

**Un lustre d'eau méconnu en Haute-Garonne :
Chara vulgaris var. *longibracteata* (Kützing) J.Groves & Bullock-Webster**

Par Jérôme THÈBE

Du fond de son abreuvoir, se balançant au gré de l'eau, une plante contemplait le lent cheminement des gastéropodes aquatiques en attendant la visite des chevreuils qui viendraient se désaltérer. D'un aspect grêle, portant des rameaux verticillés évoquant une girandole, nous allons nous rendre à Marignac-Laspeyres pour découvrir le « lustre d'eau », cette plante originale de l'étonnante famille des Characées.



Fig. 1. *Chara vulgaris* var. *longibracteata*, d'après W. Migula.

Par leur aspect général (Fig. 1), certaines espèces de cette famille ressemblent aux prêles, qui sont plus familières aux botanistes : un axe principal fin et allongé sur lequel sont disposés des verticilles de petits rameaux. Aux débuts de la systématique, la position des Characées a été indéfinie. À la fin du 18^e siècle, dans sa monumentale *Flore Française*, Lamarck classe les plantes suivant une nouvelle méthode, l'Ordre

naturel. Cette méthode des familles naturelles a été initiée par Bernard de Jussieu, développée par Michel Adanson, et complétée par Antoine-Laurent de Jussieu dans son ouvrage intitulé *Genera plantarum*. Lamarck en résume les principes : « *ayant déterminé une plante quelconque pour être la première de l'ordre, on placera immédiatement après, celle de toutes les plantes connues qui paraîtra avoir le plus de rapports avec elle, et on continuera la même gradation de nuance, jusqu'à ce qu'on soit parvenu à la plante qui différera le plus de la première, et qui, par cette raison, formera comme le dernier anneau de la chaîne.* » Suivant cette méthode, il classe les plantes du genre *Chara* à la suite des prêles, dans la famille des Nayaides, qui comprend aussi le genre *Lemna* (lentilles d'eau). Cependant, Lamarck fait part de ses réserves sur cette famille regroupant des plantes qui forment un groupe hétérogène malgré quelques similitudes. « *Je réunis sous ce nom trois genres, dont l'organisation est encore mal déterminée, qui ne rentrent dans aucune des familles connues : ils se ressemblent par leur consistance herbacée, par leur port, par leur manière de vivre dans les fleuves et les étangs peu bourbeux, par leurs organes mâles solitaires dans chaque fleur, par leurs fleurs axillaires et en petit nombre* », peut-on lire dans l'édition de la *Flore Française* de 1815. Lamarck n'est pas le seul à avoir eu des hésitations. Linné, auparavant, avait d'abord classé ces plantes parmi les algues. Puis il s'est ravisé et selon l'ancien système sexuel, désuet de nos jours, les a placés parmi les phanérogames dans la classe de la Monœcie, sous-classe Monandrie. Aujourd'hui, les charophytes forment une classe à part, séparée des algues vertes, et placée aux côtés du vaste groupe des Embryophytes qui regroupent toutes les plantes terrestres (Bryophytes et végétaux vasculaires). Spécialiste français incontesté des Characées du début du siècle dernier, l'abbé F. Hy avait déjà eu l'intuition de cette position à mi-chemin entre les algues et les mousses : « *Aux premières elles ressemblent par leur vie aquatique et la structure délicate de leur appareil végétatif ; aux autres par la perfection de leurs organes reproducteurs et notamment leurs anthérozoïdes spiralés et biciliés.* »

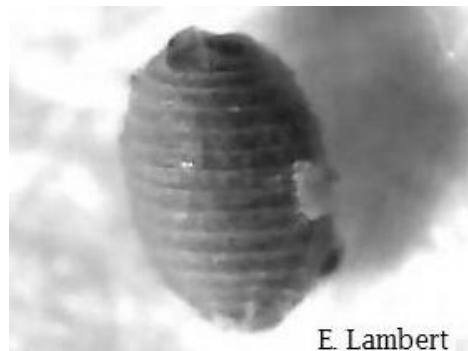
Amatrices des grands espaces lacustres, les formes ancestrales des Characées nous ont laissé des traces sous la forme de fossiles. Leurs organes de fructification, appelés oospores se retrouvent en quantité considérable sous forme calcifiée dans certaines roches. Ce sont de petites structures de forme ovale, mesurant un peu moins d'un millimètre et striées par cinq sillons en spirale qui entourent la totalité de l'oospore d'un pôle à l'autre. Ce petit fossile, souvent remarquablement bien conservé est connu sous le nom de gyrogonite. Les naturalistes se sont longtemps interrogés sur la provenance de cette petite forme spiralée incrustée dans les dépôts calcaires. Dans son *Mémoire sur la gyrogonite*, paru dans le *Journal des Mines* de 1813, Desmaret nous en livre le récit : Lamarck, le premier, a donné une interprétation. Selon lui, le fossile est d'origine animale, ce sont des restes de « *mollusques à coquilles univalves subuniloculaires* ». Il imagine aussi l'existence d'un système d'ouverture « *par un opercule ou une valve particulière, qui, comme une porte, s'ouvrirait ou se fermerait selon la volonté de l'animal auquel ce fossile appartenait.* » D'autres naturalistes complètent le tableau. Ils pensent que les spirales qui entourent l'oospore sont des organes mobiles de l'animal qui « *pouvait écarter à volonté les cinq spires qui ont été*

décrites, en les faisant diverger autour de l'un des pôles. » Les hypothèses se multiplient : certains pensent plutôt que ce sont de petits oursins. La solution de l'énigme est finalement apportée par M. Leman, le beau-frère de Desmaret : « *Un hasard heureux lui fit découvrir que le fruit du Chara vulgaris ou charagne offrait des stries en spirales : cette disposition analogue à celle des stries de la gyrogonite l'engagea à étudier comparativement ce fruit et ce fossile.* » Sa conclusion est adoptée par tous les scientifiques : le fossile appelé gyrogonite correspond aux oospores fossilisées des plantes ancestrales de la famille des Characées. De nos jours, les fructifications calcifiées des Characées modernes sont aussi désignées sous ce nom (Fig. 2).



Fig. 2. Ci-dessus : gyrogonites fossiles, dessins extraits du *Journal des Mines*.

À droite : fructification calcifiée de *Chara vulgaris* var. *longibracteata*; gyrogonite (E. Lambert).



E. Lambert

La datation des roches calcaires anciennes comprenant des gyrogonites prouve la présence des Characées dès l'ère paléozoïque. C'est en Ukraine que le plus ancien fossile (*Praesycidium siluricum*) a été découvert dans une roche dont la formation remonte au Haut-Silurien, il y a environ 425 millions d'années. Selon des données moléculaires récentes, l'apparition du clade charophyte pourrait même être beaucoup plus ancienne et remonterait à la limite des systèmes Précambrien et Cambrien (FEIST ET AL, 2005).

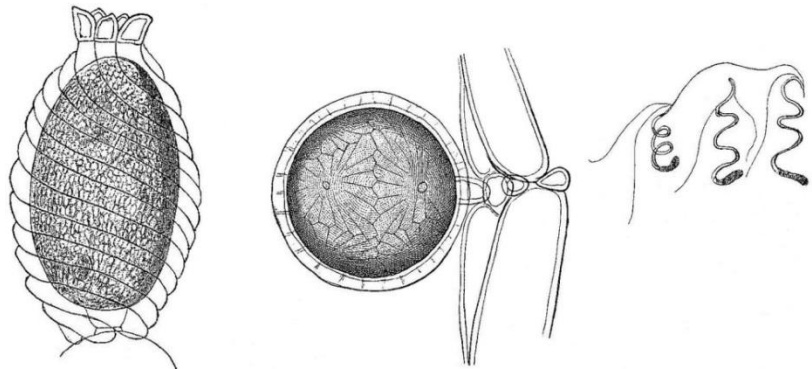
Cette origine ancienne, mais aussi leurs particularités morphologiques et leur mode de reproduction placent les Characées en position de groupe charnière dans la conquête des terres émergées par les végétaux. Comme les algues, ces espèces sont exclusivement aquatiques. Elles n'ont pas de racines, mais sont pourvues de rhizoïdes beaucoup plus différenciés que ceux des algues. Leur faculté à absorber certains nutriments s'ajoute au rôle primitif qui consistait uniquement à fixer la plante au substrat.

Ces plantes ne sont pas vascularisées, mais présentent un caractère évolutif important : une cellule apicale unique au sommet de leur axe principal confère à la plante une croissance très organisée. Une verticillation rigoureuse est déterminée par cette cellule dont se détachent à l'arrière des disques, lesquels donnent naissance aux ramifications par divisions successives.

Un autre trait structural remarquable est la présence de bourgeons axillaires dormants à l'aisselle des pleuridies (pseudo-feuilles). Ces bourgeons peuvent par une croissance différée dans le temps générer des rameaux secondaires. Ce mode de ramification, commun à toutes les plantes terrestres (par exemple les bourgeons dormants chez les arbres), n'existe pas chez les algues vertes.

Le cycle de reproduction sexuée des Characées vient aussi étayer cette proche parenté entre les Characées et les Embryophytes terrestres. Chaque oogone, organe femelle fixé sur un rameau secondaire (phylloïde), contient un gamète, l'oosphère. La paroi de l'oogone (Fig. 3) est formée par cinq cellules en spirale dont nous avons parlé plus haut. Les anthéridies, organes mâles d'une structure complexe, sont eux aussi situés sur les phylloïdes. Ils libèrent des anthérozoïdes biflagellés qui seront transportés par l'eau et iront féconder l'oosphère. L'oosphère fécondée aboutit au zygote qui est nommé oospore. Cette dernière est l'équivalent des graines chez les végétaux phanérogames et assure de la même manière un moyen de propagation efficace.

Fig. 3. De gauche à droite : oogone, anthéridie, anthérozoïdes flagellés ; d'après W. Migula.



L'oospore va se détacher de la plante, tomber au fond de l'eau et entrer dans une période de dormance. Les parois organiques résistantes, souvent incrustées de calcaire protègent la cellule-œuf avant la germination qui peut se produire après plusieurs années. Cette étape permet au zygote (ou oospore) de passer une vie ralentie durant les périodes de basses températures ou d'assèchement du milieu et de retarder la germination en attendant l'arrivée des conditions optimales pour la croissance végétative. Ce stade diploïde ($2n$ chromosomes), correspondant au sporophyte, est très réduit dans le cycle de reproduction des Characées, puisque seule l'oosphère fécondée est diploïde (Fig. 4). En effet, au moment de la germination, la première division cellulaire est une méiose qui libère quatre spores haploïdes (n chromosomes). Une seule spore est fertile, les trois autres noyaux stériles sont regroupés dans une cellule nourricière chargée de réserves lipidiques et amylacées. La spore fertile se développe ensuite en un pro-embryon par divisions cellulaires successives pour former l'appareil végétatif haploïde du gamétophyte.

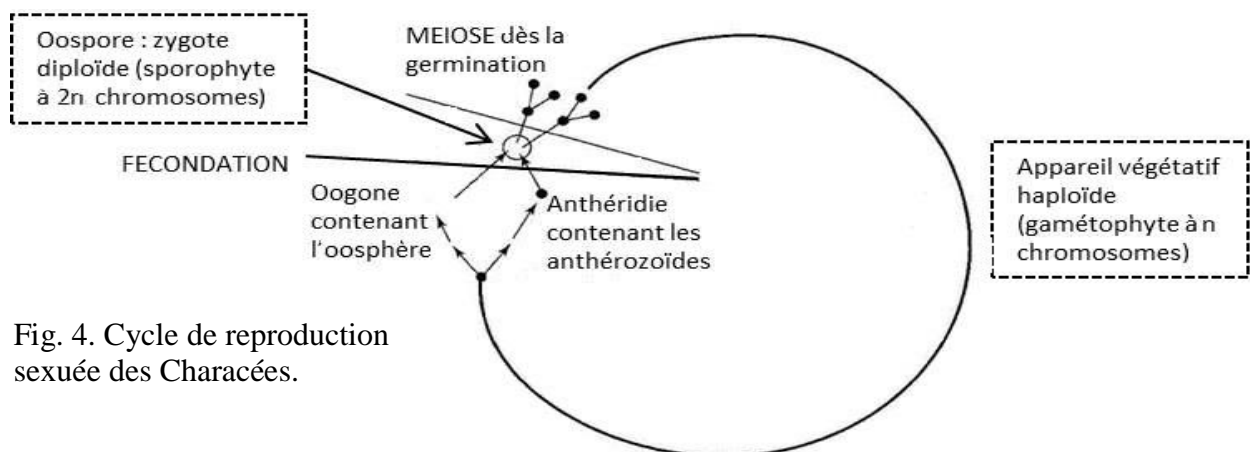


Fig. 4. Cycle de reproduction sexuée des Characées.

L'existence de l'oogone, organe de protection et de conservation de l'oosphère, la persistance de l'oospore sur l'appareil végétatif après la fécondation et l'accumulation de réserves sont des caractères évolutifs qui rapprochent les Characées des Embryophytes.

En revanche, ce cycle de reproduction lors duquel la phase diploïde se limite à l'oosphère fécondée reste un caractère archaïque hérité des algues.

Le biologiste Louis Emberger préfère considérer que le groupe des Characées constitue un essai évolutif avorté plutôt qu'un intermédiaire ancestral des plantes terrestres : « *Les Charophytes, avec leur alternance de générations si particulière, et leur haute différenciation gamétophytique, font figure d'essai avorté d'une organisation morphologique très poussée reposant sur la phase à n chromosomes. Or nous constatons que seul le sporophyte a eu les qualités nécessaires à l'édification d'un type végétal nouveau, le type vasculaire.* »

En concordance avec cette constatation, des travaux de phylogénie récents (science qui consiste à étudier l'évolution des êtres vivants et à les classer selon leur degré de parenté) se basant sur des études génétiques placent les Characées dans un embranchement très ancien, dérivant des algues vertes, mais qui n'a pas évolué ensuite vers les Embryophytes actuels. La figure 5 résume ces conclusions publiées par Bhattacharya et Medlin.

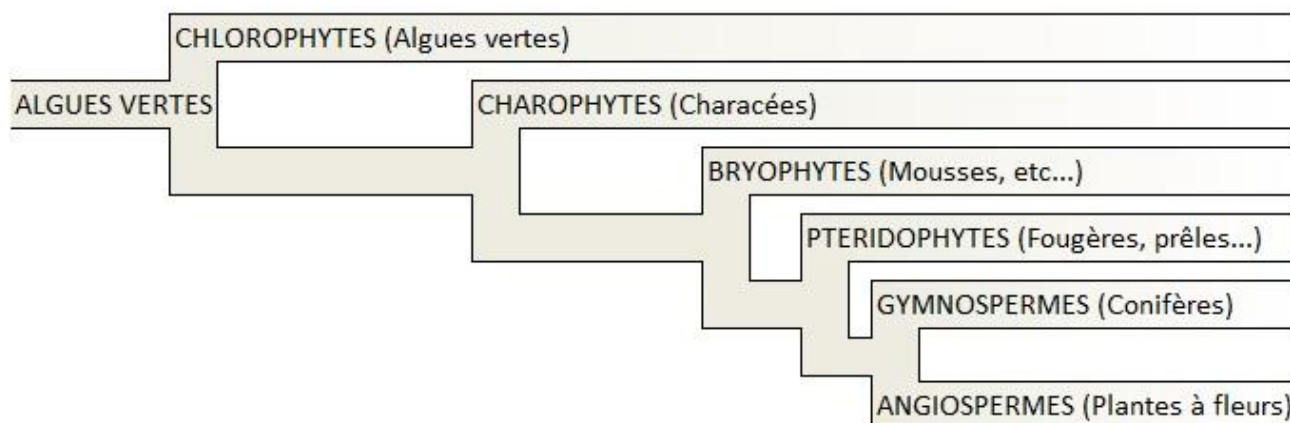


Fig. 5. Arbre phylogénétique des végétaux chlorophylliens.

L'étude de la morphologie des Characées nécessite l'utilisation d'un vocabulaire spécifique. La figure 7 illustre les termes du vocabulaire propres à ce groupe qui vont être brièvement exposés.

Ces organismes ne possèdent pas de racine dans leur entière définition, la fixation au substrat est assurée par des filaments multicellulaires, les **rhizoïdes**. On désigne la partie visible de la plante sous le nom de **thalle**. Ce thalle peut avoir l'aspect d'une touffe assez compacte chez les individus de petite taille. Ceux de plus grande taille présentent un aspect verticillé, avec une alternance de nœuds très courts et d'entre-nœuds pouvant dépasser 10 cm (Fig. 6).

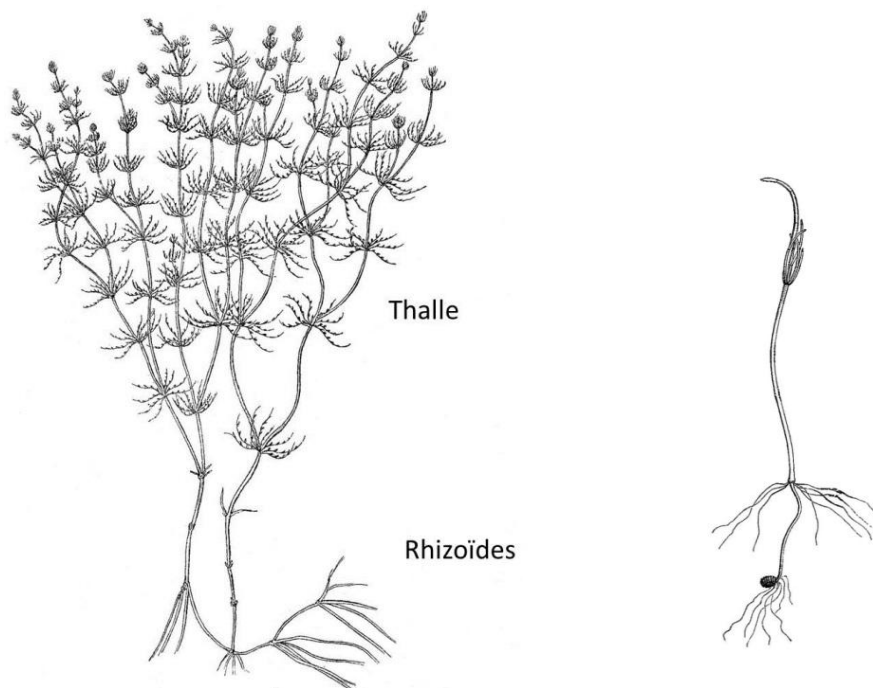


Fig. 6. À gauche : *Chara vulgaris*, thalle et rhizoïdes, d'après W. Migula ; à droite : *Chara fragilis* en germination, d'après E. Le Maout.

Les nœuds portent des verticilles de petits rameaux à croissance limitée, appelés **phylloïdes**. À leur base peut se développer une couronne de petits appendices de forme variable, les **stipulodes**. Au niveau des nœuds, l'axe peut se ramifier suite à la formation de rameaux secondaires en nombre variable selon les espèces. L'entre-nœud est constitué d'une cellule géante unique très allongée. Les cellules internodales de la plupart des espèces du genre *Chara* génèrent un vortex de filaments appliqués contre la paroi des entre-nœuds. Ils sont appelés **filaments corticants**. Ces filaments primaires, dont le nombre est égal à celui des phylloïdes, « s'accroissent de part et d'autre du point d'insertion du phylloïde sur l'axe, les uns vers le haut, les autres vers le bas de telle sorte que les filaments recouvrants d'un même entre-nœud proviennent de deux nœuds opposés » (R. Corillion). À leur tour, ces filaments peuvent générer deux types de cellules. Les premières sont des nouveaux filaments corticants secondaires allongés, parallèles aux filaments primaires. La seconde catégorie est composée d'éléments rayonnants, de taille variable, simples ou fasciculés, appelés **acicules**. Ceux-ci sont toujours portés par les filaments primaires.

La spécificité des organes reproducteurs des Characées nécessite aussi quelques dénominations supplémentaires. Les gamétanges (**anthéridies**, organes mâles et les **oogones**, organes femelles), sont portés par les rameaux secondaires que nous avons désignés sous le nom de phylloïdes. Selon les espèces, anthéridies et oogones sont ou non, portés par le même individu, les Characées pouvant être monoïques ou dioïques. Au niveau de l'insertion des gamétanges, des **cellules-bractées** en nombre variable les encadrent. Ces cellules-bractées peuvent être allongées ou bien très réduites. L'**oosphère**, gamète femelle contenu dans l'oogone, une fois fécondée par un anthérozoïde est appelée **oospore**. La paroi de l'oogone est recouverte par un vortex

de cinq cellules en spirale qui sont elles-mêmes surmontées de petites cellules qui forment une couronne au sommet de l'oosphère, appelée **coronule**.

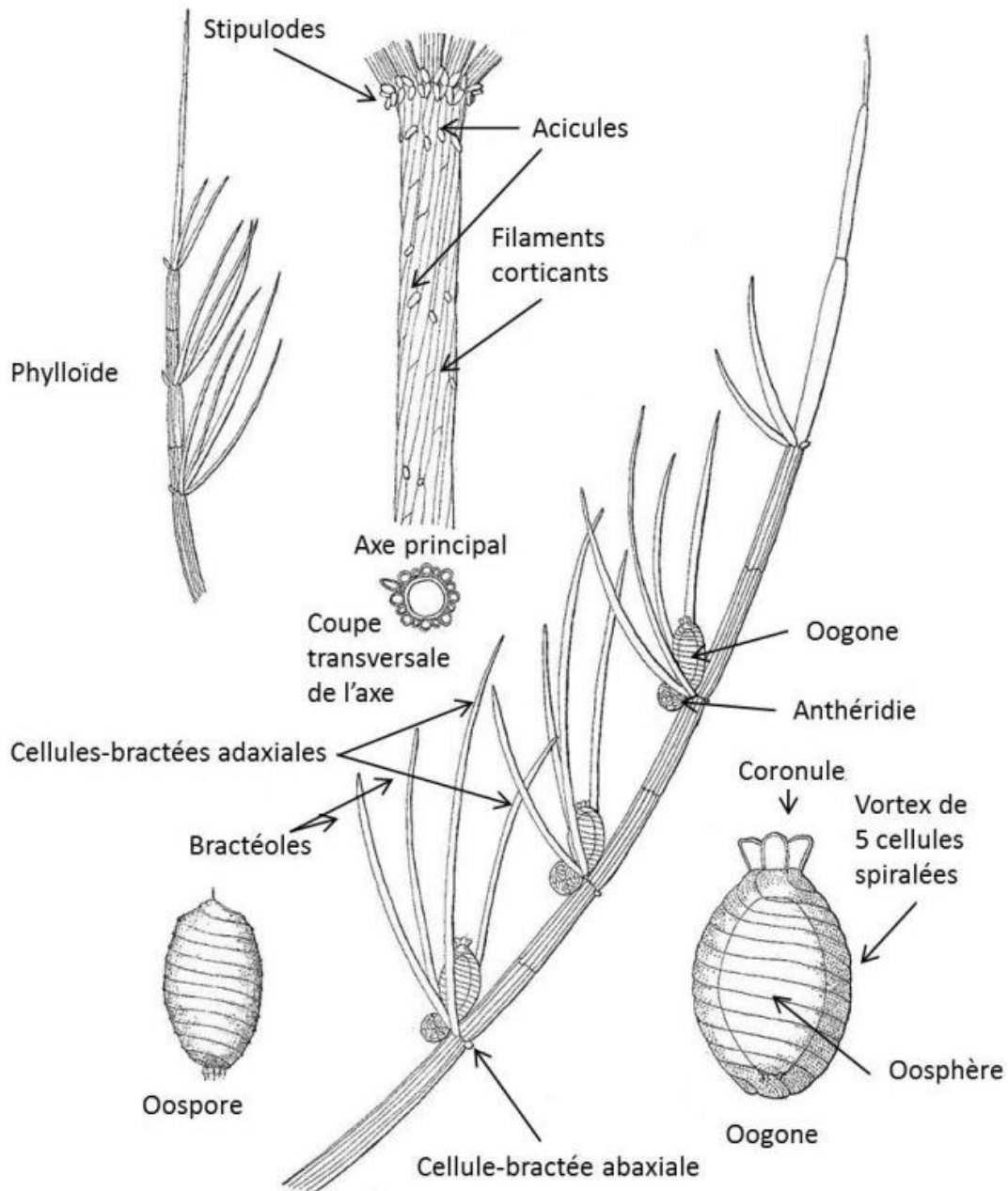


Fig. 7. *Chara vulgaris*, d'après W. Migula.

En France, on répertorie un peu plus de 40 espèces chez les Charophytes, divisées en 5 genres. Les genres *Chara* et *Nitella* sont les plus représentés, on trouve ensuite les genres *Tolypella*, *Nitellopsis* et *Lamprothamnium*.

La détermination des Characées est complexe. Tous les éléments morphologiques sont à observer minutieusement afin de définir une espèce. Le diamètre de l'axe principal mesure tout au plus un millimètre, la taille des organes reproducteurs un peu moins, pour ces raisons l'usage d'une loupe binoculaire est indispensable. La position et l'ornementation des organes reproducteurs (anthéridie, oogone et oospore) sont aussi des critères déterminants.

Pour les botanistes, qui veulent nommer ce qu'ils observent, une autre difficulté se présente. L'absence de vaisseaux, qui les place hors des végétaux vasculaires, exclut les Characées des ouvrages de botanique usuels. Nous avons déjà parlé de Lamarck qui a décrit dans sa flore quelques espèces regroupées dans la famille des Nayas. Ensuite, au cours du XIX^e siècle, les Characées ont été généralement reléguées à la fin des flores, parmi les cryptogames. Pour finir, les flores de France de référence plus modernes, celles de Rouy, Bonnier, Fournier, Guinochet et Vilmorin, ne mentionnent plus ces végétaux. L'abbé Coste fait exception en abordant le sujet : les Characées composent la 135^e et dernière famille de la table analytique des familles. Mais il ne donne ensuite ni clé de détermination, ni description des espèces : le dernier tome se termine par la famille 134 ! La toute récente *Flora Gallica* ne fait pas exception en se limitant au vaste groupe des végétaux vasculaires.

Le botaniste doit donc se tourner vers des ouvrages spécifiques. Il y a un siècle, en 1913, l'abbé Hy a publié une première étude de référence sur les Characées dans le *Bulletin de la Société botanique de France*. Par la suite, le chanoine Robert Corillion a été pendant la seconde moitié du XX^e siècle le spécialiste français de cette famille et a écrit de nombreux travaux relatifs à la répartition, l'écologie et la description des espèces, dont une clé de détermination qui est toujours une flore de référence. Citons aussi le très récent *Guide illustré des Characées du nord-est de la France*, un modèle de clarté et de rigueur scientifique. D'autres documents peuvent aussi aider à la détermination des espèces ou à une meilleure connaissance de la répartition des Characées (se reporter à la bibliographie de cet article, et en particulier aux travaux récents publiés par J.C. Felzines, E. Lambert, Y. Sellier *et al.*).

Revenons en Haute-Garonne où la connaissance des Characées est très partielle. Une note parue en 2010 dans un article de la revue botanique *Isatis*, nous donne un état des lieux : seule *Nitella hyalina* a été rencontrée et déterminée avec certitude en Haute-Garonne. Les *Cahiers d'habitats Natura 2000* apportent une information supplémentaire intéressante : la zone de distribution géographique de la variété *Chara vulgaris* var. *longibracteata* est vaste en France et notre département l'héberge. Un travail complémentaire de recherches bibliographiques serait souhaitable afin de préciser les dates et lieux des observations ayant conduit à préciser cette répartition. Il y a presque cinquante ans, Robert Corillion a aussi répertorié une observation de *Chara vulgaris* à Toulouse dans une dépendance de la Garonne. Mais ici encore, le nom de l'observateur et la date sont inconnus. La lecture de documents récents conduit ainsi au nombre restreint de trois taxons répartis en Haute-Garonne.

La consultation des flores locales ne fournit pas beaucoup d'indications supplémentaires. En 1813, le botaniste toulousain Picot de Lapeyrouse a terminé la rédaction de son *Histoire abrégée des plantes des Pyrénées*. Dans cet ouvrage, il mentionne quelques espèces de *Chara* dans les Pyrénées-Orientales et donne une répartition assez vague de *Chara vulgaris* : « Dans les eaux stagnantes des vallées. » Noulet, dans la *Flore du bassin sous-pyrénéen*, ne s'intéresse pas au sujet. Arrondeau note des observations instructives dans la *Flore toulousaine* de 1854 : la présence de *Chara vulgaris* est à cette époque très commune dans le Canal du Midi et des sujets ayant un aspect hérissé pourraient correspondre à *Chara hispida*. Il mentionne aussi

Nitella syncarpa dans des fossés. Mais étant donné les critères de détermination de l'époque, des doutes sont permis. *Chara vulgaris* a aussi été mentionnée par Saint-Amans en aval de notre département dans un ancien bras de la Garonne. Il précise dans sa *Flore Agenaise* publiée en 1821 qu'elle est très commune dans les eaux stagnantes. En guise de conclusion pour cette famille, il nous livre un délicieux commentaire, dans lequel il déplore la méconnaissance des « Charagnes » : « Cette plante répand une odeur très fétide, analogue à celle de quelques corps marins, particulièrement de cette coralline appelée vulgairement mousse de Corse [...] Ses feuilles sont souvent chargées d'une incrustation pierreuse très dure au toucher, et servent à récurer la grosse vaisselle. Il est, au reste, très probable que les fossés et les mares de l'Agenais renferment plusieurs autres espèces de ce genre. Il serait à désirer que quelque habile botaniste entreprit un travail soigné sur ces plantes difficiles à déterminer et trop peu connues ». Depuis cette date, les connaissances concernant le territoire de la Haute-Garonne ne sont pas beaucoup plus avancées que dans le Tarn-et-Garonne à l'époque de Saint-Amans...

Cependant, quelques observations de Robert Corillion dans les départements voisins laissent supposer une richesse insoupçonnée en Haute-Garonne. Il a notamment observé en juillet 1949 des touffes isolées de *Nitella capillaris* dans le lac d'Orédon (Hautes-Pyrénées, 2 080 m, seule localité pyrénéenne connue). Il a aussi revu *Chara fragifera* en août 1950 dans le lac de Lourdes. Celle-ci y avait déjà été observée au début du siècle dernier (NEYRAUT in HY, 1913). Ces mentions sont encourageantes et laissent présager une certaine abondance en Characées dans la partie pyrénéenne de notre département. Ces plantes poussant pour certaines espèces préférentiellement dans les eaux riches en calcium, les zones du piémont pyrénéen dont les roches sont de constitution calcaire présentent la possibilité d'y découvrir quelques espèces supplémentaires.

Les Characées sont à rechercher exclusivement en milieu aquatique et restent submergées. Les fonds pierreux ou riches en graviers des ruisselets, les bassins en pierre ou en ciment, les lacs de montagne leurs sont favorables. Les limons calcaires favorisent le développement des espèces appartenant au genre *Chara*, les limons argileux se couvrent préférentiellement de sujets du genre *Nitella*. En raison de la faiblesse du lien qui unit les Characées via leurs rhizoïdes au support terrestre, la mobilité du substratum dans les cours d'eaux à courant fort est un facteur d'élimination.

L'eutrophisation du milieu, la concurrence d'autres espèces ainsi que la pollution des eaux par les nitrates et surtout par les phosphates leurs sont défavorables et expliquent une régression d'espèces dans certaines régions de France. La présence de ces plantes représente ainsi un bon indicateur de la qualité des eaux. Enfin, le régime des eaux est déterminant. Des assèchements répétés du milieu avant le début de la période de fructification compromettent les chances de reproduction, pouvant aboutir à la disparition d'une population après épuisement de la banque d'oospores présentes dans le substrat. La température de l'eau occupe aussi une place essentielle parmi les diverses conditions dont dépendent la germination, la croissance, le développement, la répartition locale ou générale des Characées.

L'époque de prospection à privilégier est celle où les organes reproducteurs sont visibles sur les plantes. Le photopériodisme, avec l'allongement de la durée du jour, semble avoir une influence sur la formation des organes reproducteurs. De façon générale, la période végétative se déroule en hiver jusqu'au début du printemps, puis la fructification se produit quand les conditions d'éclairement et de température deviennent favorables. La formation des oospores peut durer jusqu'à la fin de l'automne si le milieu n'est pas asséché. Comme chez les trachéophytes, ces époques sont variables d'une espèce de Characée à l'autre. Il existe en effet des espèces vernoales alors que d'autres sont plutôt estivales.

Rendons-nous maintenant à Marignac-Laspeyres que nous avons évoqué en introduction. La dénomination Laspeyres vient de l'occitan *las peyres* qui signifie « les pierres ». Le village est situé aux abords d'une petite colline calcaire où les affleurements rocheux sont fréquents, justifiant le nom de cette commune. Au pied des escarpements coulent quelques sources d'eau claire. L'une d'elle a été captée pour alimenter un abreuvoir, qui n'est plus utilisé depuis longtemps pour les animaux domestiques. C'est dans cet abreuvoir que poussent deux plantes aquatiques. La première, à l'aide des flores classiques, ne présente pas de difficulté de détermination : il s'agit de *Groenlandia densa* (L.) Fourn. La seconde est d'un aspect beaucoup plus fragile, grêle, de couleur vert glauque. Elle offre l'apparence de fins filaments verticillés dont le diamètre ne dépasse pas le millimètre. Soumise à la dessiccation, elle dégage une odeur désagréable. Rude au toucher, elle se casse facilement. Ce sont des incrustations calcaires qui donnent cet aspect blanchâtre aux parties anciennes et cette rudesse relative. Cette propriété fournit une explication à l'usage ancien de cette plante rapporté par Saint-Amans, qui consistait à l'utiliser pour récurer la vaisselle. Car vous l'avez deviné nous sommes en présence d'une Characée.

Une nécessité occupe maintenant l'esprit de tout botaniste, à savoir mettre un nom d'espèce sur la plante observée. Nous utiliserons pour cela la clé de détermination de Robert Corillion publiée dans la *Flore des Charophytes du Massif armoricain*.

- Les rameaux fertiles (phylloïdes) sont tous semblables, simples et produisent des cellules-bractées au niveau des nœuds. L'appareil végétatif est cortiqué. La coronule située au sommet de l'oosphère est composée d'une couronne unique de 5 cellules. Ces caractères mènent à la tribu des *Charae*.
- L'anthéridie est située au-dessous de l'oogone, ce qui caractérise le genre *Chara*. La cortication, mentionnée dans l'étape précédente, est aussi une exclusivité de ce genre.
- Les stipulodes sont disposées sur 2 rangs et les cellules corticantes sont en nombre double de celui des phylloïdes (cortication diplostique). Les cellules corticantes secondaires ont tendance à être proéminentes (disposition aulacanthée). Ajoutons que les cellules-bractées postérieures sont d'une taille rudimentaire et que les acicules sont toutes simples. L'espèce est maintenant déterminée, il s'agit de *Chara vulgaris* L.
- Cette espèce compte de nombreuses variétés. Sur les échantillons observés, les acicules sont rudimentaires et les cellules-bractées antérieures sont très

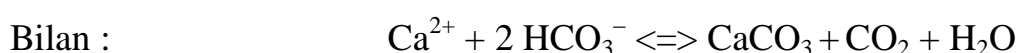
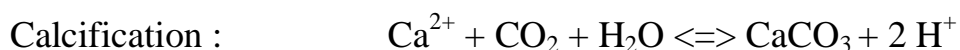
allongées. L'allongement pouvant atteindre plusieurs millimètres, ce dernier caractère est visible à l'œil nu. Nous sommes donc en présence de *Chara vulgaris* var. *longibracteata* (Kützing) J.Groves & Bullock-Webster.

Une incertitude concernant l'allongement des bractées reste à résoudre : seules les deux cellules-bractées antérieures sont allongées, alors que R. Corillion décrit pour cette variété un allongement à la fois des deux cellules-bractées antérieures et des deux bractéoles. Le naturaliste britannique J. Groves vient à notre secours en indiquant qu'entre la forme extrême ayant des bractées très allongées et la forme type de *C. vulgaris*, des intermédiaires sont souvent observés. Ces différences sont donc explicables par la variabilité de l'espèce : les variations morphologiques, dépendant des conditions du milieu, sont aussi à prendre en compte lors de la détermination des Characées.

Chara vulgaris var. *longibracteata* est une variété pionnière typique des eaux calcaires peu profondes, des pièces d'eau temporaires ou de création récente et des environnements modifiés. Sur la station de Marignac-Laspeyres, quelques individus supplémentaires se trouvent dans une zone inondée près de l'abreuvoir où l'eau forme une flaque peu profonde, d'autres dans des vasques de quelques dizaines de centimètres de profondeur situées dans le cours du ruisseau qui coule en aval. Une observation rapide montre une corrélation entre la profondeur de l'eau et la taille des entre-nœuds. Dans l'abreuvoir, avec environ 1 mètre d'eau, les entre-nœuds peuvent mesurer jusqu'à 11 cm ce qui confère à la plante un aspect élancé. À l'inverse, les plantes de la zone inondée où la profondeur n'atteint pas 5 cm, sont compactes, se présentent en touffes buissonnantes condensées dont les entre-nœuds sont très courts. L'explication est fournie par R. Corillion : la lumière ralentit la croissance des organes végétatifs et dans les eaux profondes, où l'eau absorbe une partie des radiations solaires, les axes s'allongent. Cependant, il faut souligner que même chez les individus de taille réduite observés, les cellules-bractées sont très allongées. Ce caractère est donc constant malgré la variabilité du port des plantes.

La calcification des parties végétatives de la plante est parfois tellement importante qu'elle en perturbe l'observation. Est-ce un simple dépôt calcaire, comme il s'en produit dans nos robinets ou bien l'activité biologique de la plante participe-t-elle à la formation de ce dépôt? L'observation de *Groenlandia densa*, qui pousse à ses côtés et sur laquelle il ne se forme pas de dépôt calcaire plaide pour la seconde hypothèse. De plus, les incrustations ne sont pas uniformes sur les cellules, certaines zones ne présentent pas de dépôts : les plaques semblent disposées côte à côte.

En 1991, Ted McConnaughey publie ses travaux sur *Chara corallina*, dans lesquels il présente deux modèles séduisants pour expliquer ce phénomène (Fig. 8). Il faut avoir en tête les équilibres chimiques suivants pour comprendre leur fonctionnement :



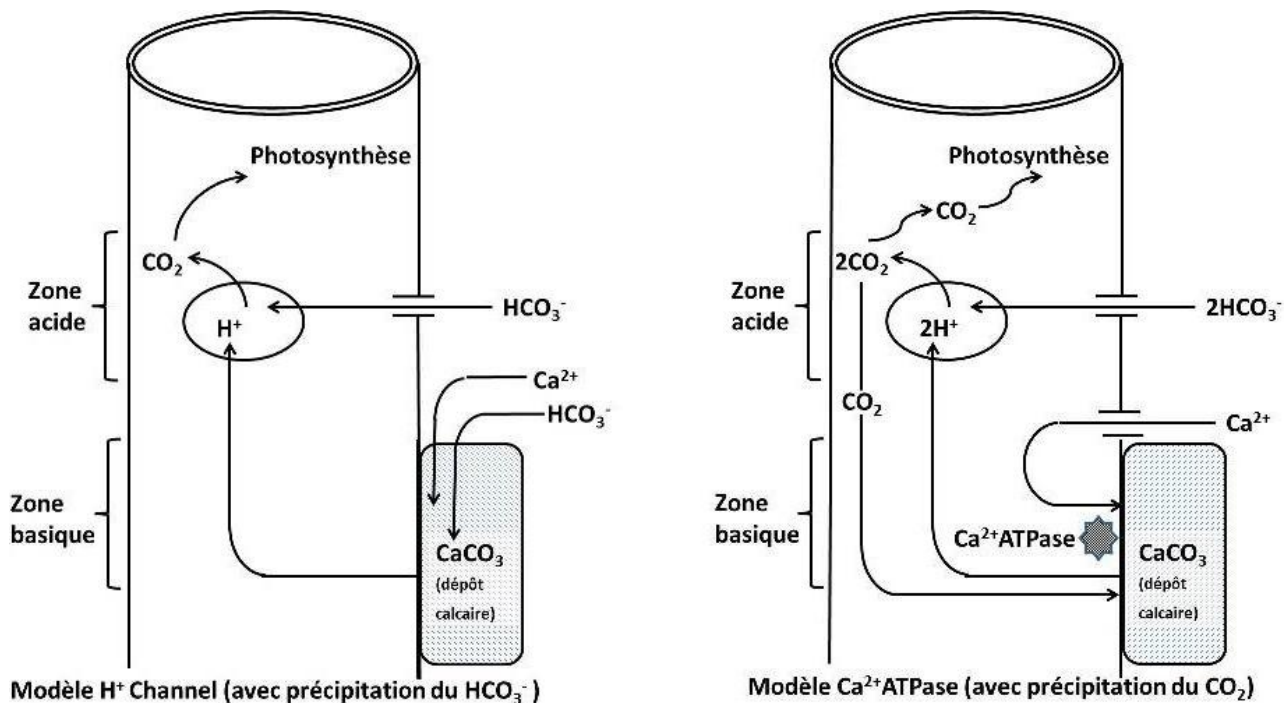


Fig. 8. Modèles physiologiques de la calcification dans le genre *Chara*.

Le premier modèle (H^+ Channel) se base sur une simple précipitation du calcium (Ca^{2+}) et du bicarbonate (HCO_3^-) solubles dans l'eau pour former du calcaire sur la paroi des organismes. Cette réaction libère de l'hydrogène qui entre dans la zone basique de la cellule puis migre vers la zone acide pour réagir avec du bicarbonate. Le résultat est la formation d'une molécule de CO_2 disponible pour entrer dans le cycle photosynthétique de la plante.

Le second modèle fait intervenir une réaction enzymatique : la première réaction se produit au niveau d'une zone basique de la cellule, un ion calcium (Ca^{2+}) soluble dans l'eau est absorbé, réagit avec une molécule de dioxyde de carbone (CO_2) intracellulaire pour former un dépôt calcaire de carbonate de calcium ($CaCO_3$) sur les parois cellulaires. Cette réaction libère deux ions hydrogène (H^+). Ces deux ions hydrogène vont intervenir dans une zone acide de la cellule, où deux ions de bicarbonate (HCO_3^-) présents dans l'eau sont absorbés et précipitent sous forme de dioxyde de carbone. Cette zone acide ne présente pas de dépôt calcaire. La moitié du CO_2 formé est ensuite utilisée pour l'activité photosynthétique de la plante, l'autre moitié entre dans la réaction de calcification. Une enzyme Ca^{2+} ATPase pourrait ainsi être à la base de ce fonctionnement. Au bilan, pour un ion Ca^{2+} absorbé dans l'eau, une molécule de CO_2 est fournie à la plante pour sa production de matière organique. Cette réaction enzymatique, si elle est généralisée dans le genre *Chara*, expliquerait leur préférence pour les eaux calcaires : le calcium serait un catalyseur permettant une meilleure absorption du carbone dissout dans l'eau.

Leur capacité à fixer le calcium est d'une importance telle que chez certains individus la masse de matière sèche est composée pour moitié de calcaire. De plus, ces deux modèles expliquent la raison pour laquelle les zones calcifiées de la plante sont séparées par des espaces nus. Les zones basiques et acides alternent à l'intérieur

d'une même cellule et le calcaire se dépose exclusivement sur les parties de la cellule dont le pH est basique.

En laboratoire, des essais expérimentaux de culture dans des eaux contenant des hautes concentrations en métaux lourds ont montré que les plantes peuvent précipiter certains ions métalliques de la même façon que les ions calcium. Les chercheurs étudient cette faculté qu'ont les Characées à substituer le calcium par des ions métalliques et envisagent leur utilisation dans les opérations de dépollution des eaux contaminées par les métaux lourds.

Nous espérons que ces quelques lignes inciteront les botanistes de Haute-Garonne et de ses contrées proches à prospecter les mares, lacs, gravières, ruisseaux, dans lesquels se cachent probablement d'autres espèces de Characées. Ces découvertes permettront d'établir un inventaire et une cartographie de la distribution de cette famille dans notre département, apportant une nouvelle pierre à l'édifice de la connaissance botanique à laquelle l'association *Isatis* n'a de cesse de contribuer. Avant même la parution de ce numéro, nous avons déjà un résultat encourageant : à son tour, L. Belhacène, a identifié une population de *Chara vulgaris* var. *longibracteata* dans un abreuvoir de la commune de Pouze.

Remerciements

Je tiens à remercier vivement Elisabeth Lambert, spécialiste des Characées à l'UCO d'Angers, qui a offert d'examiner des échantillons afin de confirmer la détermination de l'espèce décrite, autorisé la publication de ses photographies et fourni de nombreux commentaires détaillés ayant permis des ajouts et corrections dans cet article. À Jean Ritter aussi j'adresse des remerciements amicaux pour avoir bien voulu ajouter à l'inconfort d'un long trajet en train, la peine d'effectuer une relecture attentive de ce texte.

Bibliographie

- ARRONDEAU E.-T., 1854. *Flore toulousaine*. Ed. Gimet, Toulouse, 281 p.
- ASAEDA T., GOMES P. I. A., BAHAR M. *Charophytes as a tool for phytoremediation of heavy metals*, Diaporama, Institute for Environmental Science and Technology, Saitama University. Site : <http://www.biologie.ens.fr/>, consulté le 03/12/2014.
- BAILLY G., SCHAEFFER O., 2012. *Guide illustré des Characées du nord-est de la France*. Conservatoire Botanique National de Franche-Comté, 96 p.
- BHATTACHARYA D, MEDLIN L., 2014. Dating algal origin using molecular clock methods. *Protist*, 155 : 9-10.
- BOUDON DE SAINT-AMANS J-F., 1821. *Flore agenaise*. Ed. P. Noubel, Agen, 632 p.
- CHAPUIS A., 2010. Les Hydrophytes en Haute-Garonne. *Isatis, revue botanique de la Haute-Garonne et du Midi toulousain*, 10 : 29-57.
- CIRUJANO S., CAMBRA J., SÁNCHEZ CASTILLO P.M., MECO A., FLOR ARNAU N., 2008. *Flora ibérica - Algas continentales - Carófitos (Characeae)*. Madrid, 132 p.

- CORILLION R., 1957. *Les Charophycées de France et d'Europe Occidentale*. Trav. Labo. Bot. Fac. libre Sci. Angers 11-12 : 499 p.
- CORILLION R., 1975. Flore et végétation du Massif Armoricaïn, Tome IV, *Flore des Charophytes du Massif Armoricaïn et des contrées voisines d'Europe occidentale*. Jouve Editeur, 214 p.
- CORILLION R., 1985. Charophycées dans *Encyclopædia Universalis*, 4 : 676-679.
- DESMARET A.G., 1812. Mémoire sur la gyrogonite. *Journal des Mines*, 32 : 341-360.
- EMBERGER L., 1944. *Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants*. Masson, 492 p.
- FEIST M., LIU J., TAFFOREAU P., 2005. New insights into Paleozoïc charophyte morphology and phylogeny. *American Journal of Botany* 92 (7) : 1152-1160.
- FELZINES J.C., LAMBERT E., 2012. Contribution au prodrome des végétations de France : les *Charetea fragilis* F. Fukarek 1961. *J. Bot. Soc. Bot. France*, 59 : 133-188.
- GROVES J., BULLOCK-WEBSTER G. R., 1920-1924. *The British Charophyta*, Ray Society, London, I. *Nitelleae*, 141 p., II. *Chareae*, 129 p.
- HY F., 1913. Les Characées de France. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 60, Mémoire 26, 47 p.
- LAMARCK J.-B. MONNET (DE), CANDOLLE, A.P. (DE), 1815. *Flore Française ou Description succincte de toutes les plantes qui croissent naturellement en France*, 3547 p.
- LAMBERT E., GUERLESQUIN M., 2002. Eaux oligo-mésotrophes calcaires avec végétation benthique à *Chara spp.* Fiche 3140. In : *Cahiers d'habitats Natura 2000 "Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire"* (Documentation française ed.), Tome 3 Habitats humides : 97-100.
- LAMBERT E., GUERLESQUIN M., 2002. Communautés à characées des eaux oligo-mésotrophes basiques. Fiche 3140-1. In : *Cahiers d'habitats Natura 2000 "Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire"* (Documentation française ed.), Tome 3 Habitats humides : 101-106.
- LAMBERT E., 2002. Communautés à characées des eaux oligo-mésotrophes faiblement acides à faiblement alcalines. Fiche 3140-2. In : *Cahiers d'habitats Natura 2000 "Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire"* (Documentation française ed.), Tome 3 Habitats humides : 107-111.
- LE MAOUT E., DECAISNE J., 1868. *Traité général de botanique*. Didot frères, 745 p.
- MAZLIAK P., 2009. *L'évolution chez les végétaux*. Vuibert, 360 p.
- MCCONNAUGHEY T., 1991. Calcification in *Chara corallina* : CO₂ hydroxylation generates protons for bicarbonate assimilation. *Limnol. Oceanogr.*, 36(4) : 619-628.
- MIGULA W., 1898. *Synopsis characearum europæarum*. Leipzig, 175 p.
- PICOT DE LAPEYROUSE P. I., 1813 - 1818. *Histoire abrégée des plantes des Pyrénées et itinéraire des botanistes dans ces montagnes*. Ed. Bellegarrigue, Toulouse, 700 p.
- RICHARD A., 1876. *Nouveaux éléments de botanique*. Paris, 11^{ème} éd., 710 p.
- SELLIER Y., LAMBERT E., 2012. *Initiation à l'étude des Characées. Exemple appliqué à la réserve naturelle du Pinail*, GEREPI, 69 p.
- SOULIÉ-MÄRSCHÉ I., GARCÍA A., 2015. Gyrogonites and oospores, complementary viewpoints to improve the study of the charophytes (Charales), *Aquatic Botany*, 120: 7-17.

Toutes les photographies qui illustrent cet article représentent des échantillons provenant de Marignac-Laspeyres.



Chara vulgaris var. *longibracteata* dans son milieu naturel, 13 décembre 2014.



Chara vulgaris var. *longibracteata* ; axe principal, verticille de phylloïdes d'où part aussi un axe secondaire et cellules-bractées.



Chara vulgaris var. *longibracteata* ; longue paire de bractées sur un phylloïde (E. Lambert).



Chara vulgaris var. *longibracteata* ; stipulodes à la base du verticille de phylloïdes; acicules sur les filaments corticants (en creux) (E. Lambert).



Chara vulgaris var. *longibracteata* ; anthéridie à l'aisselle des bractées, sur un phylloïde fertile (E. Lambert).



Chara vulgaris var. *longibracteata* ; oospore sur phylloïde fertile (E. Lambert).