara hispida* var. *major* (Hartm.) R. D. W.

Identification



Morphologie générale

Grande plante, très robuste [1] (une des plus grandes espèces de la flore européenne), atteignant 1 mètre de hauteur, **habituellement très incrustée de calcaire, rêche au toucher, très hispide [2]**, vert foncé à grisâtre (souvent, les parties jeunes, encore vertes, émergent d'une longue partie basale complètement calcifiée).

Axe épais [3], de 1 à 4 mm de diamètre.

Entrenœuds allongés, de 5-10 cm de longueur, 1 à 2 fois plus longs que les rameaux, tordus en spirale.



Cortication

Cortication **diplostique**, typiquement **aulacanthée [4]** au niveau des jeunes entrenœuds, parfois à tendance isostique dans les entrenœuds sous-jacents.

Acicules

Axes hérissés de **nombreux acicules, généralement groupés par 2-3-(4)**, rarement solitaires, coniques, aiguës, **étalés**, longs de 0,25 à 1 mm [5]. Caduques, ils se détachent facilement, les parties anciennes de la plante apparaissant dégarnies.

Stipulodes

Stipulodes bien développés, cylindriques, atteignant 1 mm de longueur, organisés en deux verticilles [6], ceux de la série supérieure généralement plus longs.

Rameaux

6-11 rameaux par verticille, droits ou légèrement arqués vers le sommet de l'axe, formés de 5-9 segments, les 1-3 terminaux acortiqués [7].

5-7 cellules-bractées, les adaxiales [8] atteignant ou dépassant l'oogone, les abaxiales plus courtes [9].

2 bractéoles semblables aux cellules-bractées adaxiales [10].

Gamétanges

Taxon **monoïque** (mais la maturité de gamétanges peut-être décalée comme illustré ci-contre).

Gamétanges mâles et femelles conjoints, disposés sur les 4-5 premiers nœuds des phylloïdes fertiles.

Oogones solitaires [11], grandes, de 0,65 à 0,85 mm de diamètre.

Anthéridies solitaires [12], de 0,40 à 0,60 mm de diamètre.

Oospores

Oospores ovoïdes, de 0,45 à 0,65 mm de diamètre, noires à maturité, à 12-15 crêtes peu saillantes [13].

Variabilité, confusions possibles, remarques

Nous avons préféré, pour éviter toute ambiguïté, utiliser le binôme *Chara major* Vaillant ; chez les anciens auteurs (MAGNIN, 1904) et, plus récemment, chez KRAUSE (1997), ce taxon est nommé *Chara hispida* L. ; or, selon WOOD & IMAHORI (1965), le spécimen initialement décrit par Linné correspondrait à une plante de taille moyenne, à cortication tylacanthée ou isostique ; ce taxon s'accorde avec le *Chara hispida* L., 1753 décrit dans CORILLION (1975) ou avec le *Chara hispida* var. *hispida* décrit chez MOORE (1986). Il présente beaucoup d'affinités avec *Ch. polyacantha* (fiche An02). Le taxon décrit par A. Magnin ou par W. Krause, robuste et nettement aulacanthé, correspond à *Chara hispida* var. *major* (Hartm.) Wood. Ce taxon est répandu dans le Nord-Est alors que nous n'avons pas eu l'occasion d'observer *Ch. hispida sensu stricto* qui semble localement rare ou absent. Ce taxon est cependant cité dans la vallée du Rhône, en amont de Lyon (BORNETTE, 1994, 1996) et serait à rechercher dans le Nord-Est.

Ch. major est, par ailleurs, un taxon d'identification aisée, pas sa robustesse, ses acicules étalés groupés en faisceau et sa cortication aulacanthée. Localement, des possibilités de confusion existent surtout avec *Chara rudis* (cf. fiche Ch05). *Ch. rudis* se distingue par :
- sa cortication plus fortement tylacanthée par rapport à celle de *Ch. major*, les filaments corticants secondaires, très élargis, pouvant partiellement recouvrir et masquer les filaments primaires.
- des acicules plus courtes, fréquemment gémées et situées l'un au-dessus de l'autre, paraissant plus ou moins alignées le long des sillons de l'axe.

Habitat

Écologie

Chara major est une espèce des eaux très carbonatées, moyennement profondes à profondes. On peut la trouver dans des petites pièces d'eau (anciens bras du Rhin alimentés par des apports phréatiques...) mais elle est surtout caractéristique de la végétation benthique des lacs calcaires dans lesquels elle peut former des herbiers monospécifiques très denses, pérennes et de grande extension.

Phytosociologie

Chara major caractérise le *Charetum hispidae* Corillion 1957, au sein de l'alliance du *Charion fragilis* Krause 1964 ; cette alliance regroupe les associations de Charophytes peuplant les eaux permanentes oligo-mésotrophes calcaïques. L'association du *Charetum hispidae*, souvent hyper-dominée par l'espèce caractéristique, est habituellement monospécifique ; dans les lacs jurassiens, *Ch. major* peut également participer, lorsqu'il est disséminé, au *Charetum strigosae* Dambaska 1966, ou, dans les eaux peu profondes, au *Charetum asperae* Corillion 1957.

Répartition

Taxon répandu dans l'hémisphère nord, de la Sibérie à l'Afrique du Nord (CORILLION, 1975). Assez largement répandu en France dans les régions calcaires. Fréquent dans les lacs jurassiens et régulièrement observé dans les eaux phréatiques de la plaine rhénane.



Chara rudis A. Br. in Leonh.= *C. hispida* var. *rudis* A. Br. in A. Br.= *C. hispida* subsp. *rudis* A. Br. & Nordst.= *C. major* subsp. *rudis* Hy, 1913= *C. hispida* var. *major* f. *rudis* (A. Br.) R. D. W.*Identification***Morphologie générale**

Plante robuste, atteignant 50 à 70 cm de hauteur, souvent incrustée, rugueuse au toucher, vert foncé à grisâtre [1].
Axe épais, de 1 à 2 mm de diamètre [2].
Entrenœuds allongés, de 5-10 cm de longueur, 1,5 à 2 fois plus longs que les phylloïdes.

**Cortication**

Cortication **diplostique**, très fortement **aulacanthée**, les **polysiphons secondaires très larges [3] débordant et recouvrant partiellement les polysiphons primaires**, ceux-ci formant des sillons.

Acicules

Acicules nombreuses, surtout dans les premiers entrenœuds, rarement solitaires, **habituellement groupées par 2 ou 3, typiquement géminées et prostrées contre l'axe [4]** où elles apparaissent **alignées verticalement** le long des sillons définis par les polysiphons primaires.

Stipulodes

Stipulodes bien développées [5], en deux séries égales, cylindriques à extrémité émousée.

Rameaux

7-10 rameaux par verticille, droits ou arqués vers le sommet de l'axe, souvent un peu flexueux, formés de 6-8 segments, les 1-3 terminaux acortiqués [6].
5-6 cellules-bractées, les adaxiales ne dépassant pas l'oogone, les abaxiales beaucoup plus courtes.
2 bractéoles semblables aux cellules-bractées adaxiales plus courtes que l'oogone.

Gamétanges

Taxon monoïque (oogones immatures sur l'illustration). Gamétanges mâles et femelles conjoints, disposés sur les 3-4 premiers nœuds des phylloïdes fertiles.
Oogones solitaires, grandes, de 0,6 à 0,7 mm de diamètre. Anthéridies solitaires [7], de 0,4 à 0,5 mm de diamètre.

Oospores

Oospores ovoïdes, brun foncé, de 0,4 à 0,5 mm de diamètre, à 10-13 crêtes proéminentes, légèrement ailées (CORILLION, 1975).

Variabilité, confusions possibles, remarques

Chara rudis est très proche de *Chara major* et est probablement méconnue à la suite de confusions avec cette dernière ; il s'en distingue par les caractères suivants :

- caractère tylacanthé généralement plus prononcé avec un développement très important des polysiphons secondaires, les polysiphons primaires formant d'étroits sillons ;
- acicules typiquement géminées, prostrées et alignées le long des sillons formés par les polysiphons primaires, alors qu'elles sont généralement groupées par 3-4 chez *Ch. major* et redressées ;
- cellules-bractées et bractéoles plus courtes chez *Ch. rudis*, ne dépassant pas l'oogone.

*Habitat***Écologie**

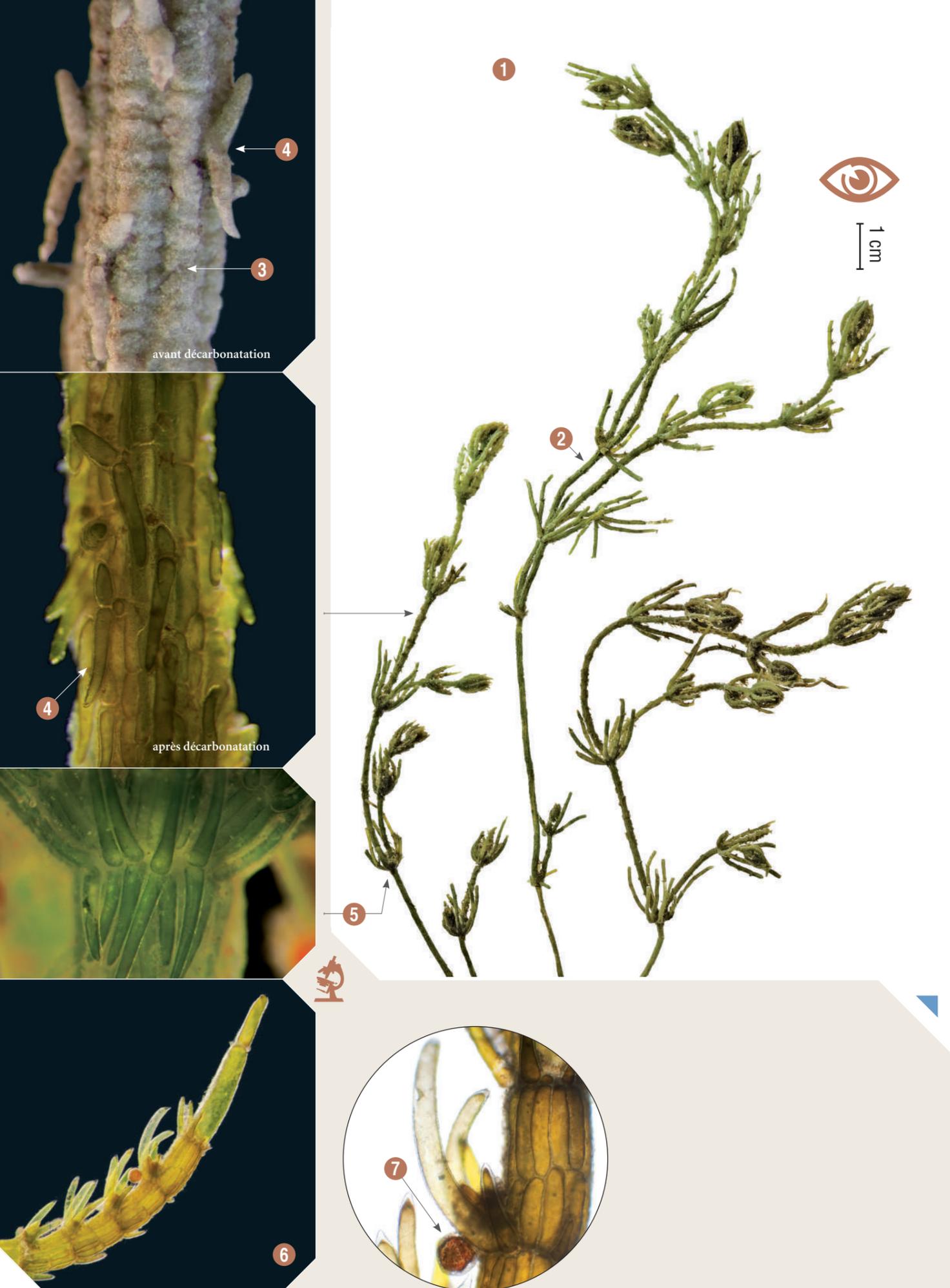
Écologie proche de celle de *Ch. major* : habituellement lacs mais aussi cours d'eau à eaux lentes, dans des eaux alcalines à carbonatées, mésotrophes.

Phytosociologie

Chara rudis semble avoir un profil phytosociologique proche de celui de *Ch. major* ; dans les lacs jurassiens, elle participe, rarement et à l'état disséminé, aux formations dominées par cette dernière (*Charetum hispidae* Corillion 1957) et au *Charetum strigosae* Damska 1966. Un *Charetum rudis* Damska 1966 a été décrit en Pologne. *Ch. rudis* y domine un herbier où elle est fréquemment accompagnée de *Ch. tomentosa* ou de *Ch. globularis*.

Répartition

En l'état actuel des connaissances, *Chara rudis* semble avoir une aire plus restreinte que celle de *Ch. major*, limitée à l'Europe du Nord : Irlande, Royaume-Uni, Allemagne septentrionale, Russie, France... L'espèce a été observée ponctuellement en Franche-Comté, dans un bras de la rivière Dugeon et dans le lac de Remoray (BAILLY *et al.*, 2007).



Chara globularis Thuill.= *Chara capillacea* Thuill.= *Chara fragilis* Desv. in Lois.= *Chara hedwigii* Ag. in Bruz.= *Chara globularis* f. *globularis* R. D. W.= *Chara globularis* var. *globularis* f. *globularis* R. D. W.**Identification****Morphologie générale**

Plante grêle, élégante [1], habituellement haute de 10-30 cm mais pouvant atteindre 60 cm, souple et non incrustée ou plus ou moins fortement incrustée et rigide selon la station.

Axe habituellement grêle [2], ne dépassant pas 0,75 mm de diamètre, parfois plus épais, jusqu'à 1,4 mm, chez certaines formes robustes.

Verticilles habituellement courts et nettement séparés par des entrenœuds 1 à 4 fois plus longs que les phylloïdes.

**Cortication**

Espèce **triplostique, isostique** [3].

Acicules

Acicules **non développées, ou rudimentaires**, solitaires et réduites à une **petite papille globuleuse** [4].

Stipulodes

Stipulodes peu développés, souvent réduits à une double série de petites bosses [5].

Rameaux

7-10 rameaux par verticilles, **souvent dressés et incurvés en pinceau vers l'extrémité** de l'axe, composés de 4-9 segments dont les 1-3 terminaux acortiqués [6]. Segments souvent séparés par des cloisons plus sombres, bien distinctes et alignées au niveau des jeunes rameaux.

4-7 cellules-bractées, les adaxiales [7] bien développées, acuminées, pouvant atteindre ou dépasser la longueur de l'oogone ; cellules-bractées abaxiales [8] rudimentaires ou nulles.

2 bractéoles [9], plus courtes ou plus longues que l'oogone.

Gamétanges

Taxon **monoïque**.

Gamétanges mâles et femelles conjoints, développés au niveau des 1-5 premiers nœuds des phylloïdes.

Oogones solitaires, de 0,5 à 0,7 mm de diamètre [10].

Anthéridies solitaires, de 0,35 à 0,50 mm de diamètre [11].

Oospores

Oospores ellipsoïdes, noires, à 10-12 crêtes, de 0,35 à 0,50 mm de diamètre [12].

Divers

Bulbilles occasionnelles.

Variabilité, confusions possibles, remarques

Espèce très polymorphe (W. Migula en a décrit 38 formes !), les variations portant sur la taille, le développement des cellules-bractées ou des stipulodes... KRAUSE (1997) en retient trois formes principales :

- une forme typique des eaux permanentes, assez robuste, ramifiée, habituellement très fertile [13] ;
- une forme pionnière, courte et fragile, colonisant les petits plans d'eau temporaire ;
- une forme des eaux profondes ou des eaux courantes, à port élané, souvent stérile [14].

Chara delicatula (fiche Ch07) est un taxon très proche, interprété par certains auteurs (WOOD & IMAHORI, 1965 ; MOOR, 1986) comme une variété (*Chara globularis* var. *virgata* [Kütz.] R. D. W.) de *Ch. globularis*. Les deux taxons diffèrent par les caractères suivants :

- cortication isostique chez *C. globularis*, tylacanthée chez *C. delicatula* ;
- stipulodes souvent rudimentaires chez *C. globularis*, mieux développés et inégaux chez *Ch. delicatula*, la série supérieure sensiblement plus longue ;
- acicules absentes ou rudimentaires chez *Ch. globularis*, plus ou moins développées chez *Ch. delicatula*, globuleuses, en forme de petites perles et bien visibles dans les entrenœuds supérieurs chez les individus les plus typiques.

Parmi ces critères, la cortication et le développement des stipulodes semblent les plus discriminants.

Habitat**Écologie**

Taxon fréquent dans les eaux peu profondes, permanentes ou temporaires (mares, étangs, gravières, sources, dépressions de bas-marais, ruisseaux à eaux lentes, bassins artificiels...), plus rare dans les lacs où il peut être remplacé par *Ch. delicatula*. Plante montrant une large tolérance relativement à la minéralité de l'eau, pouvant se développer dans des milieux faiblement acides, neutres à fortement carbonatés et relativement tolérante à l'eutrophisation, peuplant des eaux oligotrophes à hypertrophes (VUILLEMENOT & HANS, 2006). Taxon supportant, par ailleurs, les faibles luminosités et les eaux froides, résistant au gel.

Phytosociologie

Chara globularis caractérise le *Charetum fragilis* Corillon 1957, association souvent monospécifique, pérenne, des eaux oligo-mésotrophes carbonatées peu profondes ; mais étant donné sa large amplitude écologique, cette espèce peut être observée dans plusieurs autres associations du *Charion fragilis* ainsi que dans certains groupements d'eau peu minéralisée ou légèrement acide des *Nitelletalia flexilis* en compagnie de *Ch. braunii*, *Nitella mucronata*, *N. flexilis*...

Répartition

Chara globularis est une plante cosmopolite. Ce taxon, à large amplitude écologique et relativement tolérant quant à l'eutrophisation, est l'un des plus répandus en France avec *Ch. vulgaris*. C'est l'un des plus communs, avec *Chara vulgaris*, dans le Nord-Est.



Chara delicatula Ag. (non *C. delicatula* Desv. in Lois.)= *Chara virgata* Kütz., 1834= *Chara globularis* Thuill. var. *virgata* (Kütz.) R. D. W.**Identification****Morphologie générale**

Plante grêle, élégante, haute de 15-30 cm, souple et non incrustée [1] ou plus ou moins fortement incrustée et rigide selon la station. Axe grêle, ne dépassant pas 0,5 mm de diamètre [2]. Verticilles habituellement courts et nettement séparés par des entrenœuds 1 à 3 fois plus longs que les rameaux.

**Cortication**

Espèce triplostique, tylacanthée [3].

Acicules

Développement des acicules variable : les populations les plus typiques sont bien caractérisées par de petites acicules solitaires, sphériques, en forme de perle, repérables avec une forte loupe [4] ; on observe néanmoins des populations avec des acicules rudimentaires ou absentes qui se rapprochent, par ce caractère, de *Chara globularis* Thuill.

Stipulodes

Habituellement en double rangée avec la série supérieure mieux développée que l'inférieure [5]. Série supérieure composée de stipulodes assez allongés (jusqu'à 0,3 mm), obtus ; série inférieure formée de petits stipulodes globuleux à rudimentaires ou totalement absente.

Rameaux

6-9 rameaux par verticilles, droits ou fréquemment incurvés en forme de pinceau vers l'extrémité de l'axe, composés de (4)-6-7-(11) segments dont les 1-3 terminaux acortiqués [6]. Comme chez *Chara globularis*, segments souvent séparés par des cloisons plus sombres, bien distinctes et alignées au niveau des jeunes rameaux. 5-7 cellules-bractées, les adaxiales [7] bien développées, acuminées pouvant atteindre la longueur de l'oogone ; cellules-bractées abaxiales rudimentaires ou nulles [8]. 2 bractéoles [9], 1-2 fois plus longues que l'oogone.

Gamétanges

Taxon monoïque. Gamétanges mâles et femelles habituellement conjoints, parfois disjoints, développés au niveau des 1-4 premiers nœuds des phylloïdes. Oogones solitaires, de 0,50 à 0,70 mm de diamètre [10]. Anthéridies solitaires, de 0,35 à 0,55 mm de diamètre [11].

Oospores

Oospores ellipsoïdes, noires, de 0,40 à 0,60 mm de diamètre, à 12-14 crêtes [12].

Divers

Bulbilles fréquentes.

Variabilité, confusions possibles, remarques**Plante variable :**

– aspect général variant sensiblement selon le degré d'incrustation des individus ; on a pu observer, localement (Lac de l'Entonnoir, Doubs) des populations non incrustées reconnaissables parmi les autres Characées à leur allure élégante, flexueuse et à leur couleur d'un beau vert clair brillant. On observe, par ailleurs, des populations plus ou moins fortement incrustées, d'aspect rigide, de couleur grisâtre ;

– acicules sphériques, bien visibles, ou rudimentaires voire absentes.
– stipulodes plus ou moins développés avec une asymétrie plus ou moins marquée des deux séries.

Taxon très proche de *Chara globularis* et traité par certains auteurs (WOOD & IMAHORI ; 1965, MOORE, 1986) comme une variété de celle-ci (*Chara globularis* var. *virgata* [Kütz] R. D. W.). Il semble exister un gradient morphologique entre des populations très typées, nettement tylacanthées, à acicules et stipulodes bien développés, facilement attribuables à *Chara delicatula* et des populations à acicules rudimentaires ou nulles et à stipulodes moins développés, se rapprochant de *Chara globularis*. Étant donnée la variabilité du développement des acicules chez nombre d'espèces, on s'appuiera plutôt sur la cortication et le développement des stipulodes pour diagnostiquer ce taxon.

Habitat**Écologie**

D'après CORILLION (1975), *Chara delicatula* présenterait les mêmes aptitudes écologiques que *Chara globularis* avec, cependant, une préférence pour les milieux sablonneux de faible profondeur. Pour COMPERE (1992), *C. delicatula* coloniserait des eaux moins profondes et parfois plus acides que *C. globularis*. C'est également l'avis de MOORE (1986) qui la signale dans les eaux tourbeuses de marais, tourbières et landes. Ces observations rejoignent partiellement celles réalisées en Franche-Comté où *Chara delicatula* a été observée en bordure des lacs montagnards de Bellefontaine (39) et des Mortes (Chapelle-des-Bois, 25), sur des fonds tourbeux, à des profondeurs variant entre un mètre et quelques décimètres, au pied de cariçaies à *Carex rostrata*. Des situations parfaitement analogues existent dans plusieurs étangs montagnards (SCHAEFFER-GUIGNIER, 1994). Parallèlement, le taxon est également présent dans plusieurs lacs de la chaîne jurassienne, à une profondeur variant entre 1 et 2,50 m. Il est particulièrement bien représenté dans le lac de l'Entonnoir (25), où il est régulièrement associé à *Chara contraria* et à *Chara aspera*.

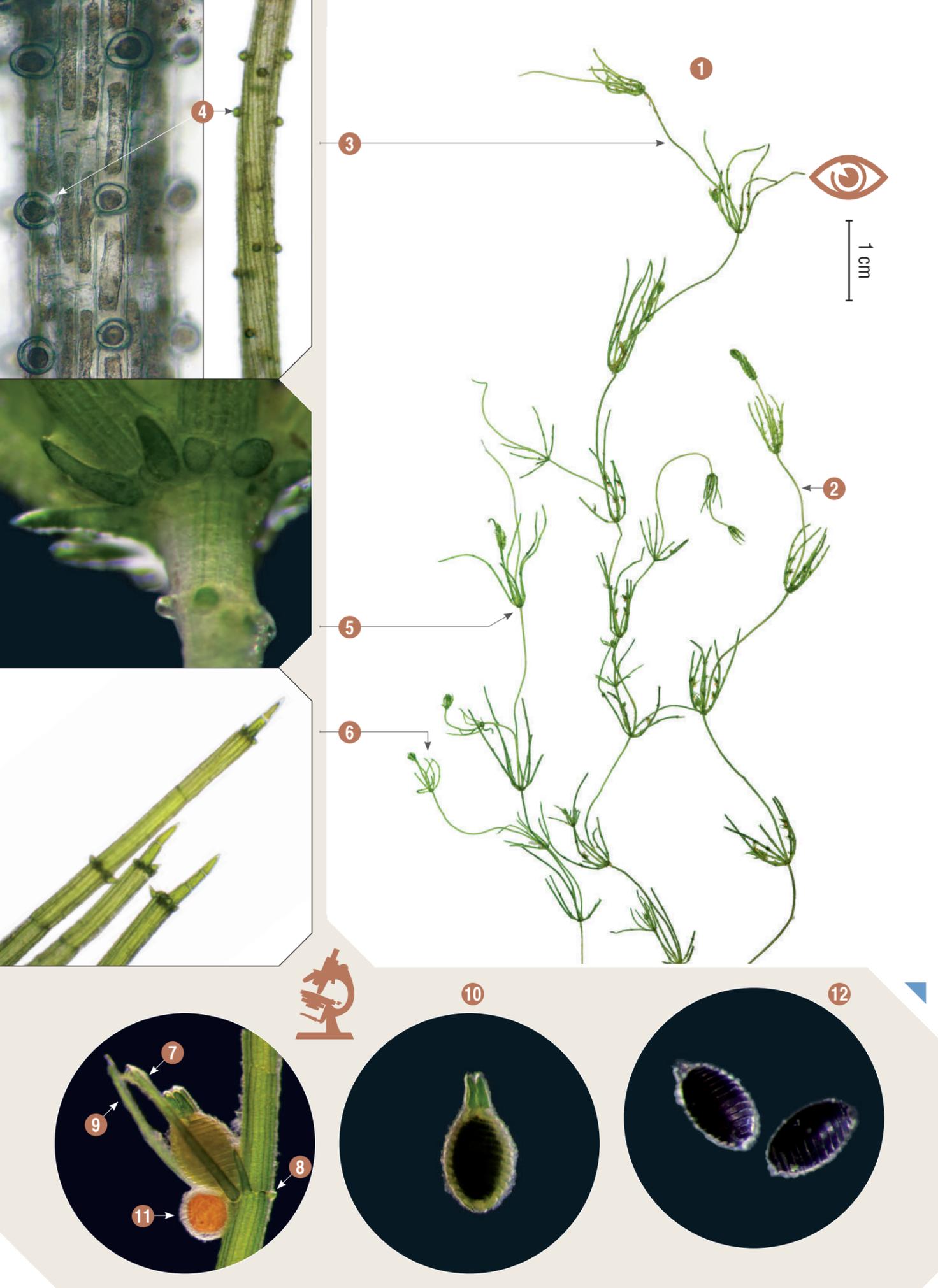
Relativement à *Chara globularis*, *Chara delicatula* apparaît comme un taxon plus rare, plus sténocène, à tendance mésotrophe. *Chara globularis*, beaucoup plus répandue et plus tolérante à l'eutrophisation semble, du moins en Franche-Comté, peu représentée dans les systèmes lacustres et beaucoup plus répandue dans les petites pièces d'eau, mares, étangs et bras-morts de rivière. L'étude diachronique menée en Suisse par AUDERSET JOYE (1993), met en évidence une régression historique des stations de *Chara delicatula* alors que *Chara globularis* semble être en progression.

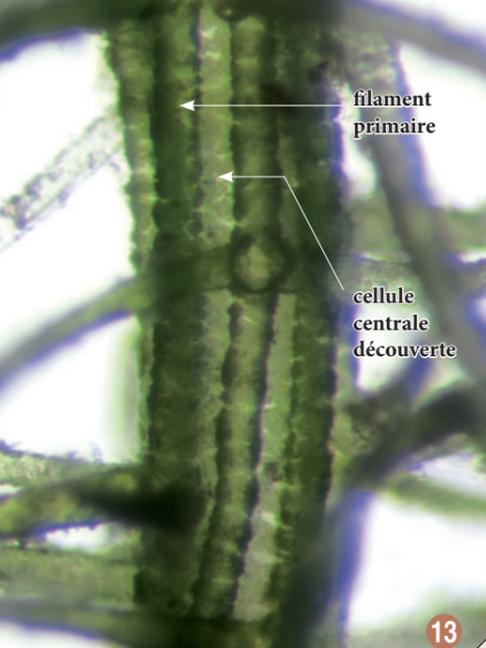
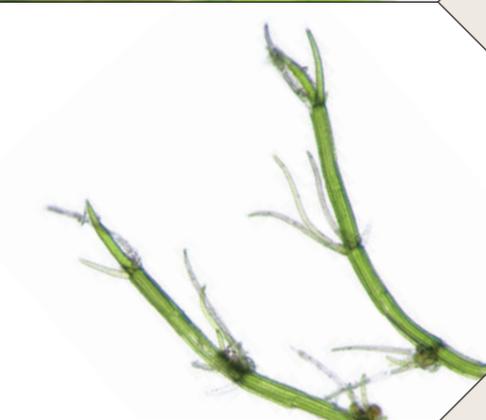
Phytosociologie

De vraisemblables confusions avec *Chara globularis* font, qu'en l'état actuel, il est difficile de préciser la situation phytosociologique de *Chara delicatula* ; on note qu'un « *Chara delicatula*-Gesellschaft », placé dans l'alliance du *Nitellion flexilis* Segal ex Krause 1969, est proposé dans certains synopsis allemands ; cette attribution à une alliance méso-oligotrophe d'eaux acides ou faiblement alcalines est cohérente avec les préférences écologiques connues du taxon. En Franche-Comté, *Ch. delicatula* s'insère dans plusieurs groupements dont le *Charetum strigosae* Damska 1966 et, plus rarement, le *Charetum asperae* Corillion 1957.

Répartition

Chara delicatula est un taxon cosmopolite, connu, en Europe, de la Scandinavie à la péninsule ibérique (CORILLION, 1975). D'après WOOD et IMAHORI (1965), *C. delicatula* aurait une plus grande extension en altitude et vers les pôles que la plupart des autres espèces. L'espèce est éparse dans les lacs jurassiens sauf dans quelques sites où elle est localement abondante.



Chara strigosa A. Br.= *Ch. globularis* var. *aspera* f. *strigosa* (A. Br.) R. D. W.*Chara strigosa* var. *longispina* A. Br.**Identification****Morphologie générale**

Plante de taille **petite à moyenne**, haute de 5-25 cm, vert noirâtre à vert grisâtre, à port assez souple et flexueux [1] chez les individus peu incrustés, rigide et fragile chez les individus très incrustés.

Axes assez grêles à modérément épais, de 0,5 à 1 mm de diamètre [2].

Verticilles courts [3], séparés par des entrenœuds 1 à 2 fois plus longs que les rameaux.

Aspect très hérissé [4], surtout dans les entrenœuds supérieurs, du fait de la présence de nombreux acicules allongés.

**Cortication**

Cortication irrégulière, triplostique à diplostique chez la forme typique, tylacanthée.

Acicules

Acicules **allongées, aiguës, atteignant ou dépassant le diamètre de l'axe, groupées en faisceaux de 2 à 5.**

Stipulodes

Stipulodes en deux séries bien développées, souvent irrégulièrement disposés, allongés et aigus [5].

Rameaux

6-8 rameaux par verticille, grêles, courts (0,8 à 1 cm, voire beaucoup moins pour les verticilles inférieurs), étalés ou dressés, formés de 7-10 segments, la plupart cortiqués sauf le segment terminal, nu, composé de 1 à 2 cellules très réduites [6].

6 cellules-bractées peu inégales, les adaxiales [7] atteignant ou dépassant l'oogone, les abaxiales un peu plus courtes [8], aussi longues que le diamètre du phylloïde.

2 Bractéoles [9], plus longues et plus larges que les cellules-bractées adaxiales.

Gamétanges

Taxon **monoïque**, mais souvent stérile.

Gamétanges mâles et femelles conjoints ou disjoints, disposés sur les 3-4 premiers nœuds des phylloïdes fertiles. Oogones solitaires de 0,5 à 0,7 mm de diamètre [10].

Anthéridies solitaires d'environ 0,3 mm de diamètre [11].

Oospores

Oospores ovoïdes à cylindriques, de 0,2 à 0,5 mm de diamètre, noires, à 10-15 crêtes peu prononcées [12].

Variabilité, confusions possibles, remarques

Chara strigosa ressemble, par ses dimensions et son allure hispide, à *Ch. aspera* ou à *Ch. curta*, avec lesquels on peut le trouver en mélange dans un même prélèvement. *Ch. aspera* se distingue généralement par ses verticilles plus longs, mais il en existe des formes à rameaux courts ; l'observation des acicules, majoritairement solitaires, chez *Ch. aspera* permettra de diagnostiquer celui-ci. La séparation entre certains individus diplostiques de *Ch. strigosa* (monoïque) et *Ch. curta* (dioïque) n'est assurée qu'à partir d'individus fertiles.

Concernant le territoire étudié, *Ch. strigosa* y est presque exclusivement représenté sous sa variété **longispina** A. Br. (= *Chara jurensis* Hy), caractérisée par sa cortication incomplète. Chez ce taxon, les polysiphons secondaires ne se développent pas et la plante **semble haplostique** mais il subsiste un large intervalle entre les polysiphons primaires laissant à découvert la cellule centrale [13]. Ce taxon est ainsi aisément reconnaissable même à l'état stérile et ne peut être confondu avec *Ch. curta*.

Ch. magnini Hy est une autre forme, décrite dans les lacs jurassiens, à cortication complète mais à acicules rares et allongées ; MAGNIN (1904) la cite dans plusieurs lacs (Saint-Point, Remoray...) où nous ne l'avons pas revue récemment.

Habitat**Écologie**

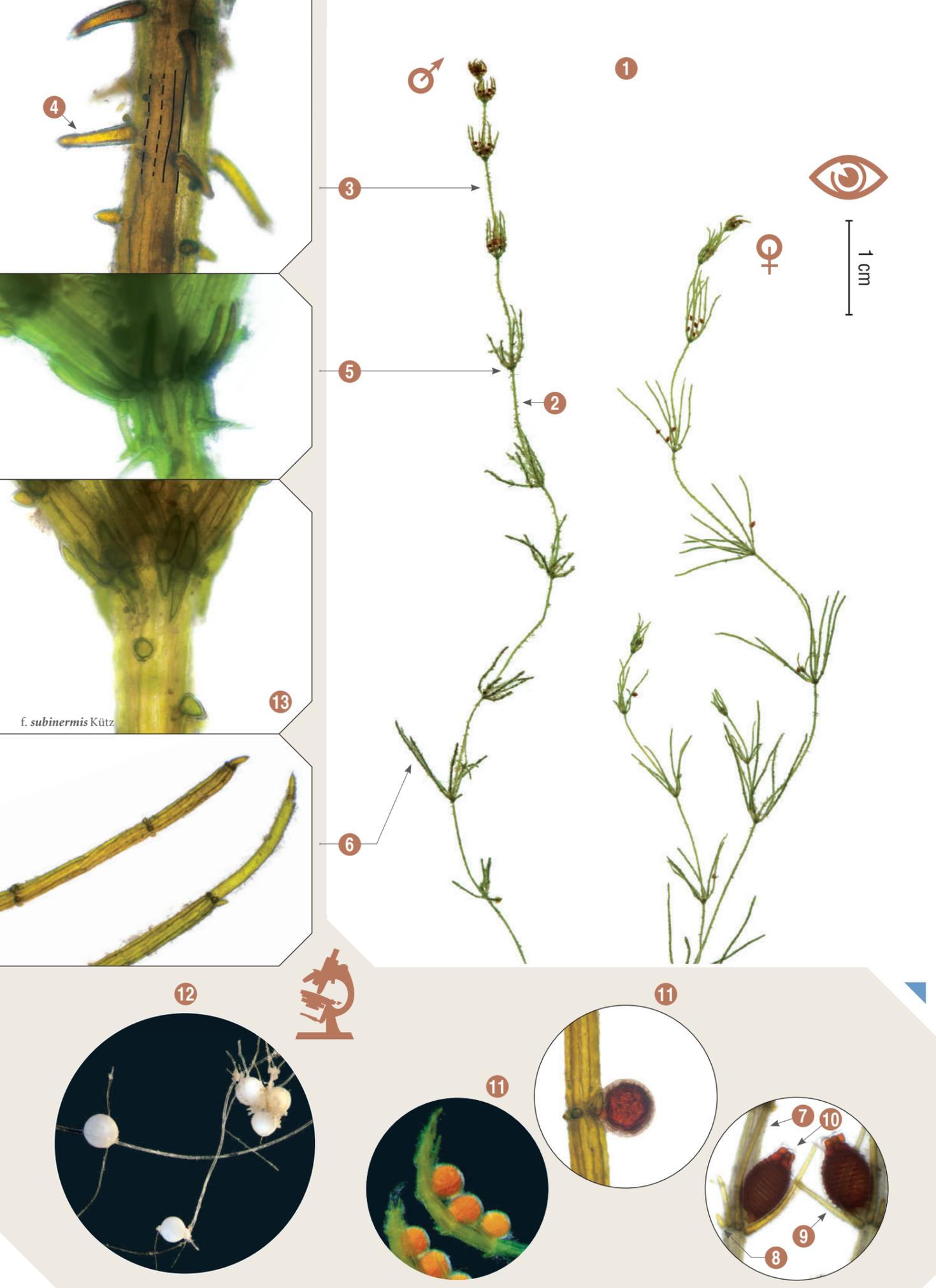
Taxon assez répandu, sous sa variété **longispina**, dans les eaux froides et carbonatées des lacs (et étangs) de moyenne altitude de l'arc jurassien, fréquemment entre 1 à 2 mètres de profondeur, mais éventuellement plus profondément dans les eaux transparentes (le taxon a été observé à plus de 5 m de profondeur dans le lac de Saint-Point). Plante sténoèce à caractère cryophile (BOISSEZON, 2008), recherchant les eaux oligotrophes à mésotrophes, en régression dans les milieux eutrophisés où elle cède la place à des espèces plus euryèces (*Chara contraria*, *Nitellopsis obtusa*...).

Phytosociologie

Chara strigosa var. *longispina* ne forme pas de peuplements denses et monospécifiques comme c'est le cas pour de nombreux autres taxons. Elle caractérise néanmoins, par sa fréquence une association propre aux lacs jurassiens, dont l'espèce dominante est habituellement *Ch. contraria* ; cette combinaison est actuellement assimilée à une forme jurassienne du *Charetum strigosae* Damska 1966 (SCHAEFER-GUIGNIER, 1994).

Répartition

Chara strigosa est surtout connue du nord des Alpes et d'Europe du Nord (Laponie finlandaise, Suède, Norvège, Russie occidentale, nord de la Pologne, d'après KRAUSE (1997). La var. *longispina* est une micro-endémique de l'arc jurassien.

Chara aspera Deth. ex Willd.= *Chara globularis* var. *aspera* (Deth. ex Willd.) R. D. W.**Identification****Morphologie générale**

Plante de taille **petite à moyenne** (5-40 cm), d'aspect **hérissé** [1], très incrustée dans les eaux carbonatées, non incrustée dans les eaux peu minéralisées. Axe grêle, de diamètre inférieur à 0,5 mm [2]. Entrenœuds variables, 1-3 fois plus longs que les phylloïdes.

**Cortication**

Cortication **triplostique, isostique à légèrement tylacanthée** [3].

Acicules

Nombreux acicules, allongés [4], grêles, aiguës, habituellement **plus longues**, voire beaucoup plus longues **que le diamètre** de l'axe, de 0,5 à 3 diamètres d'après CORILLION (1975), normalement **solitaires**, rarement géminées.

Stipulodes

Stipulodes en deux séries bien développées, allongés et aigus [5].

Rameaux

8-9 rameaux par verticille, assez grêles, formés de 6-8 segments, les 1-2 terminaux acortiqués [6] ; rameaux des plantes mâles plus courts que ceux des plantes femelles et incurvés vers l'axe.

5 cellules-bractées, les adaxiales dépassant l'oogone [7] ou l'antheridie, les abaxiales beaucoup plus courtes [8].

2 bractéoles aussi longues ou plus longues que les cellules-bractées adaxiales

Bractée accessoire [9] semblable aux bractéoles.

Gamétanges

Taxon **dioïque** ; gamétanges disposés sur les 2-3 premiers nœuds des phylloïdes fertiles.

Oogones solitaires, de 0,4 à 0,5 mm de diamètre [10].

Antheridies solitaires, de 0,4 à 0,6 mm de diamètre [11].

Oospores

Oospores subcylindriques, noirâtres à maturité, de 0,40 à 0,45 mm de diamètre, à 12-14 crêtes peu saillantes.

Bulbilles

Bulbilles caractéristiques, **blanches, en ballonnets**, atteignant 1,5 mm de diamètre, souvent abondantes à la base des entrenœuds inférieurs et au niveau des rhizoïdes [12].

Variabilité, confusions possibles, remarques

Taxon très variable, pour lequel ont été définies de nombreuses variétés et formes ; parmi celles-ci citons la f. *subinermis* Kütz. qui s'éloigne du type par ses acicules, stipulodes et cellules-bractées courts et obtus [13]. Ce taxon peut évoquer, par son aspect, *Ch. globularis* ou *Ch. delicatula*, plantes par ailleurs monoïques ; des confusions sont également possibles avec l'espèce dioïque *Ch. connivens*.

Plante proche par son aspect hérissé de *Ch. strigosa* (monoïque) et de *Ch. curta* (dioïque) mais s'en distinguant par ses acicules majoritairement solitaires.

Habitat**Écologie**

Taxon se développant dans une assez large gamme d'habitats, des eaux neutres à très carbonatées, fraîches à légèrement saumâtres, dans les petites pièces d'eau ou les lacs, mais très généralement à faible profondeur. Sur les beines lacustres, il se cantonne à une frange périphérique peu profonde ; il est habituellement observé entre 5 et 150 cm de profondeur dans les lacs jurassiens.

Phytosociologie

L'espèce est caractéristique du *Charetum asperae* Corillion 1957, association regroupant des communautés mono-spécifiques ou pauci-spécifiques, caractérisant les eaux mésotrophes, carbonatées à neutres et de faible profondeur. *Ch. aspera* peut également contribuer à d'autres syntaxons : dans les lacs jurassiens, elle peut s'immiscer dans des faciès peu profonds du groupement à *Ch. major* (*Charetum hispidae* Corillion 1957) ou s'associer aux formations dominées par *Ch. contraria*. Dans les dépendances phréatiques du Rhin, *Ch. aspera* peut participer à des associations caractérisées par *Tolypella prolifera* ou *T. intricata* (KRAUSE, 1969). Dans les eaux neutres non carbonatées, CORILLION (1975), cite des associations avec *Nitella hyalina* et *Nitella syncarpa*.

Répartition

Chara aspera est une espèce circumboréale, assez répandue dans tout l'hémisphère nord. En France, elle est commune dans les régions calcaires. Plante à large amplitude altitudinale, elle est présente en plaine mais peut être observée au-dessus de 2 000 m dans les Alpes. En Franche-Comté, le taxon n'est connu que de l'arc jurassien où il est assez fréquent. En Alsace, l'espèce est disséminée dans la plaine rhénane.

Chara curta Nolte ex Kütz.= *Ch. aspera* var. *curta* (Nolte ex Kütz.) A. Br. ex Leonh.= *Ch. aspera* subsp. *desmacantha* H. & J. Gr.= *Ch. aspera desmacantha* (H. & J. Gr.) J. Gr. & B.-W.= *Ch. globularis* var. *aspera* f. *curta* (Nolte ex Kütz.) R. D. W.*Identification***Morphologie générale**

Plante de taille très variable, **très petite à assez grande**, haute de 2-20 (45) cm, **très hérissée [1]**, habituellement très incrustée, formant de petits gazons denses, ou plus ou moins élancée, selon les conditions stationnelles.

Axe grêle à modérément épais, de 0,4 à 0,75 mm de diamètre [2].

Verticilles [3] courts séparés par des entrenœuds 2-5 fois plus longs, voire beaucoup plus longs, que les rameaux.

**Cortication**

Cortication **triplostique, tylacanthée**.

Acicules

Très nombreuses acicules, allongées, aiguës, à base souvent un peu bulbeuse, **plus longues, voire beaucoup plus longues que le diamètre de l'axe, groupées par (1)-2-3-(6) [4]**.

Stipulodes

Stipulodes en deux séries bien développées, allongés et aigus [5].

Rameaux

8-11 rameaux par verticille, assez courts à très courts, souvent fortement arqués vers le haut, formés de 5-7 segments, les 1-3 derniers acortiqués [6].

5-7 **cellules-bractées allongées, peu inégales**, fines, dépassant l'oogone [7].

2 bractées plus longues que les cellules-bractées adaxiales [8]. Bractées accessoires semblables aux bractées mais plus courtes [9].

Gamétanges

Taxon **dioïque** ; gamétanges disposés sur les 1-3 premiers nœuds des phylloïdes fertiles.

Oogones solitaires, de 0,4 à 0,5 mm de diamètre [10].

Anthéridies solitaires, de 0,4 à 0,6 mm de diamètre [11].

Oospores

Oospore subcylindrique, de 0,35 à 0,45 mm de diamètre, noirâtre à maturité, à 12-14 crêtes peu saillantes [12].

Divers

Présence de **bulbilles blanches, en ballonnet**, à la base des entrenœuds inférieurs et au niveau des rhizoïdes.

Variabilité, confusions possibles, remarques

Nous reprenons, pour ce taxon, les conceptions de WOOD (1962) et WOOD & IMAHORI (1965) qui regroupent, dans une nouvelle combinaison deux taxons initialement séparés *Ch. curta* et *Ch. desmacantha*. *Ch. curta* a été conçu initialement comme une variété de *Ch. aspera* intégrant des plantes de petite taille caractérisées par des rameaux extrêmement courts (1 à 3 mm) ; une révision des herbiers a montré que les spécimens de référence possédaient des acicules fasciculées, les éloignant de *Ch. aspera* (acicules solitaires) et les rapprochant de *Ch. desmacantha*, taxon initialement connu d'Irlande et de Grande-Bretagne. R. D. Wood considère qu'il n'y a pas de critères probants justifiant la séparation des deux taxons qu'il propose de rassembler sous *Chara globularis* var. *aspera* f. *curta*. Les publications contemporaines tendent à élever ce taxon au niveau spécifique en le séparant plus nettement de *Ch. aspera* (MOORE, 1986). KRAUSE (1997) maintient la distinction entre *Ch. aspera* var. *curta* et *Ch. desmacantha* mais il reconnaît l'existence d'individus intermédiaires problématiques.

Des récoltes prélevées dans les lacs jurassiens illustrent cette difficulté : les échantillons possèdent des acicules fasciculées mais ne répondent pas aux critères de la var. *curta* (rameaux extrêmement courts) illustrée chez Krause, tout en se rapprochant de l'aspect de *Ch. desmacantha*. La conception révisée de *Ch. curta* permet de nommer ces populations. Les plantes jurassiennes correspondent bien, par ailleurs, à l'illustration de l'holotype publiée dans WOOD & IMAHORI (1964).

Taxon difficile à distinguer, à l'état stérile, de la forme triplostique de *Ch. strigosa* (mais la séparation avec la var. *longispina*, quasi-exclusive dans l'arc jurassien est aisée).

*Habitat***Écologie**

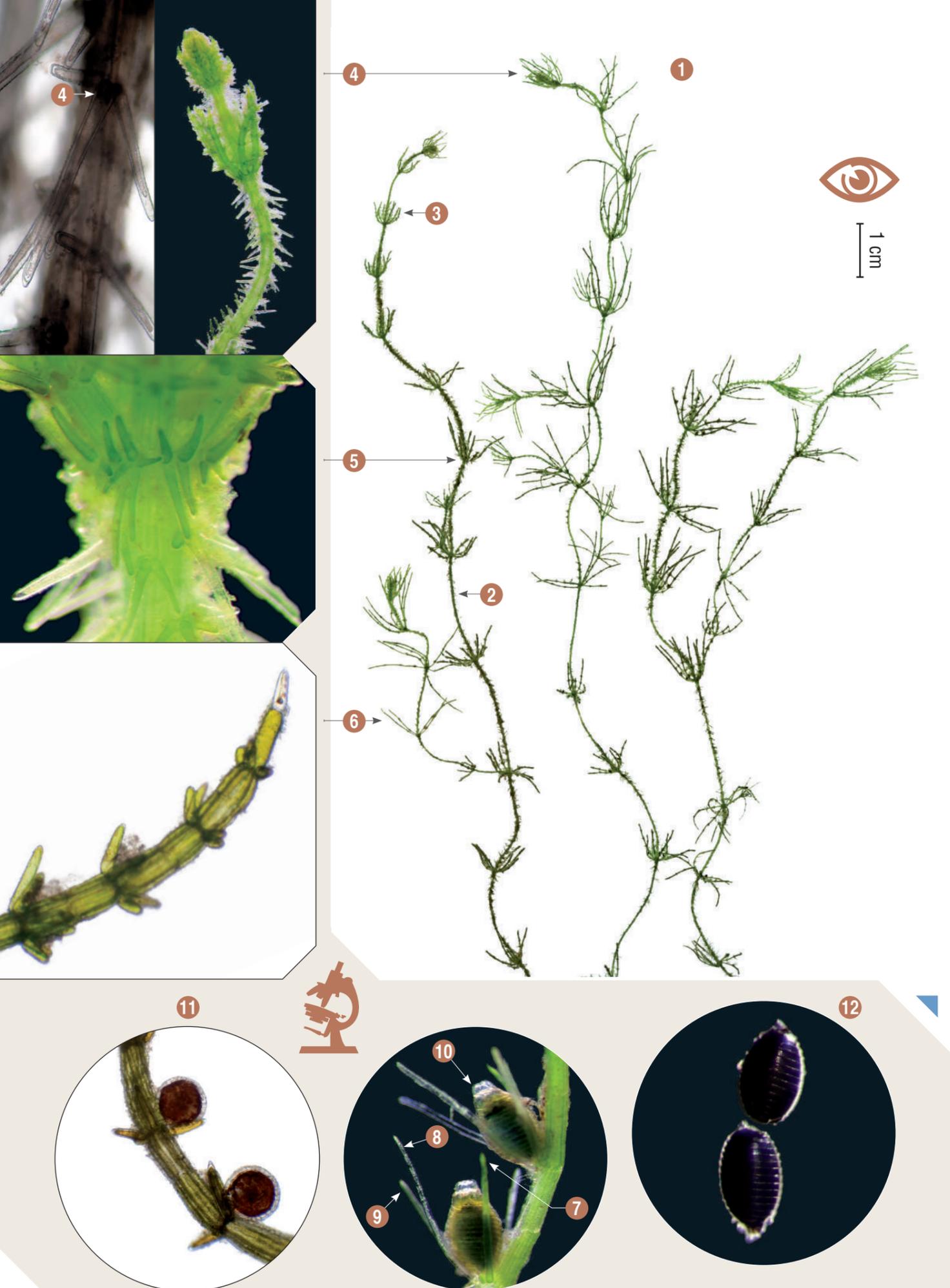
Taxon habituellement observé à faible profondeur, formant de courts gazons sur la bordure des beines lacustres ou dans les interstices des grèves graveleuses ou pierreuses, dans des eaux carbonatées.

Phytosociologie

Taxon peuplant les eaux peu profondes et vraisemblablement plus strictement lié au *Charetum asperae* Corillion 1957 que *Chara aspera* avec laquelle il peut avoir été confondu.

Répartition

Taxon dont la conception a varié, assimilé localement à *Chara aspera* et vraisemblablement méconnu ; semble fréquent en bordure des lacs du massif jurassien, en Franche-Comté, dans l'Ain et en Suisse.



Chara denudata A. Br.= *Ch. dissoluta* A. Br. ex Leonh.= *Ch. dissoluta* f. *africana* Mig. in Rbh.= *Ch. contraria* var. *denudata* (A. Br.) H. & J. Gr.= *Ch. vulgaris* var. *denudata* (A. Br.) R. D. W.**Identification****Morphologie générale**

Plante grêle, de 10-15(-30) cm de hauteur, modérément incrustée, vert grisâtre à brun jaune [1]

Axe assez grêle, de diamètre inférieur à 0,75 mm [2].

Verticilles relativement longs, atteignant 2 cm, séparés par des entrenœuds 1 à 2 fois plus longs que les phylloïdes.

**Cortication**Cortication **absente ou rudimentaire**, à base diplostique mais **réduite à quelques filaments primaires partiellement développés, souvent limités à des appendices dépassant des stipulodes** [3], parfois accompagnés d'ébauches de filaments secondaires.**Acicules**Acicules **non développées ou rudimentaires**, solitaires et réduites à une petite papille globuleuse.**Stipulodes**

Stipulodes globuleux en deux séries également développées [4].

Rameaux6-9 **rameaux** par verticille, dressés ou étalés, un peu flexueux, formés de 3-6 segments **acortiqués** [5], les 2-3 inférieurs plus allongés et portant parfois des ébauches de filaments primaires.

Habituellement 5 cellules-bractées, les adaxiales plus courtes ou plus longues que l'oogone, les abaxiales rudimentaires ou courtement coniques.

Bractéoles plus courtes que les cellules-bractées adaxiales.

GamétangesTaxon **monoïque**.Gamétanges mâles et femelles habituellement conjoints, **souvent géminés** (2 anthéridies associées à 2 oogones) [6],

disposés sur les 3 premiers nœuds des phylloïdes fertiles.

Oogones de 0,50 à 0,70 mm de diamètre [7].

Anthéridies de 0,40 à 0,45 mm de diamètre. [8]

Oospores

Oospores variables, ovoïde à subcylindriques, de 0,35 à 0,60 mm de diamètre.

**Variabilité, confusions possibles, remarques***Chara denudata* se rapproche, par sa cortication incomplète, de *Ch. imperfecta*, taxon sub-méditerranéen, connu dans le sud-ouest de la France.*Chara braunii* est une autre espèce acortiquée (fiche Ch12) observable dans l'aire d'étude. Il s'agit d'une plante plus robuste, totalement acortiquée (pas d'appendices corticaux) aisément reconnaissable à ses stipulodes très développés et monosériés (sous-genre *Charopsis*). Par ailleurs, les deux taxons ne partagent pas les mêmes stations.*Ch. denudata* peut également rappeler un petit *Nitellopsis obtusa*, taxon avec lequel on la trouve en mélange dans le lac de Joux. Souvent stérile, *Nitellopsis* s'en distingue par son aspect plus robuste, l'absence de stipulodes, l'absence totale de cortication et par la fréquence de ses bulbilles étoilées caractéristiques.Selon CORILLON (1957), *Ch. denudata* pourrait dériver de *Ch. contraria* par altération de la cortication. On a pu effectivement observer, dans le lac du Bourget, des individus graciles attribués à *Ch. contraria* dont la cortication était très incomplète et qui présentaient également des gamétanges géminés.**Habitat****Écologie***Chara denudata* est observée dans les grands lacs, dans des eaux carbonatées modérément profondes à profondes, de 2 à 14 mètres (WOOD, 1986). Une localité, plus atypique, en Petite Camargue alsacienne (GLÖCKER, 2001) serait à confirmer.**Phytosociologie**Étant donnée la rareté ou la méconnaissance du taxon, ses affinités phytosociologiques restent à préciser. Dans le lac de Joux où nous l'avons observé, il est accompagné de *Ch. delicatula*, *Ch. contraria*, *Ch. strigosa* var. *longispina* et de *Nitellopsis obtusa*. Il contribue à une communauté pérenne lacustre montrant des affinités avec le *Charetum strigosae* Damska 1966.**Répartition**

Taxon méconnu, observé sporadiquement en Europe (Danemark, Suisse, Italie) et en Afrique du Sud (MOORE, 1986). À rechercher dans le Nord-Est.

Chara braunii Gmel.

= *Ch. coronata* Bischoff
 = *Charopsis braunii* Kütz.

Identification**Morphologie générale**

Plante assez grande [1], atteignant 60 cm dans des conditions de développement optimal, mais pouvant varier entre (5)-10-40-(60) cm ; **espèce acortiquée**, à **axes translucides** [2], non ou faiblement incrustée, d'un vert brillant ou jaunâtre, rappelant une *Nitella*.

Axe assez épais, de 0,8 à 1,5 mm de diamètre.

Entrenœuds assez courts, de la longueur des rameaux dans la partie moyenne de la plante, plus longs vers la base, plus courts vers le sommet.

**Cortication**

Cortication absente.

Acicules

Pas d'acicules consécutivement à l'absence de cortication.

Stipulodes

Habituellement très développés, atteignant 1 mm de longueur, acuminés, rayonnants et formant une sorte de collerette, agencés en une seule série [3], à raison d'un stipulode par rameau, en alternance avec ceux-ci.

Rameaux

(6)-8-10 rameaux par verticille, droits ou légèrement arqués vers le sommet de l'axe, composés de 4-5 segments tous acortiqués [4], le terminal très réduit et dépassé par ses cellules-bractées, paraissant se terminer par une petite couronne [5].

4-5 cellules-bractées, plus courtes que l'oogone [6], les abaxiales souvent rudimentaires.
 2 bractéoles semblables aux cellules-bractées adaxiales [7].

Gamétanges

Taxon **monoïque**.

Gamétanges mâles et femelles habituellement conjoints, disposés sur les 3 premiers nœuds des phylloïdes fertiles. Oogones solitaires, de 0,3 à 0,4 mm de diamètre [8], anthéridies solitaires de 0,25 mm à 0,30 mm de diamètre [9].

Oospores

Oospores ellipsoïdes-subcylindriques, noires à maturité, de 0,30 à 0,35 mm de diamètre, à 7-9 crêtes peu saillantes [10].

**Variabilité, confusions possibles, remarques**

Taxon d'identification aisé par son caractère acortiqué et translucide qui évoque, au premier abord, une *Nitella* ou un *Nitellopsis*. La disposition des gamétanges, vers la base des phylloïdes, alors qu'ils sont portés par des rameaux spécialisés chez les *Nitelles*, permet d'identifier facilement les plantes fertiles. Les grands stipulodes acuminés sont également un caractère diagnostic vis-à-vis des *Nitella* et de *Nitellopsis* qui en sont tous dépourvus. En France, *Chara braunii* est la seule espèce du sous-genre *Charopsis*, caractérisée par un seul cycle de stipulodes.



Étang de la Cailla, Bresse jurassienne, Commenailles (39)

Habitat**Écologie**

Chara braunii est une espèce inféodée aux pièces d'eau sur substrat siliceux, à fond minéral, aux eaux légèrement acides à neutres. Dans les étangs à pisciculture extensive, son apparition est visiblement favorisée par le **cycle d'évolage** (fort développement au cours de la première année de remise en eau).

Phytosociologie

Chara braunii caractérise le *Charetum braunii* Corillion 1957, au sein de l'alliance du *Nitellion syncarpo-tenuissimae* Krause 1969 ; cette alliance regroupe les associations de Charophytes peuplant les eaux oligocalciques à mésocalciques, neutres à faiblement alcalines. Dans les étangs de Bresse jurassienne, *Ch. braunii* est fréquemment associée à *Ch. globularis*, *Nitella mucronata* et *N. syncarpa*.

Répartition

Chara braunii est un taxon largement cosmopolite, connu en Europe de la Scandinavie à l'Espagne, mais sporadique dans ses stations ce qui peut expliquer qu'il soit irrégulièrement répertorié en France. Il ne semble pas monter en altitude. En Franche-Comté, l'espèce n'était connue que des étangs de la Bresse jurassienne (SCHAEFER-GUIGNIER, 1994). Elle a été récemment observée (obs. pers., 2009) dans le Territoire de Belfort. Elle est également signalée en Petite Camargue alsacienne (GLÖCKER, 2001).

Nitellopsis obtusa (Desv. in Lois.) J. Gr.

= *Chara obtusa* Desv.

= *Nitellopsis stelligera* (Bauer) Hy

= *Tolypellopsis stelligera* (Bauer in Reich.) Mig.

Identification



Morphologie générale

Plante **robuste**, de 20 à 60 cm de haut (KRAUSE (1997), mentionne une taille maximale de 2 mètres !), **cassante**, **translucide**, vert foncé ou brune [1], pouvant être faiblement incrustée. **Axes épais**, de 1 à 2 mm de diamètre [2]. Verticilles à peu près aussi longs que les entrenœuds.



Cortication

Cortication et acicules absentes [3].

Stipulodes

Stipulodes absents mais cellules nodales plus ou moins développées, formant des protubérances à la base des verticilles, à raison de 3 par rameau.

Rameaux

5-8 rameaux par verticille, épais, longs de 5-8 cm, étalés ou incurvés, formés de 2 à 3 segments, le terminal acuminé. **Cellules-bractées** parfois solitaires [4] voire absentes [5], **généralement par 2** [6], **très allongées, épaisses**, atteignant 2 cm, acuminées. **Bractéoles absentes**.

Gamétanges

Taxon **dioïque**, souvent observé stérile ou en populations unisexuées.

Gamétanges solitaires ou géminés, insérés aux deux premiers nœuds inférieurs des rameaux fertiles.

Oogones globuleuses, très grandes, de 0,8 à 1,2 mm de diamètre.

Anthéridies très grandes, de 0,8 à 1,0 mm de diamètre [7].

Oospores

Oospores ellipsoïdes tronquées, de 0,6 mm de diamètre, brun clair à jaunâtres, généralement à 7 crêtes peu saillantes.

Bulbilles

Souvent stérile, l'espèce se dissémine par des **bulbilles très caractéristiques, en forme d'étoiles blanchâtres** [8], issues de la transformation des rameaux aux nœuds inférieurs.

Variabilité, confusions possibles, remarques

Les formes juvéniles ou mal développées de *Nitellopsis obtusa* peuvent rappeler *Chara denudata*, taxon majoritairement acortiqué, translucide, présentant les mêmes colorations vertes ou brunes. Mais les grandes cellules-bractées et les bulbilles étoilées, toujours présentes dans les populations de *Nitellopsis* sont des caractères diagnostiques. Ceux-ci peuvent également s'appliquer pour différencier *N. obtusa* de *Nitella hyalina*, autre grande espèce translucide, qui peut, parfois, se développer dans les mêmes stations (CORILLION, 1975).



Récolte de *Nitellopsis obtusa* au grappin (lac du Bourget, le Bourget-du-Lac, 73, juillet 2009).

Habitat

Écologie

Espèce tolérant les faibles luminosités, peuplant préférentiellement les grands lacs mais observée également dans les secteurs calmes de certains cours d'eau (canaux, rivières, bras morts de fleuves) en eau profonde, neutre à carbonatée, sur substrats fins, vaseux à sablonneux (CORILLION, 1957). Plante à optimum mésotrophe mais supportant une certaine eutrophisation, en extension dans plusieurs régions d'Europe, à la faveur des perturbations anthropiques.

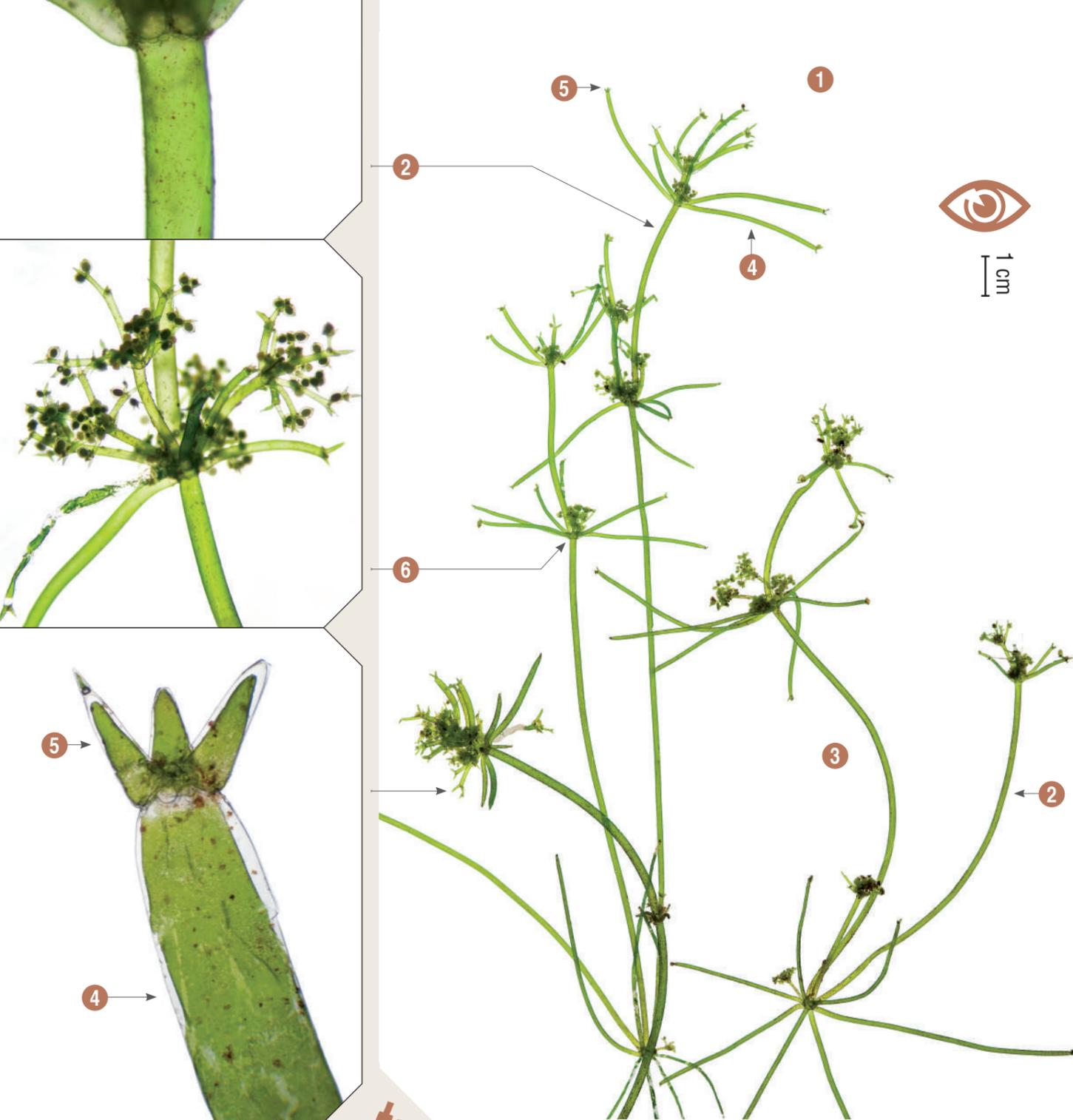
Phytosociologie

Nitellopsis obtusa caractérise le *Nitellopsidetum obtusae* Damska 61, association classée parmi les communautés pérennes d'eau méso-eutrophes basiques. L'espèce contribue également à diverses associations lacustres d'eau profonde dominées par *Chara major* (*Charetum hispidae* Corillion 1957) ou *Ch. contraria* (*Charetum contrariae* Corillion 1957, *Charetum strigosae* Damska 1966).

Répartition

Espèce eurasiatique, connue en Europe de la Suède au Portugal et de la Pologne au sud de l'Angleterre. Plante disséminée en France où son évolution semble paradoxale : elle apparaît en nette régression dans l'ouest de la France où elle est proposée comme espèce déterminante d'habitats sensibles (GUERLESQUIN & LAMBERT-SERVIEN, 1999). Elle semble, par contre, en extension dans l'est de la France et en Suisse. Elle est connue en Alsace, en Franche-Comté (lac de Saint-Point, BAILLY, 2007) et en Savoie, dans le lac du Bourget où elle forme de vastes herbiers. L'espèce est également présente du côté suisse de l'arc jurassien, dans le lac de Joux, à 1 004 mètres d'altitude, alors qu'elle était inconnue dans l'ensemble des lacs jurassiens prospectés par Magnin au début du XX^e siècle (MAGNIN, 1904).



Nitella translucens (Pers.) Ag.= *Chara translucens* Pers.*Identification***Morphologie générale**

Grande à assez grande **plante**, haute de 20-60, voire 80 cm ou plus, translucide, vert brillant à brunâtre, non ou faiblement incrustée [1]. **Axes robustes** [2] acortiqués, de 1 à 2 mm de diamètre. **Entrenœuds très allongés** (jusqu'à 10-20 cm) 1,5-3 fois plus longs que les phylloïdes [3].

**Rameaux stériles**

Habituellement 4 (de 2 à 7) rameaux stériles par verticille, atteignant 5-10 cm de long, à **rayon primaire épais**, de diamètre souvent supérieur à 1 mm [4]. **Rayon primaire se subdivisant en une série de très petits dactyles bicellulaires, mucronés, formant une minuscule couronne caduque** [5].

Rameaux fertiles

5-6 rameaux fertiles très courts (3-4 mm), 1-2 fois ramifiés, formant de petits buissons compacts [6] terminés par des **dactyles bi-cellulaires progressivement effilés en une cellule terminale aiguë** [7].

Bulbilles

Parfois des bulbilles composites.

Gamétanges

Taxon **monoïque**.

Gamétanges mâles et femelles habituellement conjoints, les oogones pouvant former des groupes unisexués à l'aisselle de certains dactyles.

Oogones solitaires ou groupées par 2-4 [8], de 0,30 à 0,50 mm de diamètre.

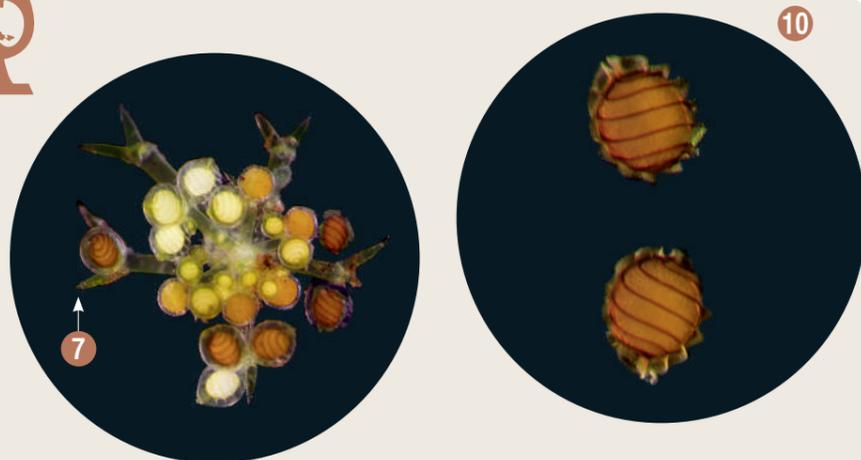
Anthéridies solitaires [9], de 0,25 à 0,40 mm de diamètre, à membrane finement réticulée.

Oospores

Oospore subsphériques-aplaties, de 0,30 mm à 0,40 mm de diamètre, brun doré, à 5-6 crêtes largement ailées [10].

Variabilité, confusions possibles, remarques

Cette grande espèce est aisément identifiable, y compris à l'état végétatif, par ses phylloïdes stériles épais, se terminant abruptement par une petite couronne de minuscules dactyles. CORILLION (1975) signale une possibilité de confusion, pour les plantes stériles, avec *Nitellopsis obtusa*, plante également robuste à phylloïdes obtus. Pour ce dernier, la présence de bulbilles étoilées, fréquentes à la base des axes est un critère diagnostique. R. Corillon évoque également le mode d'incrustation : en zones annulaires chez *Nitella*, généralisé et diffus chez *Nitellopsis*.

*Habitat***Écologie**

Taxon recherchant les eaux non carbonatées et non saumâtres, acides à neutres, s'observant dans les mares, étangs et annexes de tourbières, sur substrats fins et meubles, limons, vases et tourbes (CORILLION, 1957). Plante localisée à basse altitude en Europe, ne supportant pas les trop longues périodes de gel.

Phytosociologie

L'espèce forme, dans les régions de climat atlantique, de grands peuplements paucispécifiques décrits par CORILLION (1957) sous le nom de *Magnonitellium translucens*. *N. translucens* peut également participer à diverses communautés plurispécifiques d'eau acide du *Nitellion flexilis* Segal ex Krause 1969 avec *N. flexilis*, *N. mucronata*, *N. syncarpa*, *Chara brauni* et *Ch. globularis*.

Répartition

Nitella translucens est un taxon ouest-européen et nord-africain, à affinités atlantiques, connu de l'Irlande au Portugal. Vers le Nord-Est, l'espèce est signalée au Danemark, en Belgique et en Allemagne du nord-ouest (KRAUSE, 1997). Dans le nord-est de la France, l'espèce a été observée en Bresse jurassienne et dans la région des Mille Étangs en Haute-Saône (SCHAEFER-GUIGNIER, 1994).

Nitella hyalina (DC.) Ag.= *Chara hyalina* DC.= *Nitella hyalina* var. *hyalina* f. *hyalina* R. D. W.

Identification



Morphologie générale

Plante de taille très variable dépassant 25 cm à son plein développement mais observable en eau peu profonde sous forme de peuplements atteignant à peine 5 cm de haut [1]. Espèce en **touffes denses**, vert clair à vert jaune, plus rarement brunâtres à noirâtres, **translucides, composées de globules mucilagineux très caractéristiques formés par les jeunes verticilles fertiles** [2]. Axes grêles de 0,25 à 0,50 mm de diamètre [3]. Entrenœuds 2-5 fois plus longs que les phylloïdes.



Rameaux

Rameaux **dimorphes** : 7-9 **rameaux principaux** [4], la plupart fertiles, **accompagnés d'un nombre variable (habituellement le double) de rameaux accessoires deux fois plus courts**, disposés en deux rangs, les uns dressés, les autres rabattus et **formant une collerette à la base du verticille** [5]. Rameaux fertiles [6] 2-3 fois ramifiés en 7-10 rayons secondaires, certains d'entre eux ramifiés en 4-7 rayons tertiaires, eux-mêmes occasionnellement ramifiés en rayons de quatrième ordre (CORILLON, 1975). Rameaux accessoires 1-2 fois ramifiés.

Dactyles

Dactyles des rameaux stériles et fertiles réunis par 3 à 7 [7], **bi-cellulaires, à cellule terminale conique aiguë** [8].

Gamétanges

Taxon **monoïque**, habituellement très fertile. Gamétanges mâles et femelles ordinairement conjoints aux nœuds des phylloïdes fertiles et, parfois, à ceux des phylloïdes accessoires, enveloppés dans **d'amples gangues mucilagineuses coalescentes, englobant tout le verticille**. Oogones solitaires, rarement géminées, de 0,35 à 0,40 mm de diamètre [9]. Anthéridies solitaires, d'à peu près 0,4 mm de diamètre [10].

Oospores

Oospores subsphériques-aplaties à allongées, atteignant 0,3 mm de diamètre, brun rougeâtre, à 7-9 crêtes légèrement proéminentes (CORILLON, 1975), à membrane finement ponctuée ou grenue.

Variabilité, confusions possibles, remarques

Les individus de petite taille peuvent rappeler *Nitella batrachosperma*, *N. gracilis* ou *N. tenuissima* mais *N. hyalina* se reconnaît aisément à sa collerette de dactyles surnuméraires (caractère exclusif de ce taxon) et à ses phylloïdes mucilagineux.

N. syncarpa présente également des gamétanges mucilagineux mais l'enveloppe muqueuse est limitée aux têtes fertiles et n'englobe pas l'ensemble du verticille. C'est, par ailleurs, une espèce à dactyles monocellulaires.

Aspect mucilagineux de la plante *in situ*.

Habitat

Écologie

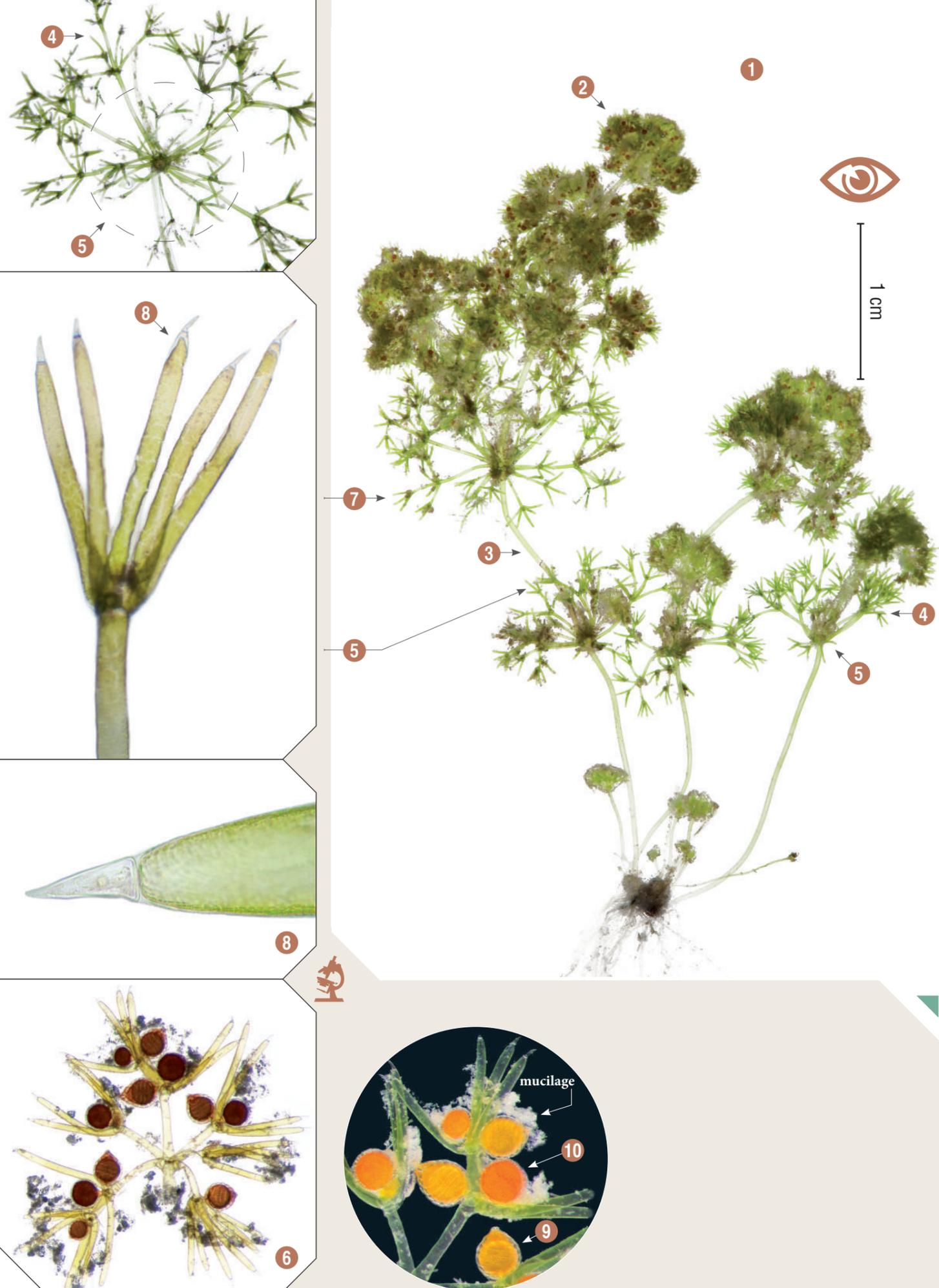
Taxon préférant les eaux faiblement acides à neutres, tolérant les eaux légèrement alcalines. Plante héliophile, se développant à faible profondeur, typiquement sur les bordures plates et les hauts fonds d'étangs sablonneux (CORILLON, 1957) ou de lacs.

Phytosociologie

Nitella hyalina caractérise le *Nitelletum hyalinae* Corillion 1957, association décrite dans l'ouest de la France, connue également du Centre (Brenne) ; il s'agit d'une communauté mono à paucispécifique, dominée par *N. hyalina* accompagnée de *Chara braunii*, s'établissant sur les bordures plates d'étangs sur substrats limono-sablonneux. Étant donnée sa relative tolérance au chimisme de l'eau, l'espèce peut également contribuer à diverses associations d'eaux alcalines permanentes du *Charion fragilis* Krausch 1964, en accompagnement de *Ch. aspera* ou de *Ch. tomentosa*.

Répartition

Taxon cosmopolite, disséminé sur tous les continents. En Europe, la distribution de l'espèce est centrée sur le bassin de la Loire, les Landes et la côte occidentale portugaise (KRAUSE, 1997). Elle est connue de manière beaucoup plus éparse en Finlande, aux Pays-Bas, en Autriche, en Allemagne et en quelques points du bassin méditerranéen. L'espèce n'est pas signalée, en l'état actuel, dans le nord-est de la France, mais elle est connue dans la plaine rhénane allemande, aux environs de Kehl, à l'est de Strasbourg. À rechercher dans la plaine rhénane alsacienne...



Nitella syncarpa (Thuil.) Chev.= *Ch. syncarpa* Thuill.= *Tolypella coutinhoi* G. da Cunha= *N. capillaris* f. *syncarpa* (Thuill.) R. D. W.= *N. syncarpa* var. *syncarpa* R. D. W.**Identification****Morphologie générale**

Plante assez **gracile**, haute de 10-40 cm, non incrustée ou faiblement incrustée en dépôts annulaires. Espèce **dioïque**, présentant un **dimorphisme sexuel**, avec les **pieds femelles [1] plus petits que les pieds mâles [2]**.

Axes grêles, de 0,7 à 1 mm de diamètre.

Entrenœuds habituellement 2-3 fois plus longs que les phylloïdes [3].

**Rameaux**

Généralement 6 rameaux bien développés, longs de 3-8 cm, plus allongés vers la base de la plante, occasionnellement accompagnés de 2 rameaux accessoires de taille réduite. Rameaux stériles divisés une seule fois, habituellement terminés par 2-4 dactyles.

Rameaux fertiles femelles une seule fois divisés, portant souvent un seul segment de second ordre [4] (un dactyle terminal), plus rarement fourchus et divisés en 2-4 dactyles.

Rameaux fertiles mâles ramifiés une seule fois, terminés par 2-4 dactyles [5].

Rameaux fertiles soit très ouverts, soit compacts, formant de petites têtes larges de 2-5 mm, enveloppées de mucus.

Dactyles

Dactyles des rameaux stériles et fertiles **unicellulaires et acuminés [6]**, parfois vestigiaux chez les plantes femelles, les oogones paraissant alors terminaux [7] (CORILLION, 1957).

Gamétanges

Oogones habituellement groupées par 2-3, de 0,40 à 0,50 mm de diamètre [8].

Anthéridies habituellement solitaires, d'à peu près 0,40 mm de diamètre [9].

Gamétanges mâles et femelles enveloppés de mucilage [10].

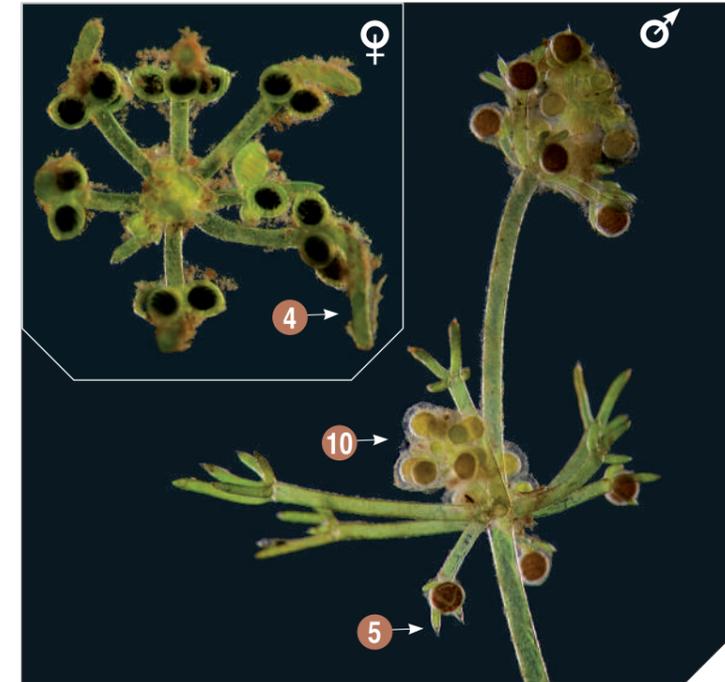
Oospores

Oospore ovoïdes, de 0,30-0,40 mm de diamètre, brun clair à brun noirâtre, à 6-7 crêtes peu saillantes, à membrane lisse ou tuberculée [11].

Variabilité, confusions possibles, remarques

Taxon proche de *Nitella capillaris*, plante également dioïque et pourvue de mucus mais plus rare. *N. syncarpa* s'en distingue par les caractères suivants :

- maturation estivale à automnale des oospores (développement précoce et maturation vernale chez *N. capillaris*) ;
- port plus élancé, moins ramifié que chez *N. capillaris* ;
- rameaux femelles paraissant simples, habituellement terminés par un seul dactyle (bifurqués chez *N. capillaris*) ;
- oospores à crêtes peu saillante (crêtes protubérantes et nettement ailées chez *N. capillaris*).

**Habitat****Écologie**

Plante disséminée dans une large gamme de stations : lacs, éventuellement à grande profondeur, jusqu'à 30 m (SCHRETER & KIRCHNER *in* MAGNIN, 1904), étangs, mares, faciès lenticules de cours d'eau, mortes de rivières... Espèce également assez tolérante quant à la minéralisation, présente dans des eaux faiblement acides à carbonatées (pH 6,5 à 8).

Phytosociologie

Nitella syncarpa caractérise, lorsqu'elle est dominante, le *Nitelletum syncarpae* Corillion 1957, association d'eau neutre à calcaire peuplant des lacs ou des étangs, où elle peut être accompagnée de *N. mucronata* et de *N. flexilis*. Étant donnée son amplitude écologique, elle contribue également à d'autres associations d'eau alcaline (*Nitelletum syncarpo-tenuissimae* Corillion *ex* Krause 1969, *Charetum contrariae* Corillion 1957) ou légèrement acide (*Charetum braunii* Corillion 1957, *Magnonitelletum translucentis* Corillion 1957...).

Répartition

Taxon connu exclusivement d'une partie de l'Europe, de la Suède jusqu'au nord de la Péninsule ibérique en passant par l'Europe centrale (KRAUSE, 1997). En France, connu du Massif armoricain, du Bassin parisien, du Massif Central, de Côte d'Or, du massif jurassien, de la Bresse, des Dombes et de la vallée du Rhône (CORILLION, 1957). Espèce assez répandue en Bresse jurassienne (SCHAEFER-GUIGNIER, 1994) et observée dans quelques lacs et étangs du massif jurassien et de la Vôge ; connue de la plaine rhénane alsacienne (données Soc. Bot. Alsace).



Nitella flexilis (L.) Ag.= *Chara flexilis* L. p. p.= *N. flexilis* var *flexilis* R. D. W. p. p.

Identification



Morphologie générale

Plante de dimensions variables, souvent grande, haute de 10-50 cm, voire 100 cm pour les individus les plus robustes, opaque ou translucide, vert clair à noirâtre, non incrustée ou faiblement [1]. Axe modérément épais à épais, de 0,5-1,2 mm de diamètre [2]. Entrenœuds 1-2 fois plus longs que les rameaux.



Rameaux stériles

4-5 rameaux stériles étalés, longs de 3-5 cm, ordinairement une seule fois ramifiés en 2-3 rayons secondaires, plus rarement simples ou deux fois ramifiés [3]. Rayons secondaires relativement longs, atteignant la moitié du rayon primaire [4].

Rameaux fertiles

1-2 rameaux fertiles, formant des groupes habituellement peu denses [5], plus courts que les rameaux stériles, ramifiés une seule fois.

Dactyles

Dactyles des rameaux stériles et fertiles **unicellulaires**, mucronés, acuminés ou obtus [6].

Gamétanges

Taxon **monoïque**.

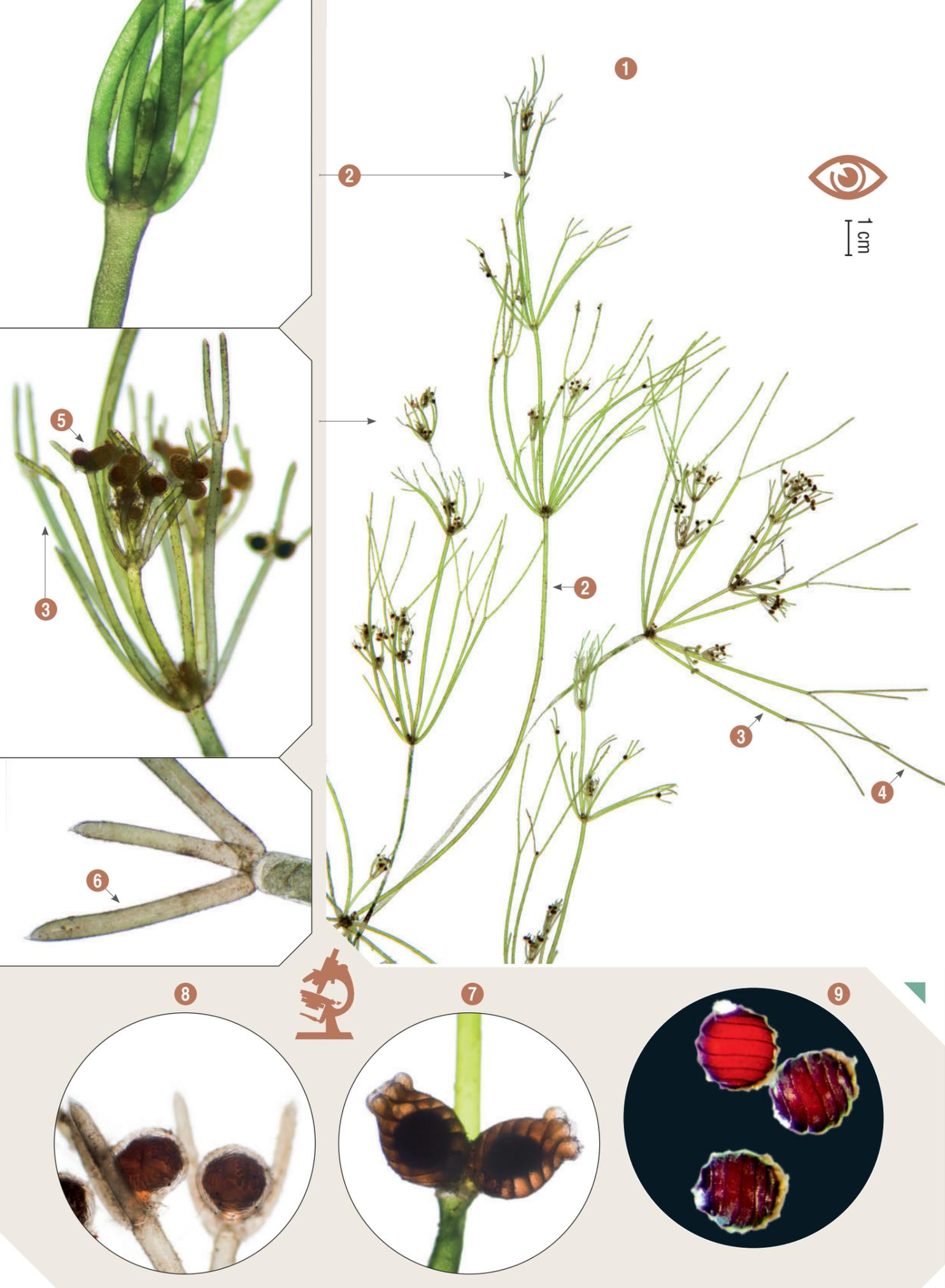
Gamétanges mâles et femelles se développant sur les mêmes pieds, conjoints aux nœuds des rameaux fertiles ou séparés, parfois sur des verticilles différents (CORILLION, 1975). Chez ce taxon, la maturation des gamétanges mâle et femelle peut être décalée, les anthéridies se développant avant les oogones (**protandrie**), simulant une dioécie, les individus apparaissant mâles en début de saison puis femelles en fin d'été.

Oogones solitaires ou groupées par 2-3, de 0,5 à 0,7 mm de diamètre [7]

Anthéridies habituellement solitaires, de 0,50 à 0,60 mm de diamètre [8].

Oospores

Oospores subsphériques-aplaties, de 0,4 à 0,5 mm de diamètre, brun rougeâtre à noirâtres, à 5-7 crêtes saillantes élargies en ailes, à membrane diversement ornementée, lisse à tuberculeuse [9].



Variabilité, confusions possibles, remarques

Taxon polymorphe ayant donné lieu à la description de nombreuses variétés ou formes.

Nitella flexilis var. *spanioclema* (J. Gr. & B.-W.) R. D. W. est élevé au rang spécifique par certains auteurs mais est plutôt admis, actuellement, comme une variation de *N. flexilis*, caractérisée par un aspect grêle, étioilé, avec seulement 2-4 phylloïdes par verticille, ceux-ci habituellement une seule fois divisés ; par ailleurs, l'extrémité des cellules spiralées de l'oogone apparaît hypertrophiée (CORILLION, 1975). Ce taxon n'a pas été observé dans la dition.

N. opaca (fiche Ni05) est très proche, par sa morphologie générale, de *N. flexilis* et s'en distingue surtout par sa **dioïcité**. Le taxon est traité ici comme une espèce, suivant CORILLION (1975) et KRAUSE (1997) mais son autonomie a été contestée par certains auteurs comme WOOD & IMAHORI (1965) et MOORE (1986) qui l'intègrent dans *N. flexilis*, considérant que cette espèce réunirait des génotypes monoïques et dioïques reliés par des cas intermédiaires. Il semble, néanmoins, qu'un consensus se dégage dans les travaux récents en faveur d'une reconnaissance d'un rang spécifique pour les deux taxons (cf. MOORE, 1986, réimp. 2005).

Habitat

Écologie

Espèce se développant dans les eaux non carbonatées, faiblement acides à neutres, présentant son optimum de développement dans les eaux froides (CORILLION, 1957) et assez indifférente à l'éclairement. Plante s'établissant dans une large gamme de milieux, à diverses profondeurs (jusqu'à 20 m, d'après CORILLION, 1957) sur des matériaux graveleux, sableux, limoneux ou vaseux ; fossés, mares, étangs, lacs en régions non calcaires. Espèce plus rhéophile que les autres charophytes, pouvant se développer dans les ruisseaux et petites rivières.

Phytosociologie

Nitella flexilis caractérise le *Nitellium flexilis* Corillion 1957, association pauci-spécifique, dominée par *N. flexilis* éventuellement accompagnée par *Chara globularis* et *N. syncarpa*. Il s'agit d'une communauté d'eaux oligo-mésotrophes, légèrement acides à neutres, plutôt froides, pouvant se développer dans des lacs profonds, des étangs ou des cours d'eau. À l'état disséminé, *N. flexilis* participe à d'autres associations du *Nitellion flexilis* en compagnie de *N. translucens*, *N. syncarpa*, *N. mucronata*, *Chara braunii* et *Chara globularis*.

Répartition

Taxon cosmopolite connu dans une grande partie de l'Europe, de la Norvège à l'Espagne, de la Pologne au massif armoricain. Commun en France, se raréfiant dans le Sud-Est. En Franche-Comté, l'espèce a été observée dans les étangs sur substrat siliceux de la Bresse jurassienne, de la région des Mille Étangs (70) et du Sundgau (90) (SCHAEFER-GUIGNIER, 1994).

Nitella opaca (Bruz.) Ag.= *Chara opaca* Bruz., 1824= *Nitella syncarpa* var. *opaca* Kütz.= *N. flexilis* var. *flexilis* R. D. W. p. p.**Identification****Morphologie générale**

Plante assez grande, haute de 15-40 cm, voire 100 cm pour les individus les plus robustes, opaque ou translucide, vert olivâtre à brun noirâtre [1], non incrustée ou faiblement. Axes modérément épais à épais, de 0,5 à 1 mm de diamètre [2]. Entrecœuds 1-4 fois plus longs que les rameaux. **Taxon vernal** à maturation précoce.

**Rameaux stériles**

4-6 rameaux stériles simples ou une seule fois divisés en 2-3 rayons secondaires [3]. Rayons secondaires relativement longs, atteignant la moitié du rayon primaire [4].

Rameaux fertiles

1-2 rameaux fertiles courts, formant des têtes assez denses [5], non mucilagineuses, une seule fois ramifiés en 2-3 rayons secondaires

Dactyles

Dactyles des rameaux stériles et fertiles **unicellulaires** [6], **mucronés ou acuminés**. Dactyles des rameaux fertiles présentant souvent un aspect typique, flexueux et « peigné sur le côté » (KRAUSE, 1997) [7].

Gamétanges

Taxon **dioïque**.

Gamétanges mâles et femelles se développant dès le printemps, sur des individus différents, aux nœuds des rameaux fertiles.

Oogones solitaires ou géminées de 0,50 à 0,60 mm de diamètre [8].

Anthéridies habituellement solitaires [9], de 0,65 à 0,80 mm de diamètre.

Oospores

Oospores subsphériques-aplaties, de 0,35 à 0,40 mm de diamètre, brun foncé à noirâtres, à 5-7 crêtes saillantes élargies en ailes rousses [10].

Variabilité, confusions possibles, remarques

Taxon très proche de *Nitella flexilis*, s'en distinguant essentiellement par son caractère dioïque et considéré par certains auteurs comme une simple forme génotypique (cf. fiche Ni04). Chez certaines populations de *N. flexilis*, des décalages dans la maturité des gamétanges (protandrie), simulant une dioécie, peuvent conduire à une identification erronée de *N. opaca*.

Habitat**Écologie**

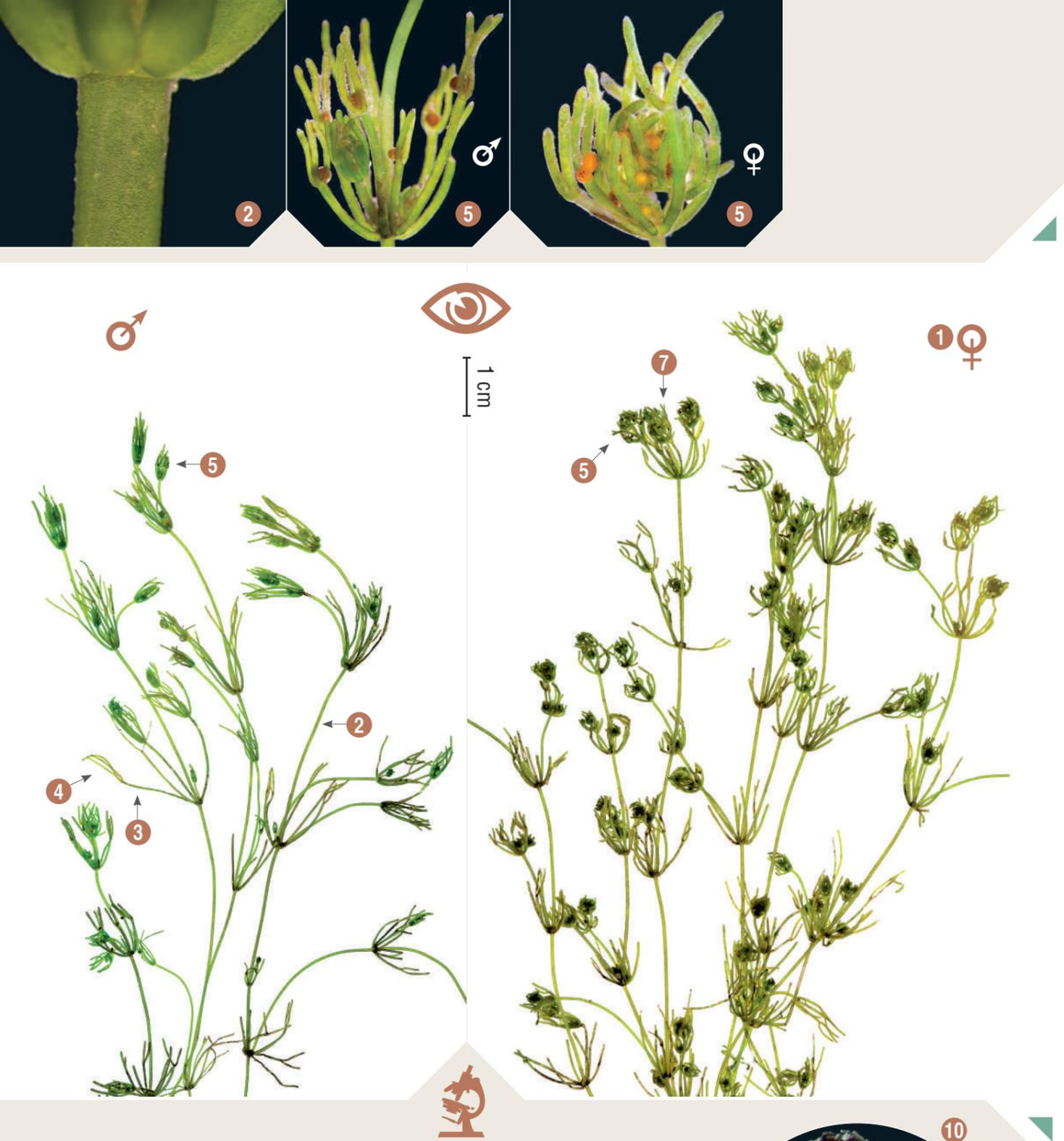
Taxon se développant dans des eaux faiblement acides, neutres ou plus ou moins carbonatées, à caractère nettement oligotrophe (BOISSEZON, 2008) sur des substrats de granulométrie variée (graviers, sables, vases...). Plante vernale, à maturation précoce, supportant les eaux froides, tolérant l'ombre, colonisant les petites pièces d'eau calme (étangs, fossés de tourbières) et les ruisseaux à eaux lentes mais s'établissant aussi dans certains lacs où elle peut atteindre des profondeurs importantes (jusqu'à une vingtaine de mètres, voire quarante mètres d'après CORILLION, 1957).

Phytosociologie

CORILLION (1957) a défini un *Nitellium opacae*, groupement pauci-spécifique dominé par *Nitella opaca*, localement accompagnée de *N. translucens*. Ce syntaxon, fait partie d'un ensemble d'associations d'eaux oligo-mésotrophes neutres à faiblement alcalines, rangées dans l'alliance du *Nitellion syncarpo-tenuissimae* Krause 1969. Étant donnée sa tolérance relativement au chimisme de l'eau, *N. opaca* participe également à diverses autres associations de cette alliance, associée à *N. translucens*, *N. hyalina*, *Chara fragifera*, *Ch. globularis*, *Ch. aspera*...

Répartition

Taxon cosmopolite, plutôt nord-occidental en Europe, réparti, d'après CORILLION (1957), à l'ouest d'une ligne Finlande-Hongrie-Portugal. Connu surtout du Centre et de l'Ouest de la France, rare dans l'Est. En Franche-Comté, le taxon est connu dans quelques étangs sur les seconds plateaux du Doubs, à des altitudes comprises entre 800 et 900 m. Il a été observé récemment en faciès lotique de cours d'eau, dans un méandre restauré du Drugeon, sur la commune de Bonnevaux (25).



Nitella mucronata (A. Br.) Miq.= *Chara furcata* Barbieri= *C. mucronata* A. Br.= *Nitella mucronata* f. *mucronata* R. D. W.= *N. furcata* subsp. *mucronata* var. *mucronata* f. *mucronata* R. D. W.*Identification***Morphologie générale**

Plante assez grande, haute de 20-40 cm, translucide, vert pâle, vert foncé ou noirâtre, rarement incrustée [1]. Axes modérément épais, de 0,4 à 0,8 mm de diamètre [2], pouvant dépasser 1 mm chez les individus robustes. Entrenœuds 1-3 fois plus longs que les rameaux.

**Rameaux stériles**

4-5 rameaux stériles étalés [3], longs de 5-6 cm, 1-2-(3) fois divisés en 2-5 rayons secondaires [4] eux-mêmes subdivisés en 2-3 rayons de troisième ordre [5], occasionnellement ramifiés en rayons de quatrième ordre.

Rameaux fertiles

1-2 rameaux fertiles, formant des têtes habituellement peu denses [6] (voir cependant var. *heteromorpha*), longs de 1-5 cm, 2-3 fois divisés.

Dactyles

Dactyles des rameaux stériles et fertiles bi-cellulaires, rarement tri-cellulaires [7], la cellule terminale, conique, sensiblement plus petite que la précédente et formant un mucron bien distinct [8].

Gamétanges

Taxon **monoïque**.

Gamétanges mâles et femelles habituellement conjoints aux bifurcations des rameaux fertiles [9].

Oogones solitaires [10] ou géminées, de 0,30 à 0,40 mm de diamètre.

Anthéridies solitaires [11], de 0,20 à 0,30 mm de diamètre.

Oospores

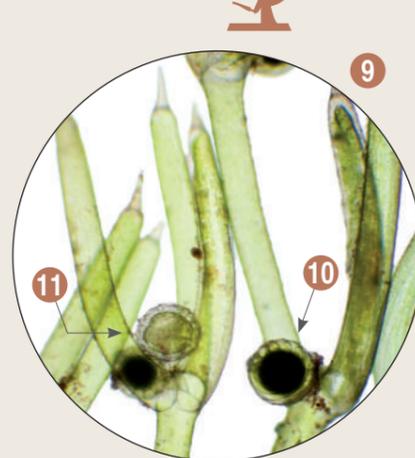
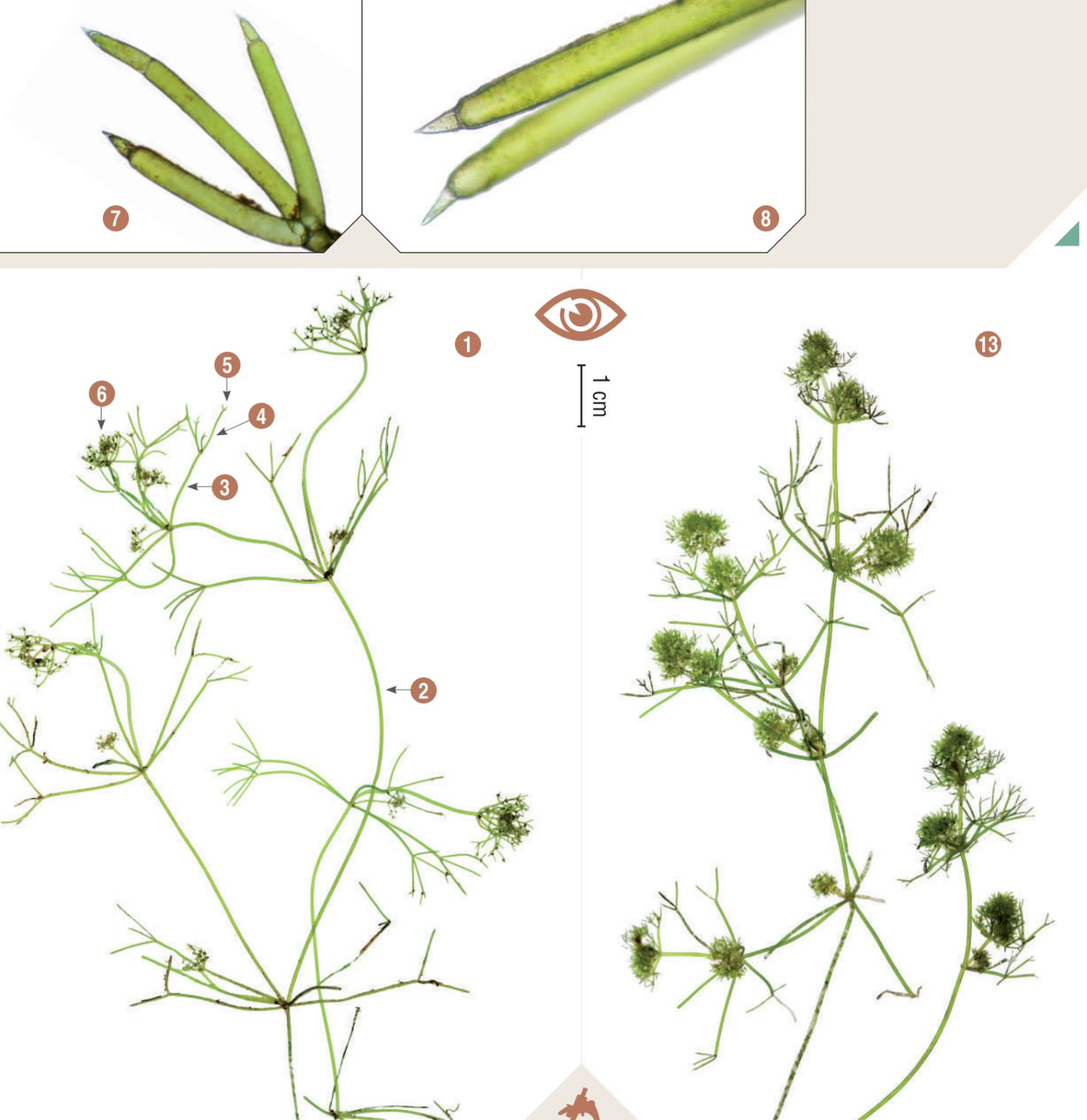
Oospores subsphériques-aplaties, de 0,20 à 0,30 mm de diamètre, brun foncé à noires, à 6-7 crêtes légèrement proéminentes [12], à membrane réticulée.

Variabilité, confusions possibles, remarques

Ce taxon est très polymorphe mais les individus bien développés sont aisément identifiables sur le terrain par leurs dactyles bi-cellulaires nettement mucronés par la cellule terminale.

La variété *tenuior* Kütz., 1843 (= *Nitella flabellata* Kütz.) désigne une variation grêle de l'espèce qui pourrait être confondue avec *N. gracilis* (Smith) Ag. ou *N. batrachosperma* (cf. fiches Ni07 et Ni08). Dans les cas difficiles, l'ornementation réticulée de la membrane de l'oospore permet de différencier *N. mucronata*.

La var. (ou f.) *heteromorpha* A. Br., 1835, se reconnaît à ses rameaux stériles ramifiés une seule fois, sous-tendant les phylloïdes fertiles, groupés en têtes denses bien distinctes [13].



Nitella batrachosperma (Reich.) A. Br.

= *Nitella gracilis* var. *confervacea* Bréb.

= *Nitella confervacea* (Bréb.) A. Br.

= *N. nordstiana* H. & J. Gr.

= *N. confervacea* subsp. *brebissonii* (A. Br. ex Bréb.) Hy

= *N. gracilis* subsp. *gracilis* var. *confervacea* f. *confervacea* R. D. W.

Identification



Morphologie générale

Petite plante délicate, gracieuse, vert clair à vert foncé, rarement incrustée, souvent recouverte de sédiments vaseux [1] et évoquant, *in situ*, une algue filamenteuse. Plante haute de 3 à 10 cm, dépassant rarement 5 cm [2].

Axes très grêles, de 0,2 à 0,4 mm de diamètre [3].

Entrecœuds atteignant 0,5 à 2 cm, 1 à 4 fois plus longs que les rameaux.

Rameaux filiformes.

Développement estival à automnal.



Rameaux stériles

Environ 6 rameaux stériles par verticille, longs de 0,8 à 2 cm, 1 à 2 fois divisés.

Rameaux fertiles

6-8 rameaux fertiles par verticille, 1-2(-3) fois divisés, longs de 0,2 à 0,4 cm, formant de petites têtes compactes [4]. Rayons primaires donnant naissance à 4-6 rayons secondaires divisés en 3-5 rayons tertiaires, ces derniers occasionnellement ramifiés en rayons quaternaires [5].

Dactyles

Dactyles des rameaux stériles et fertiles groupés par 3-5, bi-cellulaires [6]. Cellule terminale longuement conique, aiguë, plus étroite à sa base que la cellule sous-jacente [7].

Gamétanges

Taxon monoïque.

Gamétanges mâles et femelles conjoints ou disjoints, insérés à la première [8] (rarement à la seconde) bifurcation des rameaux, parfois enrobés de mucilage.

Oogones solitaires, de 0,30 à 0,35 mm de diamètre [9].

Anthéridies solitaires, de 0,12 à 0,22 mm de diamètre.

Oospores

Oospores subsphériques-aplaties, atteignant de 0,20 à 0,25 mm de diamètre, brunes à noirâtres, à 6-8 crêtes saillantes, largement ailées, à membrane finement granulée, spongieuse.



1 cm

© D. Auderset Joye, Laboratoire d'Écologie et de Biologie aquatique, Université de Genève.

Variabilité, confusions possibles, remarques

Certains individus bien développés, évoquant une forme « miniaturisée » de *Nitella mucronata* (fiche Ni06) peuvent être confondus avec la variété *tenuior* de cette dernière.

Nitella mucronata var. *tenuior* se différencie surtout par son oospore à crêtes moins saillantes et à membrane réticulée. D'après REY-BOISSEZON (*comm. pers.*), *N. batrachosperma* et *N. gracilis* se distinguent bien de *N. mucronata* par le caractère spongieux de leur membrane. Chez ces deux taxons, les oospores fraîchement extraites de leur enveloppe de cellules spiralées prennent, à la dessiccation, une couleur dorée ou argentée caractéristique alors que l'oospore de *N. mucronata* reste inchangée.

Nitella batrachosperma est apparentée à *Nitella gracilis* (fiche Ni08), plante fluette mais généralement plus grande qui s'en distingue par :

- ses rameaux fertiles peu différenciés, ne formant pas de têtes bien nettes ;
- ses gamétanges potentiellement présents sur toutes les bifurcations des rameaux fertiles.

Nitella tenuissima (fiche Ni09), autre petite espèce, se reconnaît ordinairement à son port très particulier ; par ailleurs, chez ce taxon, les gamétanges ne forment pas de têtes différenciées et sont rarement insérés sur la première bifurcation des rameaux fertiles, mais plutôt sur les nœuds de 2^e et 3^e ordre.

Habitat

Écologie

Espèce se développant dans une large gamme de plans d'eau, lacs, étangs, mares, gravières, fossés, habituellement à faible profondeur, recherchant des eaux peu minéralisées, faiblement acides à légèrement alcalines. Plante recherchant les substrats limoneux à sableux, fréquemment masquée par les sédiments, « à rechercher davantage avec les mains qu'avec les yeux » (MIGULA *in* CORILLION, 1957), supportant les faibles luminosités. Plante pionnière, adaptée aux milieux fréquemment perturbés (BORNETTE & ARENS, 2002).

Phytosociologie

Le *Nitellium batrachospermae* Corillion 1957 est une association monospécifique à développement tardif, peuplant les bords d'étangs aux eaux peu minéralisées. La formation prend l'aspect d'un fin revêtement algal plus ou moins immergé dans les sédiments. *N. batrachosperma* peut s'insérer dans plusieurs autres groupements du *Nitellion flexilis* Segal ex Krause 1969 ou du *Nitellion syncarpo-tenuissimae* Krause 1969, en compagnie de *N. translucens*, *N. syncarpa*, *N. opaca*, *Chara braunii* ou *Ch. globularis* (KRAUSE, 1997). *N. batrachosperma* participe également à diverses associations amphibies à *Isoetes* sp. pl. (CORILLION, 1957).

Répartition

Taxon subcosmopolite, avec une aire de répartition européenne plutôt occidentale, s'étendant de la Finlande au Portugal. En France, la plante est surtout connue du Centre et du Nord-Ouest (CORILLION, 1975). Dans le Nord-Est, *N. batrachosperma* a été anciennement mentionnée dans le lac de Virieu-le-Grand dans l'Ain (CORILLION, 1957) ; elle a été observée en Bresse jurassienne (SCHAEFER-GUIGNIER, 1994) mais l'unique localité n'a plus été revue depuis 1984 (malgré plusieurs vérifications) ; on la trouve mentionnée, plus récemment, dans un bras mort du Doubs (BORNETTE & ARENS, 2002). Au sud de la dition, elle a été récemment observée en Haute-Savoie (BOISSEZON, 2008). Elle est également connue de la plaine rhénane allemande (KRAUSE, 1997) et serait à rechercher en Alsace.



Peuplement de *Nitella batrachosperma*

© Dr Klaus van de Weyer

Nitella gracilis (Smith) Ag.= *Chara gracilis* Smith= *Chara flexilis* var. *gracilis* (Sm.) Gray= *Nitella gracilis* subsp. *gracilis* var. *gracilis* f. *gracilis* R. D. W.**Identification****Morphologie générale**

Plante très grêle, délicate, haute de 10 à 20 cm, vert jaunâtre à brunâtre, translucide, non incrustée [1].

Axes grêles de 0,3 à 0,5 mm de diamètre [2].

Entre-nœuds 1-3 fois plus longs que les rameaux.

**Rameaux**

5-6 rameaux par verticille, [3] la plupart pouvant être fertiles, étalés ou redressés, filiformes.

Rameaux stériles

Rameaux stériles longs de 1 à 1,5 cm, ramifiés 2 ou 3 fois dès le quart ou la moitié de leur longueur en 3-5 rayons secondaires, eux-mêmes ramifiés en 2-4 rayons tertiaires plus courts.

Rameaux fertiles

Rameaux fertiles longs de 0,2 à 1,5 cm, ramifiés 2 ou 3 fois comme les rameaux stériles.

Dactyles

Dactyles des rameaux stériles et fertiles groupés par 1-5 [4], formés de 2, fréquemment 3 cellules, aigus mais non mucronés, la cellule terminale prolongeant l'avant-dernière cellule [5].

Gamétanges

Taxon **monoïque**.

Gamétanges mâles et femelles se développant sur les mêmes pieds, conjoints ou dissociés.

Oogones solitaires, de 0,25 à 0,35 mm de diamètre [6].

Anthéridies solitaires, de 0,20 à 0,30 mm de diamètre.

Oospores

Oospores ovoïdes à subglobuleuses-aplaties, brun clair à brun foncé [7], de 0,25 à 0,30 mm de diamètre, à membrane finement granulée, spongieuse.

Variabilité, confusions possibles, remarques

Taxon très variable chez lequel de nombreuses formes ont été autrefois décrites.

Plante évoquant une petite forme de *N. mucronata* (fiche Ni06). Des confusions sont possibles avec la forme *tenuior* de cette dernière. En dehors de son aspect très délicat, *N. gracilis* se distingue de *N. mucronata* par :

- des gamétanges répartis sur l'ensemble du verticille, les phylloïdes fertiles peu différenciés ne formant pas de tête bien définie ;
- des dactyles fréquemment tri-cellulaires, aigus mais non mucronés ;
- une membrane de l'oospore, finement ponctuée alors qu'elle est réticulée chez *N. mucronata*. D'après REY-BOISSEZON (comm. pers.), *N. batrachosperma* et *N. gracilis* se distinguent bien de *N. mucronata* par le caractère spongieux de leur membrane. Chez ces deux taxons, les oospores fraîchement extraites de leur enveloppe de cellules spiralées prennent, à la dessiccation, une couleur dorée ou argentée caractéristique alors que l'oospore de *N. mucronata* reste inchangée.

Par ailleurs, chez les autres petites nitelles (*N. batrachosperma*, *N. tenuissima*), les dactyles sont habituellement bi-cellulaires, rarement tri-cellulaires.

Habitat**Écologie**

Plante des milieux **oligotrophes**, se développant à faible profondeur dans des **eaux peu minéralisées et nettement acides**, sur des substrats sablonneux à tourbeux ; taxon observé dans des étangs peu profonds, des fossés, des mares ou des dépressions de tourbières à sphaignes.

Phytosociologie

Le *Nitelletum gracilis* Corillion 1957, dominé par *Nitella gracilis* accompagnée par *N. flexilis* est une association rare, décrite initialement dans le nord-ouest de la France (Mayenne), observée plus récemment (SCHAEFER, 1994) en Franche-Comté, d'abord dans le Territoire de Belfort, ensuite sur le plateau des Mille Étangs en Haute-Saône (SCHAEFER, comm. pers.). *N. gracilis* participe également à des végétations phanérogamiques de bordures d'étangs sur substrats acides appartenant aux *Littorelletea*, avec *Juncus bulbosus*, *Pilularia globulifera*... (CORILLON, 1957).

Répartition

Nitella gracilis est une espèce cosmopolite ; elle est disséminée en Europe, de la Norvège jusqu'au Portugal et de la Russie jusqu'aux côtes atlantiques, en étant plus rare dans le sud-est de l'Europe. En France, elle est surtout connue dans l'Ouest, le Sud-Ouest, le Bassin parisien et le Centre ; elle semble très rare dans le nord-est de la France. Elle n'est actuellement connue que d'une seule station en Franche-Comté ; elle est également mentionnée dans la plaine rhénane alsacienne (CONSERVATOIRE DES SITES ALSACIENS et OFFICE NATIONAL DES FORÊTS, 2004).



3

4



5



6



7

1



1 cm



2

Nitella tenuissima (Desv.) Kütz.= *Chara tenuissima* Desv.= *Nitella tenuissima* subsp. *tenuissima* var. *tenuissima* f. *tenuissima* R. D. W.

Identification



Morphologie générale

Petite plante très délicate, de 5-10 (20) cm de haut, vert grisâtre à brunâtre [1], portant de courts verticilles globuleux [2] espacés le long d'axes très grêles (de 0,12 à 0,25 mm de diamètre), 2 à 5 fois plus longs que ces derniers et peu ramifiés ; les individus typiques, avec leurs verticilles globuleux distants rappellent l'aspect d'un collier de perles (MOORE, 1986) ou d'une ponte de crapaud. Les peuplements peuvent être plus ou moins fortement incrustés et sont souvent couverts de voiles de sédiments et de diatomées brunâtres, ce qui peut les rendre difficilement repérables.



Rameaux

Verticilles de 5 à 6 rameaux, les stériles et les fertiles similaires, longs de moins de 1 cm, 2 à 4 fois divisés [3]. Dactyles à 2, rarement 3, cellules, la terminale conique et aiguë [4] prolongeant une avant-dernière cellule à extrémité arrondie ou tronquée.

Gamétanges

Taxon monoïque.

Gamétanges mâles et femelles sur les mêmes pieds, conjoints ou disjoints, développés sur les deuxième et troisième nœuds des phylloïdes fertiles, normalement absents du premier nœud.

Oogones solitaires [5], de moins de 0,20-0,30 mm de diamètre.

Anthéridies solitaires [6], de 0,10-0,20 mm de diamètre.

Oospores

Oospores subsphériques-aplaties, de moins de 0,17-0,22 mm de diamètre, jaune doré, brun clair ou rougeâtres, à 7-8 crêtes peu saillantes [7] et à membrane réticulée.

Variabilité, confusions possibles, remarques

Nitella batrachosperma (fiche Ni07) peut revêtir des formes encore plus ténues. Elle se distingue de *N. tenuissima* par les caractères suivants :
 – port différent, non en « collier de perles », avec des verticilles plus rapprochés ;
 – gamétanges généralement présents sur les 1-2 premiers nœuds (rarement présents dès le premier nœud chez *N. tenuissima*) ;
 – oospore plus ou moins ailée et à membrane ponctuée (à crêtes peu saillantes et à membrane réticulée chez *N. tenuissima*).

Les petites formes de *N. gracilis* peuvent rappeler *N. tenuissima* mais les verticilles ne sont pas globuleux et distants comme chez *N. tenuissima* ; par ailleurs, les premiers nœuds des rameaux fertiles sont munis de gamétanges.

Habitat

Écologie

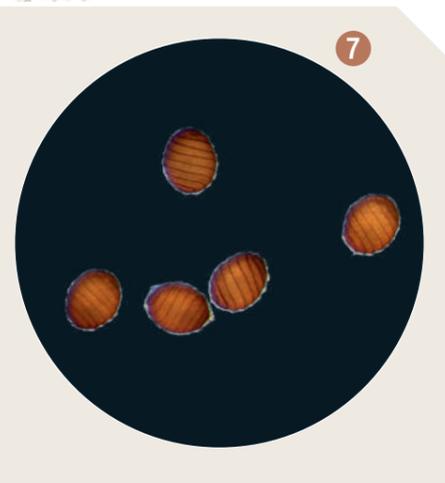
N. tenuissima préfère les eaux carbonatées, bien qu'on puisse la trouver dans des eaux légèrement acides ; elle est capable de se développer à faible profondeur, dans quelques centimètres d'eau – parfois à l'état semi-exondé parmi les bryophytes – dans des petits plans d'eau (drains et fossés en milieu humide, mares en milieu tourbeux) ou en bordure de lac. Elle a cependant été observée jusqu'à une profondeur de 12 m au lac de Virieu-le-Grand dans l'Ain (MAGNIN, 1904). C'est un taxon à large amplitude thermique et photique, à caractère méso-oligotrophe.

Phytosociologie

N. tenuissima caractérise le *Nitelletum syncarpo-tenuissimae* Corillon ex Krause 1969, association vernale de petites nitelles colonisant les eaux neutres ou carbonatées. L'espèce peut également accompagner, en eau profonde, des groupements de grandes characées dominés par *Ch. major* ou *Ch. contraria* (CORILLON, 1957).

Répartition

Espèce subcosmopolite, disséminée en Europe de la Suède au Portugal et à la Grèce, de la Russie à la côte atlantique, mais avec de larges lacunes. Espèce donnée comme fréquente dans la plaine du haut Rhin, du côté allemand, mais rarement observée en Alsace (CONSERVATOIRE DES SITES ALSACIENS et OFFICE NATIONAL DES FORÊTS, 2004). Plante rare en Franche-Comté (3 stations contemporaines, toutes dans le massif jurassien), autrefois fréquente dans la Bresse jurassienne (MICHALET *in* CORILLON, 1957).



Tolypella glomerata (Desv. in Lois.) Leonh.

= *Chara glomerata* Desv. in Lois.

= *Nitella glomerata* Chev.

= *Tolypella nidifica* var. *glomerata* (Desv. in Lois.) R. D. W.

Identification



Morphologie générale

Plante plutôt grêle, fragile, haute de 5-25 cm, vert grisâtre à brunâtre [1], souvent fortement incrustée, comportant de **longs entrenœuds arqués** [2], portant des **ensemble de rameaux groupés en pelotes ovoïdes longuement chevelues** [3].

Axes assez grêles de 0,2 à 1 mm de diamètre.



Rameaux

6-12 **rameaux stériles** par verticille, longs à très longs (1-5 cm, jusqu'à 8 cm), formés de 3-5 cellules, **habituellement simples** [4], portant rarement 1 à 2 rayons secondaires.

4-8 **rameaux fertiles** par verticille, incurvés, une seule fois divisés, formant des petites têtes denses [5]. Rameaux fertiles formés d'un rachis médian [6] de 4-6 cellules dont la basale est très courte [7] et portant 1 ou 2 ramifications comportant 3-4 branches de 3-4 cellules chacune [8].

Cellules terminales des rameaux stériles et fertiles **cylindriques-obtuses** [9].

Gamétanges

Taxon **monoïque**.

Gamétanges groupés sur le premier nœud des rameaux fertiles, avec souvent une anthéridie accompagnée de (1)-2-(3) oogones.

Oogones de 0,30-0,50 mm de diamètre, souvent pédicellées [10].

Anthéridies de 0,30 à 0,40 mm de diamètre, solitaires ou géminées, pédicellées [11] ou sessiles.

Oospores

Oospores globuleuses-ellipsoïdes, de 0,20-0,35 mm de diamètre, brun jaunâtre à brun foncé à 7-9 crêtes fines et à **membrane pourvue de granulations linéaires** (CORILLION, 1975).

Variabilité, confusions possibles, remarques

Espèce proche de *Tolypella nidifica*, traitée par certains auteurs (WOOD, 1962 ; MOORE, 1986) comme une simple variété (*Tolypella nidifica* var. *glomerata*) de celle-ci. *T. nidifica* est une plante des eaux alcalino-saumâtres connue en France dans quelques stations des côtes atlantique et méditerranéenne.



Lac de Joux, Suisse, canton de Vaud.

Habitat

Écologie

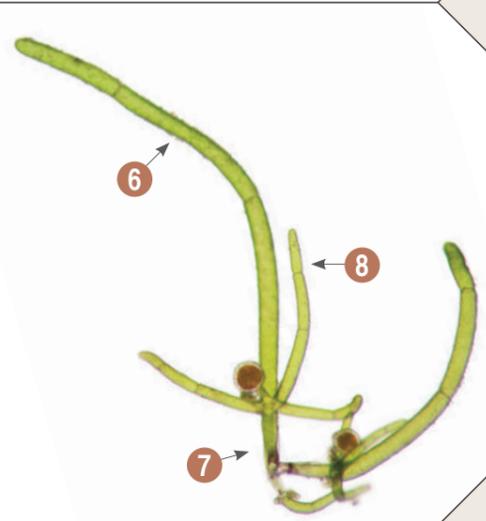
Taxon à maturation typiquement précoce dans les régions méditerranéenne (fertile dès mars) et atlantique (juin), plus tardive dans l'est de la France (juillet), se développant principalement dans des petites pièces d'eau peu profondes (fossés, mares, petits cours d'eau, bras morts...) et temporaires, dans des eaux carbonatées. Exceptionnel en milieu lacustre.

Phytosociologie

Taxon caractérisant le *Chareto - Tolypelletum glomeratae* Corillon 1957, association décrite en baie d'Audierne, colonisant les eaux carbonatées douces ou saumâtres de mares, bords d'étangs et lagunes littorales ; dans ce groupement assez riche, *Tolypella glomerata* est accompagnée de *Chara hispida*, *Ch. polyacantha*, *Ch. vulgaris*, *Ch. aspera*, *Ch. globularis* et *Ch. canescens*. Dans l'est de la France, *T. glomerata* participe à d'autres groupements restant à définir ; dans la plaine rhénane allemande, W. Krause, rapporte des observations de l'espèce dans plusieurs communautés, dont le *Chareto - Tolypelletum intricatae* Krause 1969, en accompagnement de *T. prolifera* et de *T. intricata* (KRAUSE, 1969).

Répartition

Taxon subcosmopolite. En Europe, connu de l'Irlande à la Sardaigne, rare en Europe du Nord (sud de la Suède) et en Europe centrale (Allemagne). En France, surtout connu des côtes atlantique et méditerranéenne, rare dans l'Est. Signalé autrefois en Bresse jurassienne et louannaise (MICHALET in CORILLION, 1957 ; BIGEARD in CORILLION, 1957) ; dans la chaîne jurassienne, plante connue dans le lac de Joux, en Suisse, (MAGNIN, 1904) où elle existe toujours à l'heure actuelle.



Tolypella prolifera (Ziz ex A. Br.) Leonh.= *Chara prolifera* A. Br.= *Nitella prolifera* (Ziz ex A. Br.) Kütz.= *Tolypella intricata* var. *intricata* f. *prolifera* R. D. W.*Identification***Morphologie générale**

Plante très robuste (la plus grande du genre), haute de 20 à 50 cm, brunâtre à vert jaunâtre [1], formée, à peu près pour moitié, d'un **entrenœud basal très long et très épais** (1,5-3,5 mm de diamètre) [2] **donnant naissance à une série d'axes secondaires** [3] **composant une sorte de cyme**. **Rameaux fertiles et stériles groupés en têtes ayant l'aspect de pelotes hérissées** [4]. Plante non ou faiblement incrustée.

**Rameaux**

6-20 **rameaux stériles** par verticille, **très longs**, formés de 3-5 cellules, habituellement **simples** [5], portant rarement 1 à 2 rayons secondaires.

5-8 rameaux fertiles par verticille, 1-2 fois divisés, formant de larges têtes denses [6].

Rameaux fertiles composés d'un rachis médian long de 4-8 cellules, portant 1 ou 2 ramifications de 2 à 4 branches comportant 3-4 cellules chacune.

Cellules terminales des rameaux stériles et fertiles réduites, **coniques, aiguës ou acuminées** [7].

Gamétanges

Taxon **monoïque**.

Gamétanges insérés aux bifurcations des rameaux fertiles, les oogones réunies par 2-4, parfois solitaires, accompagnées d'une anthéridie sessile ou stipitée.

Oogones de 0,40 à 0,45 mm de diamètre [8].

Anthéridies de 0,25 à 0,30 mm de diamètre [9].

Oospores

Oospores globuleuses-ellipsoïdes, de 0,25 à 0,33 mm de diamètre, brun ambré à brun sombre à 8-9 crêtes proéminentes, souvent ailées, à **membrane lisse** (CORILLION, 1975).

Variabilité, confusions possibles, remarques

Espèce proche de *Tolypella intricata* (fiche An05), cette dernière moins robuste, avec des axes atteignant 1 mm de diamètre, moins rigide, à rameaux stériles portant généralement 2-4 rayons secondaires (rameaux stériles simples chez *T. prolifera*). Oospore à membrane finement granulée (lisse chez *T. prolifera*).



Mare phréatique en forêt domaniale de Marckolsheim (67).

*Habitat***Écologie**

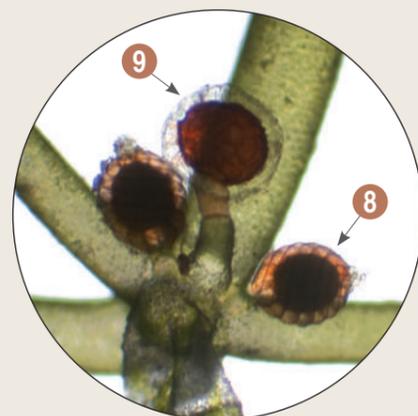
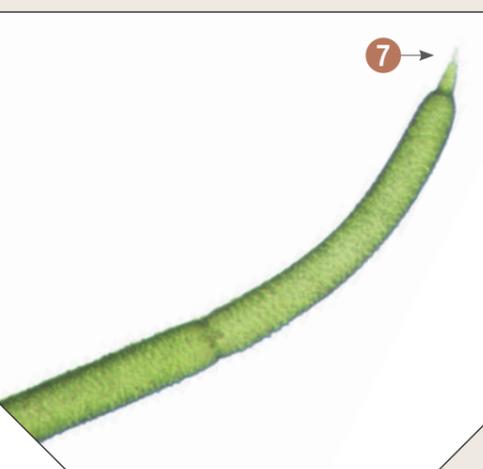
En France, espèce observée principalement dans les dépendances de grands cours d'eau (mortes, étangs et mares à alimentation phréatique), dans des eaux peu profondes. Plante peuplant également les fossés et les petits canaux en Hollande et en Belgique (CORILLION, 1957). Substrats sablonneux à vaseux. Plante à maturation tardive (fin du printemps, été) par rapport aux autres taxons du genre.

Phytosociologie

Le *Chareto - Tolypelletum proliferae* Corillion 1981, caractérisé par *Tolypella prolifera*, accompagnée de *Chara vulgaris* et parfois de *Nitella capillaris*, est une association pionnière décrite dans les eaux carbonatées des annexes aquatiques du lit majeur de la Loire. Une combinaison semblable est observable en Alsace, dans la vallée du Rhin.

Répartition

Espèce subcosmopolite, disséminée en Europe centrale et occidentale, absente de l'Europe du Nord et de la péninsule ibérique. Le principal foyer de distribution français est formé par la vallée de la Loire (CORILLION 1957, 1975), l'espèce étant également connue dans la plaine rhénane.





© Dominique Auderset Joye, Laboratoire d'Ecologie et de Biologie Aquatique, Université de Genève.

Chara tomentosa

Chara vulgaris var. *crassicaulis* (Schl. ex A. Br.) Kütz.

- = *Ch. crassicaulis* Schl.
- = *Ch. foetida* var. *crassicaulis* A. Br.
- = *Chara vulgaris* var. *crassicaulis* (Schl. ex A. Br.) Kütz.
- = *Ch. foetida* subsp. *crassicaulis* A. Br. & Nordst.
- = *Chara vulgaris* var. *vulgaris* f. *crassicaulis* (Schl. ex A. Br.) R. D. W.

Identification

Morphologie générale

Plante de taille moyenne à **grande**, haute de 10-50 cm, **fortement incrustée, assez raide et ramifiée.**

Axe épais, robuste, de 0,9 à 1,5, voire jusqu'à 2 mm de diamètre.

Entrenœuds, surtout les inférieurs, beaucoup plus longs que les rameaux.

Cortication

Cortication diplostique, **fortement aulacanthée**, avec les **filaments secondaires très saillants.**

Acicules

Acicules solitaires, éparées, plus ou moins développées, obtuses, plus courtes que le diamètre de l'axe.

Stipulodes

Stipulodes ovoïdes, très obtus, ordinairement bien développés en deux séries équivalentes, parfois asymétriques.

Rameaux

8-10 rameaux par verticille, relativement courts, étalés ou recurvés au niveau des nœuds inférieurs, les fertiles dressés et incurvés vers l'axe en « pelotes ».

4 à 7 segments par phylloïde, les 1-3 derniers acortiqués, le terminal très réduit.

5 à 7 cellules bractées, les adaxiales plus longues que l'oogone, **renflées et obtuses**, les abaxiales beaucoup plus courtes ; 2 bractéoles semblables aux cellules-bractées adaxiales.

Gamétanges

Taxon monoïque, gamétanges mâles et femelles insérés sur les 3-4 premiers nœuds des phylloïdes fertiles, **souvent disjoints**, les nœuds étant unisexués.

Oogones solitaires, de 0,3 à 0,4 mm de diamètre.

Anthéridies solitaires, de 0,4 à 0,5 mm de diamètre

Oospores

Oospores ellipsoïdes, de 0,4 mm de diamètre, brun foncé à noires, à 10-12 crêtes peu saillantes, à membrane fortement granulée.

Variabilité, confusions possibles, commentaires

Les individus de grande taille peuvent évoquer *Chara major*. Par ailleurs, bien qu'il s'agisse d'une plante dans l'ensemble moins robuste, *Chara vulgaris* f. *papillata*, tel que nous avons pu l'observer, peut montrer certains caractères communs avec la var. *crassicaulis* : axe épais et rameaux relativement courts, cortication nettement aulacanthée, acicules développées et cellules-bractées assez épaisses...

Ce taxon a été élevé au niveau spécifique (*Ch. crassicaulis* Schl.), conception reprise par KRAUSE (1997). Nous avons opté pour un traitement au rang variétal, plus répandu dans les références actuelles.

Habitat

Écologie

Taxon méconnu, peuplant plutôt les eaux profondes fortement alcalines, connu dans des sources saumâtres, d'après CORILLION (1957) ; KRAUSE (1997) cite une série d'observations dans des eaux vives, sources, ruisseaux et drains.

Phytosociologie

Le statut phytosociologique de ce taxon reste à définir.

Répartition

Taxon rare ou méconnu, disséminé dans le centre et le sud de l'Europe ; localités françaises connues dans le sud (Languedoc-Roussillon, Provence-Alpes-Côte d'Azur, Rhône-Alpes), dans le nord de la France et en Picardie (LAMBERT-SERVIEN & GUERLESQUIN, 2002b) ; signalé par KRAUSE (1997), dans le Bas-Rhin, vers Herbsheim ; à rechercher...

Chara polyacantha A. Br. in A. Br., Rbh. & Stiz.

= *Chara pedunculata* Kütz.

= *Chara hispida* var. *hispida* f. *polyacantha* (A. Br.) R. D. W.

Identification

Morphologie générale

Plante très hérissée, de taille **moyenne à grande**, de 10 à 80 cm, voire 110 cm, de hauteur (KRAUSE, 1997), plus ou moins incrustée, **rigide**, vert grisâtre à brunâtre.

Axe épais, de 0,6 à 2,0 mm de diamètre.

Entrenœuds 1 à 3 fois plus longs que les rameaux.

Cortication

Cortication **diplostique**, parfois irrégulière à tendance triplostique, **tylacanthée à isostique**, jamais aulacanthée.

Acicules

Acicules très abondantes sur l'ensemble de la plante, très denses et masquant les entrenœuds supérieurs, **atteignant ou dépassant largement le diamètre de l'axe, fasciculés par 2-4**, linéaires, aigus.

Stipulodes

Deux séries de stipulodes linéaires, pointus, mesurant jusqu'à deux fois le diamètre de l'axe.

Rameaux

8-12 rameaux par verticille, relativement courts, les supérieurs habituellement redressés contre l'axe, composés de 6 à 9 segments, les 1-2 terminaux courts et acortiqués.

5 à 7 longues cellules-bractées verticillées, aiguës, peu inégales, les adaxiales un peu plus longues, deux à trois fois plus longues que l'oogone.

2 bractéoles aussi longues ou plus longues que les cellules-bractées adaxiales.

Gamétanges

Taxon **monoïque**.

Gamétanges mâles et femelles conjoints ou disjoints, disposés sur les 3-4 premiers nœuds des phylloïdes fertiles. Oogones solitaires de 0,6 à 0,7 mm de diamètre.

Anthéridies solitaires, de 0,3 à 0,5 mm de diamètre.

Oospores

Oospores ellipsoïdes, de 0,3 à 0,5 mm de diamètre, brun foncé à noires, à 10-14 crêtes proéminentes.

Variabilité, confusions possibles, remarques

Taxon variable pour lequel diverses formes ont été définies tenant compte de la robustesse de la plante et de la densité du revêtement d'acicules. Taxon très proche de *Chara hispida* L. dont il diffère par :

– la cortication fortement tylacanthée (faiblement tylacanthée à isostique chez *Ch. hispida*) ;

– un revêtement d'acicules plus dense ;

– des cellules-bractées peu inégales, paraissant verticillées (inégales, paraissant unilatérales chez *Ch. hispida*).

Habitat

Écologie

Plante recherchant les eaux carbonatées translucides, où elle peut se développer à grande profondeur (jusqu'à 20 mètres !) et tolérant les eaux légèrement saumâtres des stations littorales ; espèce oligotrophe, en régression, se développant dans des mares et des fossés de tourbières ou dans les lacs peu eutrophisés.

Phytosociologie

Chara polyacantha peut constituer un herbier lacustre, le *Charetum polyacanthae* Damska 1966 ex Gabka et Pelechaty 2003, dans lequel elle est accompagnée de *Ch. tomentosa* et *Ch. filiformis* (DAMSKA, 1966). L'espèce s'insère également dans plusieurs associations d'eaux carbonatées en accompagnement de *Ch. major*, *Ch. contraria*, *Ch. aspera*...

Répartition

Taxon disséminée en Europe, de la Suède à la péninsule ibérique, jusqu'aux côtes de la mer Adriatique. Disséminé en France (Nord-Pas-de-Calais, Centre, Pays de la Loire, Languedoc-Roussillon, Provence-Alpes-Côte d'Azur). L'espèce était connue d'A. Magnin dans le lac d'Ambléon, dans le département de l'Ain, d'où elle a disparu (vaine recherche en 2009). À rechercher dans le Nord-Est...

Chara tomentosa L.

= *Chara ceratophylla* Wallr.

Identification

Morphologie générale

Grande plante robuste, massive, rigide, à axes et rameaux très épais, de 20 à 60 cm de hauteur (voire jusqu'à 2 m d'après KRAUSE, 1997 !), **d'un vert olivâtre à brunâtre** avec les jeunes pousses souvent **rosées**. Plante habituellement incrustée de calcaire.

Axe épais, de 1 à 3 mm de diamètre.

Entrenœuds allongés, de 2 à 12 cm de longueur, 1 à 3 fois plus longs que les rameaux.

Cortication

Cortication **diplostique**, occasionnellement triplostique, nettement **tylacanthée**, avec les **filaments primaires très proéminents**.

Acicules

Acicules solitaires ou fasciculées par 2-3, d'aspect variable, en forme de courts aiguillons trapus ou plus longues (jusqu'à 2 mm), pouvant dépasser le diamètre de l'axe.

Stipulodes

Deux séries de stipulodes atteignant jusqu'à 2 mm de longueur, largement ovoïdes-acuminés.

Rameaux

6-7 rameaux par verticille, épais, robustes, souvent incurvés, formés de 4-5 segments, les 2-3 terminaux acortiqués et apparaissant **souvent très renflés** ; petite cellule terminale conique, mucronée.

5-6 cellules-bractées, étalées en verticille, d'aspect gonflé et terminées par une pointe aiguë ; cellules-bractées adaxiales plus longues que l'oogone, les abaxiales plus courtes.

2 bractéoles semblables aux cellules-bractées adaxiales.

Bractée accessoire un peu plus grêle que les cellules-bractées.

Gamétanges

Taxon **dioïque**.

Gamétanges mâles ou femelles disposés sur les 2-3 premiers nœuds des phylloïdes fertiles.

Grandes oogones solitaires, de 0,6 à 0,8 mm de diamètre.

Très grandes anthéridies (les plus grandes parmi les Characées européennes !) habituellement solitaires, parfois géminées, **de 0,7 à 1,5 mm** de diamètre, **orange ou rouge vif, visibles de loin**.

Oospores

Grandes oospores ovoïdes, de 0,6 à 0,7 mm de diamètre, habituellement brun-jaune, à 12-16 crêtes peu saillantes.

Variabilité, confusions possibles, remarques

Taxon d'identification aisée par son aspect massif, sa couleur brunâtre parfois teintée de rose dans les jeunes pousses, ses cellules-bractées gonflées et ses grands gamétanges dont les anthéridies sont particulièrement spectaculaires. Taxon néanmoins polymorphe chez lequel de nombreuses formes ont été décrites, les variations concernant la cortication des axes et des rameaux, parfois incomplète, le développement des cellules-bractées et des acicules...

Habitat

Écologie

Plante peuplant préférentiellement les lacs profonds mésotrophes, aux eaux alcalines ou faiblement saumâtres, à des profondeurs moyennes de 2 à 6 mètres (observée jusqu'à 30 m !) mais signalée occasionnellement dans des petites pièces d'eau : étangs, bras morts, fossés de tourbage... Espèce recherchant les eaux froides, tolérante aux basses luminosités.

Phytosociologie

Au centre de son aire de répartition, *Chara tomentosa* peut constituer un herbier lacustre, le *Charetum tomentosae* (Sauer 1937) Corillion 1957, association où elle est fréquemment accompagnée par *Ch. contraria* ou par *Ch. rudis* (DAMSKA, 1966). L'espèce peut également contribuer à d'autres formations lacustres comme le *Charetum hispidae* Corillion 1957 ou le *Charetum contrariae* Corillion 1957 ; elle est également connue d'associations d'eaux saumâtres en mer Baltique, en compagnie de *Ch. canescens*, *Ch. baltica* et *Ch. horrida*.

Répartition

Espèce nord et centre-européenne, avec, principalement deux noyaux de distribution, l'un autour de la mer baltique, l'autre péri-alpin, des lacs de Suisse Centrale à la Haute-Savoie. Plante connue de part et d'autre de la zone d'étude, observée par A. Magnin dans le lac du Bourget d'où elle a disparu ; espèce encore abondante dans le lac d'Annecy ; récemment observée en forêt alluviale de la Alte Aare, dans le canton de Berne (AUDERSET JOYE, *comm. pers.*) ; signalée par KRAUSE (1997) dans la plaine rhénane du Palatinat ; à rechercher dans la plaine rhénane alsacienne ?

Nitella capillaris (Krock.) J. Gr. & B.-W.

= *Chara capillaris* Krock.

= *Nitella capitata* Ag.

= *Nitella syncarpa* var. *capitata* (Nees) Kütz.

= *Nitella capillaris* f. *capillaris* R. D. W.

= *Nitella syncarpa* var. *capitata* (Nees) Kütz. in R. D. W.

Identification

Morphologie générale

Plante précoce, à développement vernal, petite à moyenne, haute de 5 à 25 cm, délicate, ramifiée, d'aspect plus ou moins buissonnant, vert pâle, molle, non incrustée ou faiblement marquée d'incrustations annulaires. Espèce dioïque, les pieds femelles généralement plus grêles que les pieds mâles.

Axes grêles, de 0,5 à 0,7 (0,9) mm de diamètre.

Entrenœuds habituellement longs de 3 à 4 cm, 1-2 fois plus longs que les phylloïdes stériles.

Rameaux stériles

Habituellement 6 rameaux stériles, longs de 2 à 4 cm, ramifiés une seule fois, se terminant par 2-3 dactyles allongés, parfois aussi longs que le rayon primaire.

Rameaux fertiles

Rameaux fertiles très courts, atteignant 2 à 4 mm de longs, une seule fois ramifiés, se terminant par 2-3 dactyles allongés, groupés en petites têtes denses, larges de 4 à 6 mm, enrobés de mucus, surtout les pieds mâles.

Dactyles

Dactyles des phylloïdes stériles et fertiles unicellulaires, parfois obtus, habituellement acuminés.

Gamétanges

Oogones groupées par 2 à 4 aux bifurcations des phylloïdes fertiles, de 0,40 à 0,50 mm de diamètre.

Anthéridies solitaires, de 0,60 à 0,70 mm de diamètre.

Plante vernale, dont les gamétanges arrivent à maturité en mars-avril.

Oospores

Oospores subsphériques-aplaties, de 0,30 mm à 0,40 mm de diamètre, brun foncé à noirâtres, à 5-6 crêtes saillantes largement ailées, à membrane finement verruqueuse.

Variabilité, confusions possibles, remarques

Taxon proche de *Nitella syncarpa*, s'en distinguant par les caractères suivants :

- plante plus ténue, à port buissonnant ;
- maturation précoce des oospores, plante vernale (maturation estivale ou automnale chez *N. syncarpa*) ;
- rameaux des plantes femelles toujours divisés en plusieurs dactyles (habituellement simples, terminés par un seul dactyle chez *N. syncarpa*) ;
- oospores à crêtes protubérantes et ailées (peu saillantes chez *N. syncarpa*).

Habitat

Écologie

Nitella capillaris se développe dans des eaux translucides, peu profondes, non carbonatées, neutres à faiblement acides. Elle colonise exclusivement les petits plans d'eau, permanents ou temporaires (bords d'étangs, mares, fossés) en situation bien éclairée, de préférence sur des fonds minéraux récemment décapés. Elle accomplit son cycle avant le développement des autres macrophytes susceptibles de la concurrencer et disparaît dès la fin du printemps.

Phytosociologie

Le *Nitelletum capillaris* Corillion 1957 est une association très spécialisée, monospécifique, se développant sous l'aspect de formations très ouvertes, dans des eaux très transparentes, neutres à faiblement acides, de mares et d'étangs sur substrats limono-sableux (CORILLION, 1957). L'espèce peut parfois apparaître dans des associations pionnières à *Tolypella prolifera* (*Chareto-Tolypelletum proliferae* Corillion 1981) ou contribuer à des végétations amphibies vasculaires à *Isoetes* sp. pl. (CORILLION, 1957).

Répartition

Espèce disséminée dans l'hémisphère nord, relativement fréquente en Europe centrale, disséminée en France ; rare dans le Nord-Est, avec des mentions anciennes en Alsace et en Bresse (CORILLION, 1957) ; une station récemment signalée dans le Jura (M. André, 2004 in TAXA SBFC / CBNFC), dans un fossé tourbeux, recherchée en 2009 mais non retrouvée, a sans doute disparu à la suite du développement de la végétation vasculaire. À rechercher...

Tolypella intricata (Trent. ex Roth) Leonh.

= *Chara intricata* Trent. ex Roth

= *Nitella intricata* (Trent. ex Roth) Ag.

= *Tolypella intricata* var. *intricata* f. *intricata* R. D. W.

Identification

Morphologie générale

Plante de taille moyenne à assez grande, haute de 15-40 (50) cm, vert grisâtre à vert jaunâtre, modérément à fortement incrustée, composée d'un long entrenœud basal donnant naissance à un ensemble buissonnant d'axes secondaires. Axe principal modérément épais, atteignant ou dépassant 1 mm de diamètre. Rameaux fertiles groupés en têtes denses et hérissées.

Développement vernal, fructification au printemps, dès mars-avril dans l'ouest de la France.

Rameaux

6-14 rameaux stériles par verticille, longs de 2-8 cm, rarement simples, habituellement ramifiés, composés d'un rayon primaire portant 2 rayons secondaires latéraux et un rayon secondaire terminal, ce dernier atteignant 1 cm de long.

6-7 rameaux fertiles par verticille, beaucoup plus courts que les stériles, longs de 4-8 mm, 1-2 fois divisés, formant de larges têtes denses.

Rameaux fertiles composés d'un rachis médian long de 5-7 cellules, portant 1 ou 2 ramifications de 2 à 4 branches comportant 3-7 cellules chacune.

Cellules terminales des rameaux stériles et fertiles réduites, coniques, aiguës.

Gamétanges

Taxon monoïque.

Gamétanges insérés aux bifurcations des rameaux fertiles, les oogones réunies par 2-4, voire plus, encadrant une anthéridie centrale, sessile ou stipitée.

Oogones de 0,35 à 0,50 mm de diamètre.

Anthéridies de 0,20 à 0,40 mm de diamètre.

Oospores

Oospores ellipsoïdales-biconiques, de 0,27 à 40 mm de diamètre, brun clair à brun foncé, à 9-10 crêtes proéminentes, souvent ailées, à membrane très finement granulée (CORILLION, 1975).

Variabilité, confusions possibles, remarques

Espèce proche de *Tolypella prolifera*, taxon plus robuste, à axe principal pouvant dépasser 2 mm de diamètre et à rameaux stériles indivis.

Habitat

Écologie

Plante pionnière à développement vernal, adaptée à la colonisation de petites pièces d'eau (mares, fossés, ornières, trous d'eau engendrés par le piétinement du bétail) fréquemment perturbées, semi-permanentes, s'asséchant en hiver. Eaux faiblement alcalines, plus rarement légèrement saumâtres (CORILLION, 1975).

Phytosociologie

Le *Chareto - Tolypelletum intricatae* Krause 1969 (initialement publié sous le nom de *Tolypello - Charetum*) est une association très spécialisée et riche en taxons d'intérêt patrimonial (*Nitella tenuissima*, *N. batrachosperma*, *Tolypella prolifera*, *T. glomerata*...), décrite de la plaine rhénane allemande, dans des dépendances phréatiques du Rhin à alimentation intermittente.

Répartition

Espèce européenne et nord-africaine, disséminée en Europe centrale et en Europe du sud-ouest ; taxon rare en France, disséminé dans le Nord-Ouest et le Sud (Basse-Normandie, Pays de la Loire, Provence-Alpes-Côte d'Azur ; LAMBERT & GUERLESQUIN, 2002b) ; dans le Nord-Est, signalé autrefois en Bresse jurassienne (LANGERON in CORILLION, 1957) mais non revu récemment ; à rechercher dans la plaine rhénane alsacienne.

<i>Chara aspera</i>	p. 28-29
<i>Chara aspera</i> f. <i>subinermis</i>	p. 28-29
<i>Chara braunii</i>	p. 58-59
<i>Chara contraria</i>	p. 36-37
<i>Chara contraria</i> var. <i>hispidula</i>	p. 38-39
<i>Chara curta</i>	p. 54-55
<i>Chara delicatula</i>	p. 48-49
<i>Chara denudata</i>	p. 56-57
<i>Chara globularis</i>	p. 46-47
<i>Chara intermedia</i>	p. 40-41
<i>Chara major</i>	p. 42-43
<i>Chara polyacantha</i>	p. 86
<i>Chara rudis</i>	p. 44-45
<i>Chara strigosa</i>	p. 50-51
<i>Chara strigosa</i> f. <i>jurensis</i>	p. 50-51
<i>Chara tomentosa</i>	p. 87
<i>Chara vulgaris</i> f. <i>longibracteata</i>	p. 30-31
<i>Chara vulgaris</i> f. <i>subhispidula</i>	p. 32-33
<i>Chara vulgaris</i>	p. 28-29
<i>Chara vulgaris</i> var. <i>crassicaulis</i>	p. 85
<i>Chara vulgaris</i> var. <i>papillata</i>	p. 34-35
<i>Nitella batrachosperma</i>	p. 74-75
<i>Nitella capillaris</i>	p. 88
<i>Nitella flexilis</i>	p. 68-69
<i>Nitella gracilis</i>	p. 76-77
<i>Nitella hyalina</i>	p. 64-65
<i>Nitella mucronata</i>	p. 72-73
<i>Nitella opaca</i>	p. 70-71
<i>Nitella syncarpa</i>	p. 66-67
<i>Nitella tenuissima</i>	p. 78-79
<i>Nitella translucens</i>	p. 62-63
<i>Nitellopsis obtusa</i>	p. 60-61
<i>Tolypella glomerata</i>	p. 80-81
<i>Tolypella intricata</i>	p. 89
<i>Tolypella prolifera</i>	p. 82-83



Nitella translucens, rameaux fertiles.

Abaxial : en position éloignée relativement à l'axe ; les cellules-bractées abaxiales (ou dorsales) des *Chara*, souvent plus courtes, sont celles qui sont situées au « dos » du rameau, dans la partie la plus éloignée de l'axe. S'oppose à adaxial.

Acicule : dans le genre *Chara*, extension unicellulaire, produite par les nœuds des filaments corticants ; les acicules peuvent être diversement développées (rudimentaires, en forme de papille ou d'aiguillon plus ou moins allongé), solitaires ou groupées par faisceaux. Lorsqu'elles sont allongées, elles donnent à la plante un aspect hérissé.

Acuminé : terminé par un acumen, c'est-à-dire une longue pointe étroite.

Adaxial : en position proximale relativement à l'axe : les cellules-bractées adaxiales (ou ventrales) des *Chara*, souvent mieux développées, sont celles qui sont situées sur le « ventre » du rameau, dans la partie la plus proche de l'axe. S'oppose à abaxial.

Anthéridie : gamétange mâle produisant les gamètes mâles, les spermatozoïdes. L'architecture de l'anthéridie des Characées est très originale et n'a pas d'équivalent chez les autres végétaux.

Anthérozoïde : nom anciennement donné au gamète mâle des végétaux, délaissé en faveur du terme générique de spermatozoïde.

Apomixie : production d'un zygote à partir du gamète femelle sans fécondation par le gamète mâle.

Aulacanthé : chez les *Chara* diplostiques ou triplostiques, la cortication est dite aulacanthée quand les filaments corticants secondaires deviennent plus larges et plus épais que les filaments corticants primaires et font saillie ; les acicules apparaissent alors implantés au fond de sillons.

Beine : replats sédimentaires plus ou moins étendus, développés à faible profondeur, bordant certains lacs.

Biozone : unité stratigraphique définie par son contenu biologique fossile.

Bractéole : dans les genres *Chara*, *Lamprothamnium* et *Lychnothamnus*, extension unicellulaire allongée, d'origine anthéridiale, associée aux cellules-bractées au niveau des nœuds fertiles ; dans le genre *Chara*, les bractéoles vont par paires et sous-tendent l'oogone.

Capitulum : ensemble de cellules massées au centre de l'anthéridie sur lesquelles se développent les spermatocystes.

Cellules-bractées : dans la tribu des *Chareae*, extensions unicellulaires allongées, groupées habituellement par 5, en verticilles plus ou moins asymétriques, aux nœuds des rameaux. Sur les nœuds fertiles, elles forment, associées aux bractéoles, une collerette autour des gamétanges.

Cellules spirales : pleuridies spécialisées, comportant une longue cellule spirale, enroulée dans le sens horaire, et une ou deux cellules apicales courtes ; au nombre de 5 chez les Charophytes actuelles, elles revêtent l'oosphère et forment son cortex. Les cellules apicales forment la coronule.

Cladome : type d'organisation connu chez les algues évoluées, dans lequel un axe à croissance indéfinie produit des axes secondaires à croissance définie, les pleuridies.

Coronule : appendice en forme de couronne, coiffant l'extrémité apicale des oogones, prolongeant l'extrémité des cellules spirales ; la coronule est formée de 5 cellules disposées sur un rang dans la tribu des *Chareae* et de 10 cellules disposées sur deux rangs dans la tribu des *Nitelleae*.

Cortex : chez les Charophytes, désigne les divers revêtements composés de pleuridies qui recouvrent les axes, la base des rameaux (genre *Chara*) et l'oospore.

Cyclose : mouvement circulaire du cytoplasme ; il est particulièrement rapide et spectaculaire dans les cellules géantes des entrenœuds des Charophytes.

Dactyle : chez les *Nitella*, ramification ultime des rameaux ; les dactyles peuvent être composés d'une à plusieurs cellules et diversement terminés (obtus, acuminés, mucronés) selon la morphologie de la cellule apicale.

Dioïque : plante chez laquelle les gamétanges mâles et femelles sont portés par des individus différents.

Diploïde : cellule ou organisme possédant un double jeu de chromosomes (2n chromosomes).

Diplophase : dans un cycle de développement, stade supporté par un organisme diploïde, habituellement initié par une fécondation donnant un zygote et achevé par une méiose. Chez les Charophytes, la diplophase est limitée à l'oospore.

Diplostique : type de cortication caractérisant la section *Chara*, dans lequel un filament corticant secondaire est intercalé entre deux filaments corticants primaires ; un filament primaire correspondant à un rameau, on compte, au total, deux fois plus de filaments corticants que de rameaux.

Écusson : chez les Charophytes, plaques triangulaires, colorées en orange ou en rouge, habituellement au nombre de huit, formant la paroi des anthéridies.

Embryophyte : groupe monophylétique regroupant l'ensemble des plantes terrestres (mousses et plantes vasculaires) ; le phylum des Charophytes est interprété comme le groupe-frère des Embryophytes.

Filament corticant : chez les Charophytes, pleuridie se développant sous la forme d'un filament multicellulaire unisériel restant prostré sur l'axe ou l'organe qu'elle revêt d'un cortex.

Gamétange : organe produisant les gamètes ; l'anthéridie est le gamétange mâle, l'oogone le gamétange femelle.

Gamétophyte : dans un cycle de développement, organisme végétal portant les gamétanges ; la fronde des Charophytes est un gamétophyte.

Gyrogonite : oospores fossilisées des Charophytes.

Haploïde : cellule ou organisme possédant un jeu unique de chromosomes (n chromosomes).

Haplophase : dans un cycle de développement, stade supporté par un organisme haploïde. Le cycle des Charophytes est essentiellement haplophasique, la phase diploïde étant limitée à l'oospore.

Haplostique : type de cortication caractérisant la section *Desvauxia*, dans lequel les filaments corticants primaires ne produisent aucun filament secondaire ; un filament corticant primaire correspondant à un rameau, il y a, au total, autant de filaments corticants que de rameaux.

Isoistique : chez les *Chara* diplostiques ou triplostiques, la cortication est dite isostique quand les filaments corticants primaires et secondaires ne diffèrent pas sensiblement dans leur diamètre et leur épaisseur. Les taxons triplostiques sont généralement isostiques.

Manubrium : cellule en forme de pilier, reliant l'écusson aux cellules du capitulum. On en compte habituellement 8 par anthéridie.

Méiose : division cellulaire aboutissant à la division du nombre chromosomique d'un organisme diploïde pour donner un organisme haploïde.

Monoïque : plante chez laquelle les gamétanges mâles et femelles sont portés par les mêmes individus.

Mucroné : terminé par un mucron, c'est-à-dire par une petite pointe courte, se détachant nettement de l'extrémité de l'organe par sa moindre largeur. Certaines nitelles sont caractérisées par leurs dactyles mucronés, terminés par une cellule pointue, nettement plus petite et moins large que la cellule sous-jacente.

Oogamie : mode de fécondation, partagé par les Charophytes, dans lequel le gamète femelle est immobile et beaucoup plus volumineux que le gamète mâle flagellé et mobile.

Oogone : également dénommée nucule dans les ouvrages anciens ; organe renfermant le gamète femelle, l'oosphère ; l'oogone très particulière des Charophytes est composée de l'oosphère enveloppée d'un cortex formé de 5 cellules spirales et coiffée par la coronule.

Oosphère : gamète femelle, composée d'une grande cellule fixe.

Oospore : spore à 2N chromosomes résultant de la fécondation de l'oosphère, enveloppée, chez les Characées, par une paroi épaisse garnie de crêtes hélicoïdales provenant de la paroi interne des cellules spirales.

Ostracode : petit crustacé dont le corps est enfermé dans une carapace bivalve, peuplant, selon les espèces, les eaux douces, saumâtres ou marines ; les ostracodes fossiles sont utilisés, couplés avec les gyrogonites, pour la définition de biozones.

Phylloïde : génériquement, organe en forme de feuille ; désigne les rameaux chez les Charophytes (improprement dénommés « feuilles » dans les ouvrages anciens) ; ceux-ci correspondent à des pleuridies spécialisées, à port étalé ou redressé.

Pleuridie : chez les algues à thalle de type cladome, axes secondaires à croissance définie, issus de la ramification d'un axe principal à croissance indéfinie.

Polyplôidie : multiplication du stock chromosomique consécutif à un accident de la méiose lors de la production des gamètes.

Polysiphon : voir filaments corticants.

Primaire (filament) : qualifie les filaments corticants (ou **polysiphons**) directement mis en place par l'activité des cellules nodales de l'axe.

Proembryon (ou pro-embryon) : cladome primaire issu de la germination du zygote, composé de filaments pluricellulaires unisériels munis de rhizoïdes unicellulaires ; les axes définitifs, composant la fronde des Charophytes, prennent naissance aux nœuds de ce proembryon ; ce dernier rappelle le protonéma des Bryophytes.

Protandrie : phénomène fréquent chez les Charophytes monoïques se traduisant par une maturation précoce des anthéridies précédant le développement des oogones ; lorsque le décalage est important, il peut mimer une dioécie.

Pyrénoïde : inclusion globuleuse hyaline, protéique, présente dans le chloroplaste de certains végétaux, absents de ceux des Charophytes.

Rachis : génériquement, axe central dans une structure ramifiée ; chez les Charophytes, caractéristique propre aux rameaux des *Tolypella*, ceux-ci étant différenciés en un axe principal pluricellulaire allongé muni de courtes ramifications.

Rayon : parfois utilisé à la place de rameaux ou de phylloïdes pour désigner les pleuridies étalées des Charophytes ; désigne, de manière plus restrictive, les segments des rameaux fourchus des *Nitella* ; les segments issus de bifurcations successives sont appelés segments de premier ordre (ou primaire), de deuxième, troisième ou quatrième ordre. Les rayons ultimes sont appelés **dactyles**. Les dactyles peuvent être formés de 1 à 3 cellules, alors que les rayons intermédiaires sont toujours unicellulaires.

Rhizoïdes : chez les Charophytes, filaments multicellulaires à parois obliques, ramifiés et translucides. Pénétrant peu profondément dans le substrat, ils assurent un ancrage peu tenace, mais ils semblent participer significativement à l'absorption des nutriments provenant du substrat.

Secondaire (filament) : qualifie les filaments corticants intercalaires mis en place par l'activité des cellules nodales des filaments primaires.

Segment : nom donné, dans la tribu des *Chareae*, aux entrenœuds, généralement pluricellulaires, des rameaux. Les segments sont séparés par des nœuds portant les cellules-bractées.

Spermatocystes : filaments pluricellulaires pelotonnés au centre de l'anthéridie donnant naissance aux spermatozoïdes.

Spermatozoïde : gamète mâle ; le spermatozoïde des Charophytes, hélicoïdal et muni de deux flagelles, rappelle celui des Bryophytes.

Sporophyte : dans un cycle de développement, organisme végétal portant les sporanges ; le cycle des Charophytes ne connaît qu'une seule phase, dominée par le gamétophyte.

Statolithe : organites présents dans les certaines cellules végétales, impliqués dans la perception de la gravité.

Stipulodes : dans la tribu des *Chareae*, appendices pleuridiens monocellulaires, formant une couronne à la base des verticilles de rameaux ; ils sont disposés en une seule rangée dans le sous-genre *Charopsis* (*Chara* haplostéphanées) et en deux rangées dans le sous-genre *Chara* (*Chara* diplostéphanées).

Triplostique : type de cortication caractérisant la section *Grovesia*, dans lequel deux filaments corticants secondaires sont intercalés entre les filaments primaires ; un filament primaire étant émis par rameau, on compte, au total, trois fois plus de filaments corticants que de rameaux.

Tylacanthé : chez les *Chara* diplostiques ou triplostiques, la cortication est dite tylacanthée quand les filaments corticants primaires, plus larges et plus épais que les filaments secondaires, sont proéminents ; les acicules apparaissent alors implantés sur des saillies.

Verticille : ensemble d'organes insérés au même niveau d'un axe et disposés en cercle ; les rameaux des Charophytes forment des verticilles de 6 à 12 éléments, généralement 8 en moyenne.

Zygote : cellule diploïde résultant de la fusion des gamètes ; chez les Charophytes, le zygote est enfermé dans l'oospore ; il subit une méiose précoce lors de la germination pour donner un proembryon.

- ALLINNE C., DEVILLERS B., BERTONCELLO F., BOUBY L., BRUNETON H., BUI THI M., CADE C. & REVIL A., 2006. Archéologie et paléoenvironnement sur le site du pont romain des Esclapes (Fréjus, Var). *ArchéoSciences*, **30** : 181-196.
- AUDERSET JOYE D., 1993. *Contribution à l'écologie des Characées de Suisse*. Thèse 3^e cycle, Université de Genève, 273 p.
- BAILLY G., 2008. La charagne intermédiaire (*Chara intermedia*). *L'Azuré*, **8** : 6.
- BAILLY G., FERREZ Y., GUYONNEAU J. & SCHAEFFER O., 2007. *Étude et cartographie de la flore et de la végétation de dix lacs du massif jurassien. Petit et Grand lacs de Clairvaux (Jura), lac du Vernois (Jura), lac du Fioget (Jura), lac de Malpas (Doubs), lac de Remoray (Doubs), lac de Saint-Point (Doubs), lacs de Bellefontaine et des Mortes (Jura et Doubs) et lac des Rousses (Jura)*. Conservatoire Botanique de Franche-Comté, 132 p.+ annexes.
- BAILLY G., VADAM J.-C. & VERGON J.-P., 2004. *Guide pratique d'identification des bryophytes aquatiques*. Ministère de l'Écologie et du Développement durable, DIREN de Franche-Comté, 158 p.
- BLINDOW I., 2008. Schwedische Artenschutzprogramme für bedrohte Characeen. *Rostock. Meeresbiol. Beitr.*, **19** : 23-28.
- BOISSEZON A., 2008. *Préférences écologiques de quelques espèces de Charophytes*. Mémoire de Master en Sciences Naturelles de l'Environnement, Université de Genève, 109 p.
- BORNETTE G. & AMOROS C., 1994. Role of Seepage Supply in Aquatic Vegetation Dynamics in Former River Channels: Prediction Testing Using a Hydroelectric Construction. *Environmental Management*, **18** (2) : 223-234.
- BORNETTE G. & ARENS M.-F., 2002. Charophyte communities in cut-off river channels. The role of connectivity. *Aquatic Botany*, **73** : 149-162.
- BORNETTE G., GUERLESQUIN M. & HENRY C.-P., 1996. Are the *Characeae* able to indicate the origin of groundwater in former river channels? *Vegetatio*, **125** : 207-222.
- BORNETTE G. & HEILER G., 1994. Environmental and biological responses of former channels to river incision : a diachronic study on the upper Rhône river. *Regulated Rivers, Research & Management*, **9** : 79-92.
- CAISOVÁ L. & GABKA M., 2009. Charophytes (*Characeae*, *Charophyta*) in the Czech Republic : taxonomy, autecology and distribution. *Fottea*, **9** (1) : 1-43.
- CARBIENER R. & ORTSCHNEIT A., 1987. *Wasserpflanzenengesellschaft-en als Hilfe zur Qualitätsüberwachung eines der größten Grundwasservorkommen Europas*. Proceed. Intern. Symp. IAVS. Tokyo-Yokohama 1984, Miyawaki *et al.* (éd.) : 283-312.
- COMPÈRE P., 1992. *Charophytes*. In *Flore pratique des Algues d'eau douce de Belgique*, **4**. Jardin Botanique National de Belgique, Meise, 77 p.
- CONSERVATOIRE DES SITES ALSACIENS ET OFFICE NATIONAL DES FORÊTS (COORD.), 2004.- *Référentiel des habitats reconnus d'intérêt communautaire de la bande rhénane : description, états de conservation et mesures de gestion*. Programme LIFE Nature de conservation et restauration des habitats de la bande rhénane, 158 p.
- CORILLION R., 1957. Les Charophycées de France et d'Europe occidentale. *Bull. Soc. Sci. Bretagne*, **32** : 1-499.
- CORILLION R., 1974-1975. Les taxons de la section *Chara*, sous-section *Hartmania* R. D. W. (Characées) dans le nord-ouest de la France. *Bull. Mayenne-Sciences*, **1974-1975** : 106-129.
- CORILLION R., 1975. *Flore des Charophytes (Characées) du Massif armoricain*. In Abbayes H. (des) *et al. Flore et végétation du Massif armoricain, IV*. Jouve éd., Paris, 216 p.
- DAMBSKA I., 1966. Zbiorowiska Ramienic Polski (Communities of Characeae in the areal of Poland). *Pozn. Tow. Przyj. Nauk. Wyzd. Mat.-Przyr. Prace Komisji Biol.* **31** (3) : 132-207.
- DESMAREST A.-G., 1812. Mémoire sur la gyrogonite. Lu à la Société philomathique de Paris. *Journal des mines : ou recueil de mémoires sur l'exploitation des mines et sur les sciences et les arts qui s'y rapportent*, **32** (191) : 341-362.
- FEIST M., JUNYING L. & TAFFOREAU P., 2005. New insights into Paleozoic charophyte morphology and phylogeny. *Journal of Botany*, **92** (7) : 1152-1160.
- FORSBERG G., 1964. Phosphorus, a maximum factor in the growth of Characeae. *Nature*, **201** : 517-518.
- GLÖCKER, E., 2001. Les hydrophytes de la Petite Camargue alsacienne. Extrait de : *Petite Camargue alsacienne, Annales scientifiques 1996-2000*, 2 p. <http://www.petitecamarguealsacienne.com/web/>
- GUERLESQUIN M., 1987. Recherches récentes sur les Charophycées : morphogénèse et reproduction sexuée. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **134**, Actual. Bot. (1) : 17-30.
- GUERLESQUIN M. & LAMBERT-SERVIEN, 1999. Propositions d'espèces déterminantes chez les Characées dans la région des Pays de la Loire, France. *J. Bot. Soc. Bot. France*, **12** : 107-109.
- GUYONNEAU J., MARY M. & FERNEZ T., 2008. *Typologie, cartographie et évaluation de l'état de conservation des habitats naturels et semi-naturels et des populations d'espèces végétales remarquables du site ENS 25MA04 « Lac et marais de l'Entonnoir » (communes de Bouverans et de Bonnevaux, Doubs)*. Conservatoire Botanique National de Franche-Comté, Communauté de Communes Franche-Comté, Conseil Général du Doubs. 195 p. + 11 annexes.
- HAURY J., JAFFRE M., DUTARTRE A., PELTRE M.-C., BARBE J., TREMOLIERES M., GUERLESQUIN M. & MULLER S., 1998. Application de la méthode « Milieu et végétaux aquatiques fixé » à 12 rivières françaises : typologie floristique préliminaire. *Annales de limnologie*, **34** (2) : 1-11.
- HEUMANN H.-G., 1987. Effects of Heavy Metals on Growth and Ultrastructure of *Chara vulgaris*. *Protoplasma*, **136** : 37-48.
- HOLTZ L., 1903. *Characeen*. In *Kryptogamenflora der Mark Brandenburg*, **4**. Borntraeger, Leipzig, 136 p.
- KHAN M., 1991. Charophytes in time and space : zonal distribution pattern. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **138**, Actual. Bot. (1) : 33-45.
- KOHLER A., 1975. Makrophytische Wasserpflanzen als Bioindikatoren für Belastungen von Fließgewässer-Ökosystemen. *Verh. Ges. Ökol.*, **3** : 155-176.
- KOHLER A., 1988. *Veränderungen in der Vegetation süddeutscher Fließgewässer seit Anfang der 70er Jahre*. In: Kohler A. & Rahmann H. (éd.), *Gefährdung und Schutz von Gewässern*. Hohenheimer Arbeiten. Stuttgart : 143-146.
- KONOLD W., SCHAEFFER O. & KOHLER A., 1990. Wasserpflanzen als Bioindikatoren, dargestellt am Beispiel kleinerer Stillgewässer Oberschwabens und der Franche-Comté. *Ökologie & Naturschutz*, **3** : 167-181.
- KRAUSE W., 1969. Zur Characeenvegetation der Oberrheinebene. *Arch. Hydrobiol.*, suppl. **XXXV** (2) : 202-253.
- KRAUSE W., 1997. *Charales (Charophyceae)*. In Ettl H. *et al.* (éd.). *Süßwasserflora von Mitteleuropa*, **18**. Gustav Fischer, 202 p.
- LACHAVANNE J.-B., PERFETTA J., NOETZLIN A., JUGE R. & LODS-CROZET B., 1986. *Étude chorologique et écologique des macrophytes des lacs suisses en fonction de leur altitude et de leur niveau trophique 1976-1985, rapport final*. Unité de biologie aquatique, Département de biologie végétale, Université de Genève, 114 p.
- LAMBERT-SERVIEN M., 2002. *Habitat 3140-2 : Communautés à Characées des eaux oligo-mésotrophes faiblement acides à faiblement alcalines*. In Gaudillat V., Haury J., Barbier B. & Peschadour F. (eds), *Cahiers d'Habitats 3 : Milieux humides*. Documentation Française, Paris : 107-111.
- LAMBERT-SERVIEN E., CAZAUBON A., PELTRE M.-C. & LAPLACE-TREYTURE C., 2008. De la connaissance des macro-algues : une première approche. *Ingenieries*, n° spécial : 9-21.
- LAMBERT-SERVIEN E., CLEMENCEAU G., GABORY O., DOUILLARD E. & HAURY J., 2006. Stoneworts (*Characeae*) and associated macrophyte species as indicators of water quality and human activities in the Pays-de-la-Loire region, France. *Hydrobiologica*, **570** : 107-115.
- LAMBERT-SERVIEN E. & GUERLESQUIN M., 2002a. *Habitat 3140 : Eaux oligo-mésotrophes calcaires avec végétation benthique à Chara spp.* In Gaudillat V., Haury J., Barbier B. & Peschadour F. (eds), *Cahiers d'Habitats 3 : Milieux humides*. Documentation Française, Paris : 97-100.
- LAMBERT-SERVIEN E. & GUERLESQUIN M., 2002b. *Habitat 3140-1 : Communautés à Characées des eaux oligo-mésotrophes basiques*. In Gaudillat V., Haury J., Barbier B. & Peschadour F. (eds), *Cahiers d'Habitats 3 : Milieux humides*. Documentation Française, Paris : 101-106.
- LECOINTRE G. & LE GUYADER H., 2006. *Classification phylogénétique du vivant*. Belin Sciences, 3^e édition, 559 p.
- LUNDSTRÖM-BAUDAIS K., 1982. *Essai d'interprétation paléobotanique d'un village du Néolithique final : la station III de Clairvaux (Jura)*. Thèse de 3^e cycle. Faculté des Lettres de Besançon, Protohistoire et histoire des sociétés antiques, Besançon, 171 p.
- MAGNIN A., 1904. *Monographies botaniques de 74 lacs jurassiens suivies de considérations générales sur la végétation lacustre*. Paris, P. Klincksieck, 426 p.
- MAGNY M., LEUZINGER U., BORTENSCHLAGER S. & HASS J. N., 2006. Tripartite climate reversal in Central Europe 5600-5300 years ago. *Quaternary Research*, **65** : 3-19.
- MAUMARY L., VALLOTTON L. & KNAUS P., 2007. *Les oiseaux de Suisse*. Station ornithologique suisse, Sampach. Nos Oiseaux, Montmollin, 848 p.
- MELZER A., 1976. *Makrophytische Wasserpflanzen als Indikatoren des Gewässerzustandes oberbayerischer Seen (Osterseen und Eggstedt-Hemhofer Seen)*. *Dissertationes Botanicae*, **34**, 195 p. Cramer, Berlin.
- MELZER A., 1988. *Der Makrophytenindex – Eine biologische Methode zur Ermittlung der Nährstoffbelastung von Seen*. Habilitationsschrift an der Fakultät für Chemie, Biologie und Geowissenschaften der TU München, 249 p.
- MIGULA W., 1897. *Die Characeen Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz*. In Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Oesterreich und der Schweiz. E. Kummer, Leipzig, 766 p.
- MOJON P.-O., HADDOUNI H. & CHARRIÈRE A., 2009. Nouvelles données sur les Charophytes et Ostracodes du Jurassique moyen-supérieur – Crétacé inférieur de l'Atlas marocain. *Carnets de Géologie*. Mémoire 2009/03, 39 p.
- MOORE J. A., 1986. *Charophytes of Great Britain and Ireland*. BSBI Handbook, (2005), **5**, 142 p.
- MOURONVAL J.-B., OLIVIER A. & GALEWSKI T., 2009. *Les hydrophytes du salin du Caban*. Note technique de l'association Nacicca, 9 p.
- MULLER S., 1990. Une séquence de groupements végétaux bio-indicateurs d'eutrophisation croissante des cours d'eau faiblement minéralisés des Basses Vosges gréseuses du nord. *Compte rendu de l'Académie des Sciences*, **310**, sér. III : 509-514.
- PROCTOR V. W., 1962. Viability of *Chara* oospores taken from migratory water birds. *Ecology*, **43** : 528-529.
- REGRAIN R., VIGNON F. & WATTEZ J.-R., 1979. Un secteur côtier d'intérêt scientifique particulier, les Bas-Champs de Cayeux (Somme). *Publications du CNEXO, Actes de Colloques n° 9* : 165-176.
- RODRIGUEZ S. & VERGON J.-P., 1996. *Guide pratique de détermination générique des algues macroscopiques d'eau douce*. DIREN Franche-Comté, 110 p.
- SCHAEFFER O., 2008. *Revisited: Floristisch-ökologische und vegetationskundliche Untersuchungen an Stillgewässern in der Franche-Comté*. Ber. Inst. Landschafts-Pflanzenökologie Univ. Hohenheim, **17**, 2007, Stuttgart:221-234.
- SCHAEFFER-GUIGNIER, O., 1989. *Les étangs des Vosges saônoises. Étude de la végétation et classification floristico-écologique. Histoire de l'environnement et des phénomènes naturels. Evolution du milieu naturel d'un secteur des Vosges du Sud de la fin du Moyen-Âge à nos jours en relation avec les actions anthropiques*. (P.I.R.E.N., 1987-1989). C.U.E.R., Besançon.
- SCHAEFFER-GUIGNIER, O., 1991. *Les étangs des Vosges saônoises : flore et végétation. Regards sur les Vosges comtoises : à la découverte des terres comtoises du Parc Naturel Régional des Ballons des Vosges*. C.U.E.R., Besançon : 163-187.
- SCHAEFFER-GUIGNIER, O., 1994. *Weiherr in der Franche-Comté: eine floristisch-ökologische und vegetationskundliche Untersuchung*. I. Textteil, 239 p., II Karten- und Tabellentheil. *Dissertationes Botanicae*, **213**. Cramer, Berlin.
- SCHUBERT H. & BLINDOW I. (éd), 2003. *Charophytes of the Baltic Sea*. The Baltic marine Biologists Publication n° 19. A.R.G. Gantner, Ruggell (FL), 332 p.
- SOULAT-RIBETTE J., 1892. *Famille des characées : description et analyse des espèces et des genres observés dans les départements de la Haute-Vienne, de la Corrèze, de la Creuse, de la Charente et de la Dordogne*. Ve H. Ducourtieux éd., Limoges, 40 p.
- TAUSCHER L., 2004. Neubearbeitung der Armleuchteralgen (Charales) als Bestandteil der Roten Liste der Algen des Landes Sachsen-Anhalt (Deutschland). *Rostock. Meeresbiol. Beitr.*, **13**, Rostock: 139-146.
- TAYLOR T. N., TAYLOR E. & KRINGS M., 2008. *Paleobotany: the biology and evolution of fossil plants*. 2^e édition, Academic Press, 1230 p.
- TRIVAUDEY M.-J. & SCHAEFFER O., 1988. *Étude de la végétation aquatique et semi-aquatique du lac de Saint-Point*. Rapport d'étude, C.P.R.E., 55 p. + ann.
- VAN DE Weyer K., DOEGE A., KORSCH H. & RAABE U., 2008. Zur Anwendbarkeit des Kriteriensystems von Ludwig *et al.* (2006) und zu Problemen bei der Erstellung der Roten Liste der Armleuchteralgen (*Characeae*) Deutschlands. *Rostock. Meeresbiol. Beitr.*, **19**: 29-42.
- VAN GEEST G. J., COOPS H., ROJACKERS R. M. M., BUIJSE A. D. & SCHEFFER M., 2005. Succession of aquatic vegetation driven by reduced water-level fluctuations in floodplain lakes. *Journal of Applied Ecology*, **42**: 251-260.
- VAN GEEST G. J., COOPS H., SCHEFFER M. & VAN NES E. H., 2007. Long Transients Near the Ghost of a Stable State in Eutrophic Shallow Lakes with Fluctuating Water Levels. *Ecosystems*, **10**: 36-46.
- VOEGE M., 2003. Versuch einer Bioindikation durch submerse Makrophyten. www.solo-tauchen.de/pdf/www05_1-13.
- VUILLEMENOT M. & HANS E., 2006. *La flore et les groupements végétaux liés aux cours d'eau et aux zones humides dans les vallées du Doubs et de quelques-uns de ses affluents*. Conservatoire Botanique de Franche-Comté, 245 p. + ann.
- WOOD R. D., 1962. New Combinations and Taxa in the Revision of *Characeae*. *Taxon*, **11** (1) : 7-25.
- WOOD R. D. & IMAHORI K., 1964. *A revision of the Characeae. Second part. Iconograph of the Characeae*. Weinheim. 395 p.
- WOOD R. D. & IMAHORI K., 1965. *A revision of the Characeae. First Part. Monograph of the Characeae*. Weinheim. 904 p.
- ZATON M., PIECHOTA A. & SIENKIEWICZ E., 2005. Late Triassic charophytes around the bone-bearing bed at Krasiejów (SW Poland), palaeoecological and environmental remarks. *Acta Geologica*.

Impressum

© 2010 Conservatoire Botanique National de Franche-Comté

Édition : Conservatoire Botanique National de Franche-Comté

Photographies : Gilles Bailly, sauf mention spéciale

Photogravure et Graphisme : Atoopix

Impression : NéoTypo

Imprimé en France