



**HAL**  
open science

**ÉCOLOGIE ET CYCLE DE VIE DE CHARA  
BRAUNII (CHARALES) DANS UN HABITAT  
MÉDITERRANÉEN Ecology and life cycle of Chara  
braunii (Charales) in a Mediterranean habitat**

I Soulié-Märsche, J Vautier

► **To cite this version:**

I Soulié-Märsche, J Vautier. ÉCOLOGIE ET CYCLE DE VIE DE CHARA BRAUNII (CHARALES) DANS UN HABITAT MÉDITERRANÉEN Ecology and life cycle of Chara braunii (Charales) in a Mediterranean habitat. *Vie et Milieu / Life & Environment*, 2004, pp.37-45. hal-03217999

**HAL Id: hal-03217999**

**<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03217999v1>**

Submitted on 5 May 2021

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

# ÉCOLOGIE ET CYCLE DE VIE DE *CHARA BRAUNII* (CHARALES) DANS UN HABITAT MÉDITERRANÉEN

*Ecology and life cycle of Chara braunii (Charales) in a Mediterranean habitat*

I. SOULIÉ-MÄRSCHÉ\*, J. VAUTIER\*\*

\*Laboratoire de Paléobotanique, UMR 5554, Université Montpellier II, C.P.062, Place E. Bataillon,  
34095 Montpellier Cedex 5, France

\*\*Impasse des Casernes, 34980 Montferrier sur Lez, France  
marsche@isem.univ-montp2.fr

CHARACÉES  
CHAROPHYTES  
ÉCOLOGIE  
EAU DOUCE  
PYRÉNÉES  
CYCLE BIOLOGIQUE

**RÉSUMÉ.** – Ce travail décrit le cycle de vie de *Chara braunii* Gmelin sur la base d'observations hebdomadaires dans une station découverte à moyenne montagne dans le département des Pyrénées-Orientales, France, et réunit un ensemble d'observations écologiques et morphologiques pour la période de référence de mai 1996 à avril 1997. Par la durée de submersion, le site présente une partie temporaire dans laquelle *Chara braunii* se maintient par reproduction sexuée et une partie pérenne dans laquelle la reproduction végétative domine. Les résultats obtenus permettent de conclure que la nature du substrat, non calcaire, et la luminosité stationnelle sont les facteurs déterminants pour le développement de cette espèce. *Chara braunii* figure déjà sur la liste rouge des plantes menacées dans de nombreux pays européens et au Japon et elle a quasiment disparu du sud de la France. La nouvelle station étudiée ici représente une occasion précieuse de documenter ses exigences écologiques dans un habitat où l'espèce s'est installée de façon spontanée à environ 250 km des localités connues précédemment.

CHARACEAE  
CHAROPHYTA  
ECOLOGY  
FRESHWATER  
PYRENEES  
LIFE-CYCLE

**ABSTRACT.** – The present paper describes the life-cycle of *Chara braunii* Gmelin based upon weekly observations of a new locality found in the Eastern Pyrenees, France. Ecological and morphological observations were carried out during a reference period from May 1996 to April 1997. The submersion conditions in this site determine a temporary part, where *C. braunii* reproduces sexually and a perennial part in which vegetative reproduction of the species dominates. The results lead to conclude that the nature of the underlying soil, nearly devoid of carbonates, and local light conditions are the main factors for the development of the species. *C. braunii* is registered on the red list of endangered plants in numerous European countries as well as in Japan and seems close to extinction in South France. The new record presented here indicates the ecological requirements and life cycle of the species in a habitat that showed spontaneous colonization by *C. braunii* at ca 250 km distance from the previously known localities.

## INTRODUCTION

Les Charophytes forment des végétations subaquatiques d'eau douce ou saumâtre, appelées « herbiers à Characées ». Elles ont un rôle important dans le fonctionnement d'un écosystème lacustre en tant que nourriture pour des invertébrés (Amphipodes, Crustacés) et comme abri et lieu de fraie de diverses espèces de Poissons. Elles contribuent aussi significativement à l'oxygénation de l'eau.

Le présent travail est dédié à l'étude de *Chara braunii* Gmelin, 1826, une espèce cosmopolite, des milieux peu profonds. *C. braunii* a été signalé sur tous les continents. Cette espèce est largement

répandue en Asie et particulièrement fréquente en Amérique du Nord (Proctor 1970). Sa distribution biogéographique a fait l'objet de plusieurs synthèses (Corillion 1957a, Ling *et al.* 2000). Par contre, il a été souligné récemment que ses conditions écologiques sont encore mal connues (Mann & Raju 2002).

Bien que son aire de répartition s'étende de l'Espagne à la Scandinavie et jusque dans la région de St Petersburg (Zhakova & Balashova 2001), *Chara braunii* n'est pas commun en Europe. Sa rareté a été particulièrement soulignée pour l'Allemagne où il est considéré en voie d'extinction (Schmidt *et al.* 1996, Doege & Hahn 1999, Doege 2001). *C. braunii* a toujours été relativement rare aussi en France où il était

notamment inconnu dans les Pyrénées et dans les Alpes (Corillion 1957b). Sa présence est concentrée sur les étangs du plateau des Dombes dans la Bresse. Une extension plus récente avait été remarquée vers le Sud, où *C. braunii* a été décrit pour la première fois dans les rizières de Camargue (Guerlesquin & Vaquer 1980). Cette espèce se rencontre typiquement dans des rizières et des étangs d'élevage de Poissons dans le monde entier. Par suite des traitements chimiques de désherbage des rizières de Camargue, *C. braunii* a pratiquement disparu dans le sud de la France (Krause 1997). Il était d'autant plus surprenant de rencontrer une belle population de cette espèce dans une localité de moyenne montagne dans les Pyrénées, à plus de 250 km des stations les plus proches connues précédemment.

Le présent travail décrit le cycle de vie de *C. braunii* dans cet habitat sur la base d'un suivi hebdomadaire dans le but de documenter ses exigences écologiques encore mal connues et de créer une référence pour le cycle biologique de cette espèce qui figure déjà dans plusieurs pays sur la liste rouge des espèces menacées.

## CONTEXTE GÉOGRAPHIQUE ET ÉCOLOGIQUE

La localité se situe à 42°30 N - 2°49 E, à une altitude de 413 m, dans le département des Pyrénées-Orientales au sud de Perpignan non loin de la frontière avec l'Espagne (Fig. 1A). L'environnement est de type forêt méditerranéenne composée essentiellement de feuillus avec certaines variétés de Chênes dont le Chêne Liège, *Quercus suber*. L'habitat de *Chara braunii*, nommé par la suite « Bassin des Alzines », est constitué d'un bassin artificiel de rétention de l'eau du torrent des Alzines qui prend sa source à la Font del Corb, à 300 m de distance et à 117 m au-dessus du bassin. Le bassin, près d'un ancien Mas abandonné, a été aménagé, il y a environ 25 ans, à des fins de réserve d'eau pour les pompiers en cas d'incendies de forêt qui surviennent fréquemment dans cette région. De ce fait, le site est accessible à partir de la route du Perthus par un chemin carrossable assez large (Fig. 1B).

Le bassin comprend un mur de 6 m de large et de 2,40 m de haut qui fait barrage au torrent. La hauteur d'eau maximale possible au déversoir est de 2,20 m. La capacité moyenne est de 75 m<sup>3</sup> lorsque le bassin est plein. Le mur de rétention s'appuie sur un substratum de micaschistes métamorphiques de la zone axiale des Pyrénées sur lequel se trouvent des blocs de gneiss amenés par le torrent. La zone la plus profonde comporte une litière humique formée par accumulation de feuilles et de débris organiques. Le fond suit la pente naturelle du valon créant ainsi des zones de profondeur d'eau croissante (Fig. 2).

La flore associée consistait en de grands spécimens d'algues du genre *Nostoc*, ayant jusqu'à 7 cm de long sur 2-3 cm de large, fixés sur le mur du déversoir. L'espèce

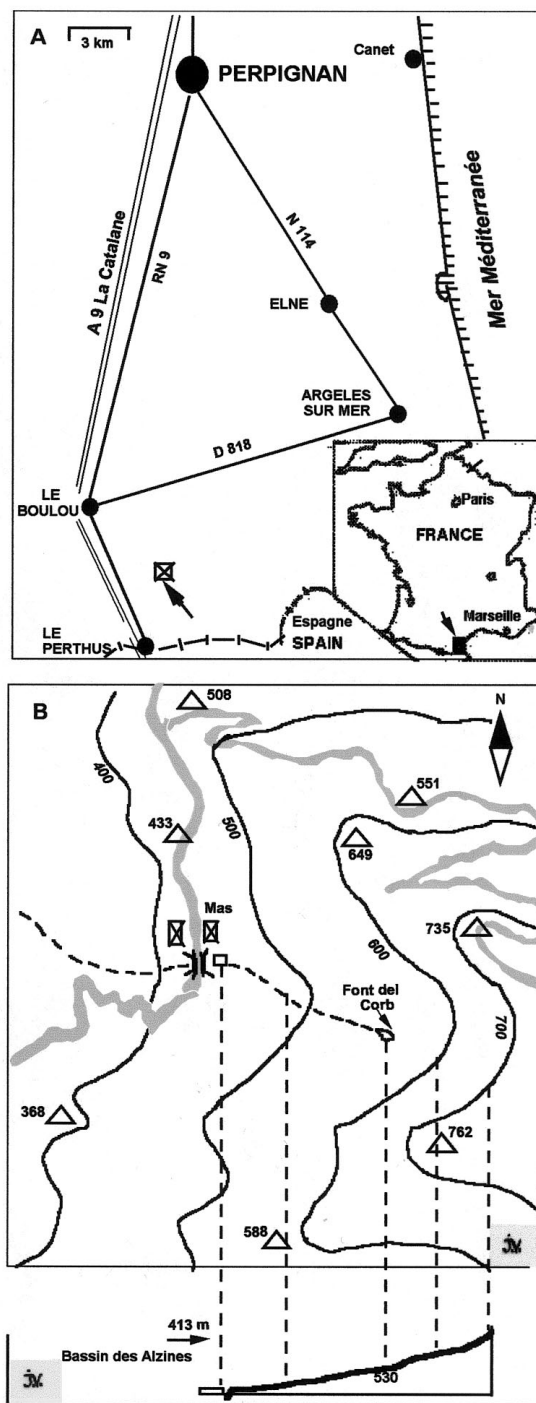


Fig. 1. – Localisation et accès au site d'étude. A, Situation géographique du site de l'étude dans les Pyrénées-Orientales, proche de la frontière espagnole; la flèche indique le site d'étude. B, Localisation précise du bassin des Alzines et coupe topographique d'après la carte IGN 2549 OT - Banyuls-Col du Perthus au 1:25 000.

Location and access to the study site. A, Geographical position of the study site in the eastern Pyrenees close to the Spanish border; arrow points to study site. B, location map and topographical section of the Alzines reservoir after the topographical map IGN n. 2549 OT - Banyuls-Col du Perthus at 1:25 000.

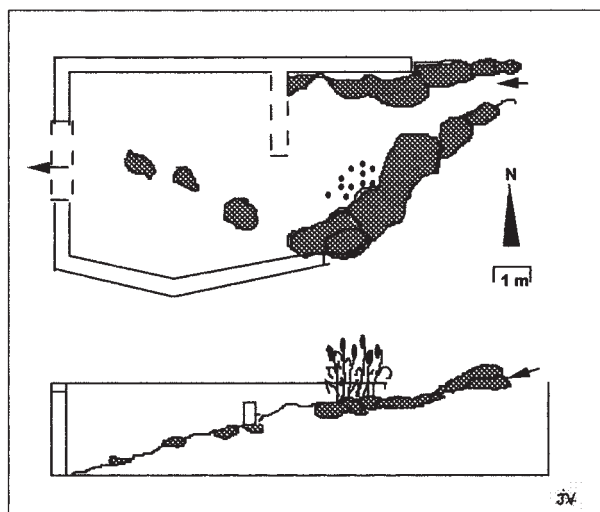


Fig. 2. – Configuration spatiale et coupe verticale du bassin des Alzines ; en gris : blocs rocheux.  
Spatial configuration and vertical section of the Alzines reservoir ; grey spots are rocs.

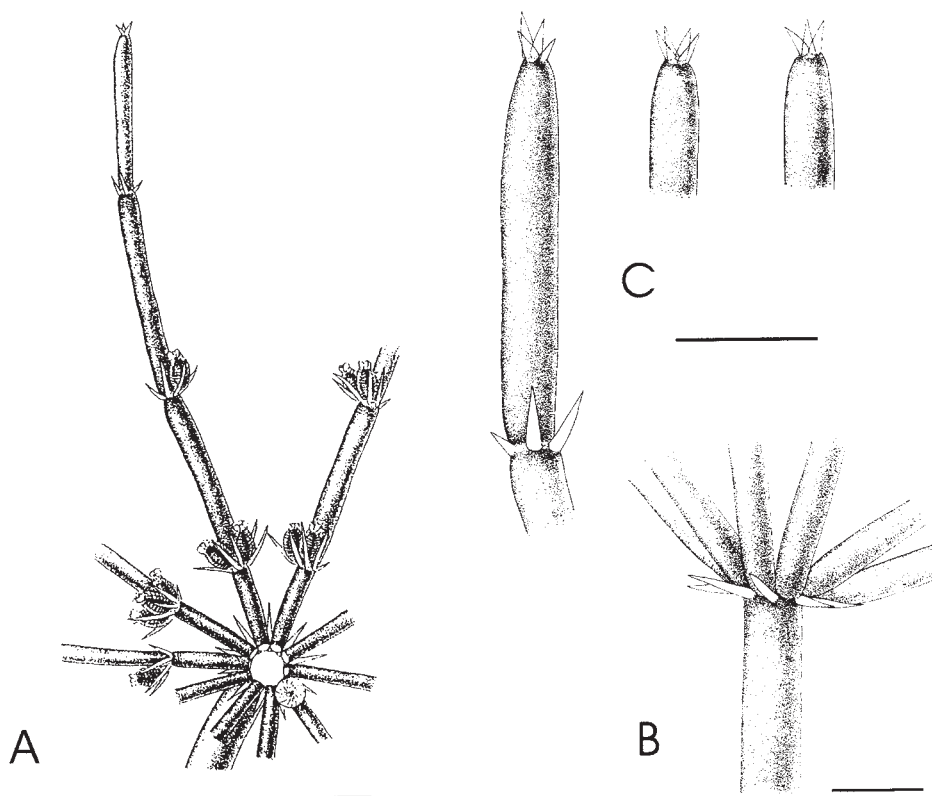


Fig. 3. – Traits caractéristiques de *Chara braunii*. A, Aspect d'un verticille portant des oogones mûrs, vu depuis l'apex de la plante ; fructification sur les 2 premiers nœuds des phylloïdes. Les oospores noires, formées après la fécondation, sont visibles à l'intérieur des oogones. Les anthéridies ont disparu à ce stade du développement. B, Base d'un verticille montrant une seule rangée de stipulodes en position alterne avec les phylloïdes. C, Aspect typique de l'extrémité des phylloïdes portant une couronne de 3 à 5 bractées au contraire des autres espèces européennes de *Chara* qui présentent un seul article terminal.

*A, characteristic features of Chara braunii. A, Habit of a whorl with mature oogonia viewed from the above of the plant ; fructifications on the first and second branchlet nodes. The black oospores visible inside the oogonia were formed after fecondation. At this stage of the development, the antheridia have disappeared. B, Base of a whorl showing a single row of stipulodes in alternate position to the branchlets. C, Typical morphology of the branchlet end segments displaying a crown of 3 to 5 bract cells that constitutes a major difference to all other European Chara species which display a single terminal article.*

a disparu avec l'arrêt de l'écoulement d'eau au déversoir. Le bassin ne comportait pas d'autres macrophytes.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le site a fait l'objet d'un suivi durant un cycle hydrologique complet, de mai 1996 à avril 1997. Les observations étaient hebdomadaires de mai à octobre et furent complétées mensuellement jusqu'en avril 1997. A chaque visite, la température a été mesurée avec un thermomètre à alcool, le pH avec du papier indicateur dans la gamme de pH 1-11. Le niveau de l'eau a été mesuré avec un ruban métallique à partir du rebord du déversoir.

Les analyses d'eau ont été effectuées au Laboratoire d'Hydrologie de l'Université d'Avignon. Les cations sont analysés avec un spectromètre d'absorption atomique de type VARIAN modèle SpectrAA-640, avec une précision analytique de 1 % ; les anions avec un chromatographe ionique en phase liquide de marque DIONEX, modèle DX-120, avec une précision analytique de 0,1 mg/l.

Le développement et l'état de la végétation ont été observés *in situ* avec une loupe à grossissement 4x + 6x et des plantes ont été prélevées et conservées dans des flacons en verre pour observation à la loupe binoculaire au laboratoire. La progression de la reproduction sexuée et le mûrissement des oospores ont fait l'objet d'observations détaillées afin de caractériser la fertilité de l'espèce dans cet habitat.

Du matériel témoin, sous forme de feuilles d'herbier et de plantes en alcool à 60°, est conservé au laboratoire de Paléobotanique de l'Université Montpellier II.

## RÉSULTATS

### Morphologie de *Chara braunii*

Ordre Charales Lindley, 1836 ; Famille Characeae L. Cl. Richard, 1815 ; Genre *Chara* Linnaeus, 1753 ; Section Charopsis Wood, 1962 ;

*Chara braunii* Gmelin, 1826

= *Chara coronata* Zizernmann inéd. ca., 1814

= *Chara coronata* Zizernmann ex Bischoff, 1828

Espèce monoïque, entièrement acortiquée ; gamétanges sur les 3 premiers noeuds des phylloïdes, souvent géminés et même triplés (Fig. 3A).

Hauteur des plantes jusqu'à 35 cm ; verticilles à 8-10 phylloïdes. Stipulodes unisériés, en position alterne c'est-à-dire insérés entre les phylloïdes (Fig. 3B). Phylloïdes pourvus de 3-5 articles terminaux pointus (Fig. 3C). Anthéridies petites, 250-280 µm de diamètre ; oogones de hauteur d'env. 700 µm, coiffés d'une coronule large de 200 µm et haute de 150 µm environ, les 5 cellules coronulaires se terminant typiquement par une petite pointe.



Fig. 4. – *Chara braunii*, oospore en vue latérale. *Chara braunii*, oospore in lateral view.

Oospores noires, de forme ovoïde, mesurant environ 520 µm de haut sur 320 µm de large avec 8-9 crêtes suturales visibles latéralement ; crêtes d'aspect émoussé, peu hautes et ne montrant pas de modification des cellules spiralées vers le sommet ; ectosporostine lisse à finement granulée (Fig. 4).

Les oospores n'ont pas de caractère particulier et sont similaires à celles illustrées pour d'autres collections (Soulié-Märsche 1989). Il est à souligner que dans aucune partie du bassin les oospores n'étaient calcifiées c'est-à-dire que *Chara braunii* est incapable de former des gyrogonites.

### Ecologie

La composition chimique de l'eau du bassin avec une conductivité inférieure à 300 µS/cm correspond à une eau douce très faiblement minéralisée (Tabl. I). Les faibles teneurs en anions et cations sont en relation avec l'environnement géologique non calcaire. Le pH, mesuré sur place, oscillait entre 6,5 et 7.

Les caractéristiques de cet habitat sont d'une part les variations de la profondeur de l'eau et de la température, et d'autre part son fort ombrage dû à sa position encaissée dans les reliefs environnants ainsi qu'au mur du déversoir qui empêche la lumière de l'après-midi d'atteindre le fond du bassin. Ainsi, les températures de l'eau du bassin, relevées toujours en fin d'après-midi restaient très modérées, entre 17 et 25 °C, même au cœur de l'été. Les températures des semaines n° 13, 15, 16 et 17, correspondent à la celles des dernières flaques d'eau résiduelles au plus profond du bassin qui déjà à la mi-septembre approchaient 15 °C (Fig. 5).

Table I. – Principales variables de la chimie de l'eau du bassin des Alzines analysée à deux dates différentes (cations et anions en mg l<sup>-1</sup>).

*Key variables of water chemistry of the Alzines reservoir analysed at two different dates (values for cations and anions are in mg l<sup>-1</sup>).*

Paramètre	8-12-96	23-4-97
C ( $\mu\text{S/cm}$ )	278	201
Ca <sup>++</sup>	26,86	21,03
Mg <sup>++</sup>	6,42	3,64
Na <sup>+</sup>	16,96	11,71
K <sup>+</sup>	3,44	3,17
HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	86	88
F <sup>-</sup>	0,03	0,03
Cl <sup>-</sup>	10,37	5,44
SO <sub>4</sub> <sup>-2</sup>	15,47	7,32

Le remplissage du bassin avec une profondeur de l'eau de 2 m à 1,8 m était maintenu jusqu'au début juillet (semaines 1 à 6) par des apports de la source « Font del Corb ». La diminution de la profondeur s'étalait ensuite sur 6 semaines jusqu'à fin août. À l'effet de l'évaporation doit s'ajouter une faible perte par infiltration dans le substrat. Le bassin restait ensuite quasiment à sec pendant 2 mois (semaines 12 à 18). La zone la plus profonde comportait encore une pellicule d'eau de 1-2 cm. La remise en eau eut lieu pendant la 3<sup>e</sup> semaine d'octobre à la suite de précipitations de 117 mm cumulées sur 3 jours (Fig. 5 et 6A).

Il est intéressant de noter que le bassin ne montre pas de réaction immédiate aux précipitations locales. En effet, plusieurs pluies orageuses de juillet et août n'ont pas eu d'incidence sur le niveau d'eau du bassin à l'exception des précipitations de 28 mm

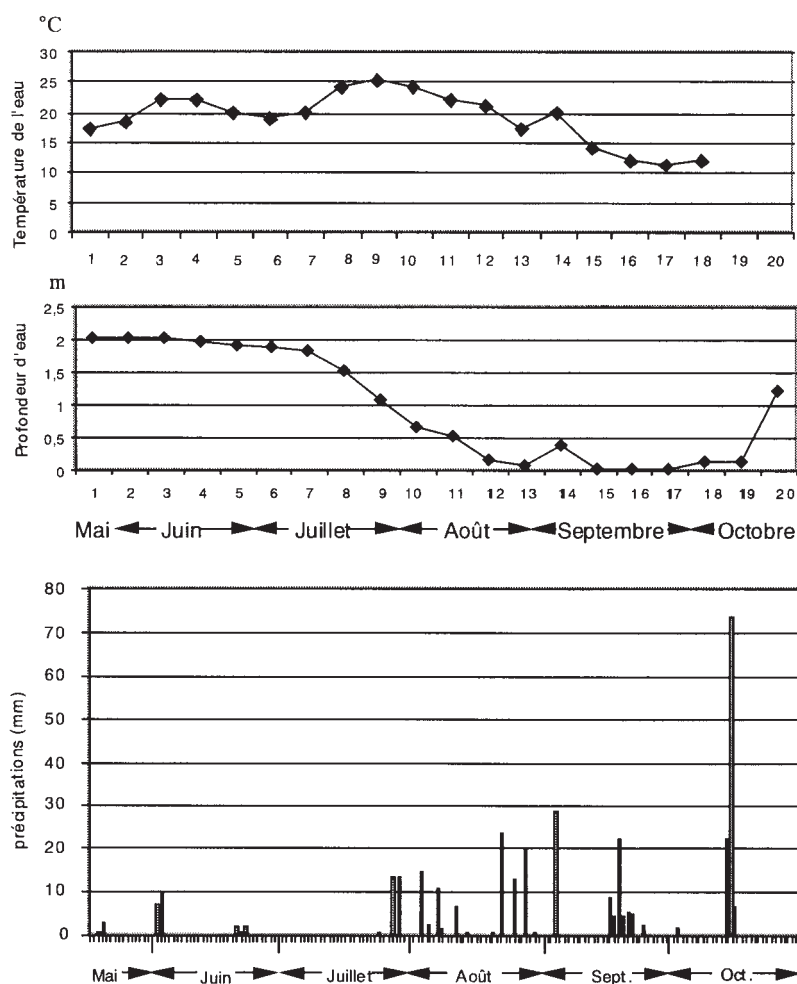


Fig. 5. – En haut, variation de la température et de la profondeur de l'eau du bassin des Alzines entre mai et octobre 1996, correspondant aux relevés hebdomadaires pendant 20 semaines (notées 1 à 20). En bas, précipitations journalières enregistrées pendant la période de suivi (mai-octobre 1996) à la station météorologique des « Chartreuses du Boulou » située à environ 1,5 km à vol d'Oiseau du site d'étude.

*Top, Variation of water temperature and water depth of the Alzines reservoir between May and October 1996, shown from weekly measurements during 20 weeks (indicated 1 to 20). Below, daily rainfall registered during the survey period (May to October 1996) at the meteorological station of « Chartreuses du Boulou » located at ca. 1,5 km from the study site.*

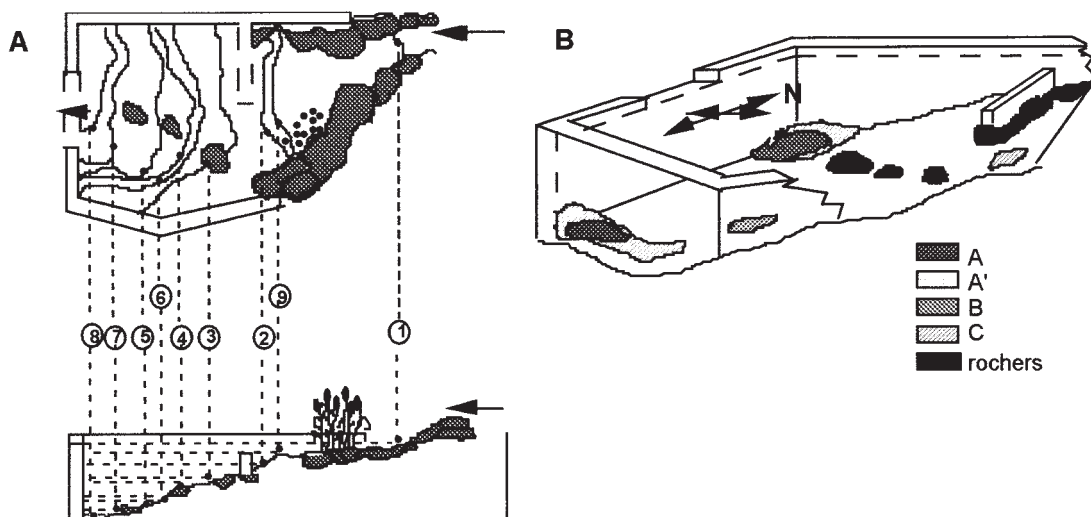


Fig. 6. – Changements du niveau d'eau et de la végétation dans le bassin des Alzines. A, Evolution du niveau de l'eau aux dates suivantes de l'année 1996 : 1=30 mai ; 2=26 juin ; 3=6 août ; 4=22 août ; 5=29 août ; 6=5 septembre ; 7=14 septembre ; 8=2 octobre ; 9=27 octobre (les courbes de certaines semaines intermédiaires ne sont pas reportées). B, Zones d'implantation de *Chara braunii* dans le bassin des Alzines. A, B, C correspondent à des zones de profondeur et de durée de submersion décroissantes. A' désigne l'extension des plages A au cours de la période d'observation. Seule la sous-population C montrait des incrustations en anneaux.

*Waterlevel and vegetation changes in the Alzines reservoir. A, water level changes corresponding to the following dates of the year 1996 : 1=30 May ; 2=26 June ; 3=6 August ; 4=22 August ; 5=29 August ; 6=5 September ; 7=14 September ; 8=2 October ; 9=27 October (the curves for several intermediate weeks are not reported here). B, location of *Chara braunii* within the Alzines reservoir. A, B, C correspond to different depth zones and different submersion times. A' shows the extension of pillows A during the survey period. Only sub-population C displayed banded incrustation.*

(début septembre) qui ont provoqué une remontée de l'eau de 20 cm. L'hydrosystème du torrent des Alzines semble régulé par un réservoir souterrain qui doit être complètement plein avant que le torrent des Alzines ne débite dans le bassin.

### Cycle de vie de *Chara braunii*

Dans le bassin des Alzines, *C. braunii* constituait une population monospécifique composée de plusieurs plages échelonnées du plus profond vers la zone moins profonde du bassin (Fig. 6B).

Les états successifs de la végétation sont résumés comme suit (Fig. 7) : lors de la découverte du site, le 26 mai 1996, la morphologie des plantes était atypique avec des stipulodes absents ou très réduits. Seules les anthéridies étant formées, l'espèce pouvait paraître dioïque. La formation des gamétanges femelles sur les mêmes plantes était nettement décalée dans le temps et s'est accélérée seulement à la fin du mois de juin avec la formation de nombreux oogones dont beaucoup en position géminée ou triplée au-dessus des anthéridies. Les premières oospores noires, donc fécondées et mûres, sont apparues le 11 juillet. A ce stade, la morphologie des stipulodes formés à la base des verticilles supérieurs était devenue tout à fait

typique, telle que sur la figure 3C, pour l'ensemble de la population. Avec la baisse rapide de la profondeur de l'eau, corrélée avec des températures de 25 °C, la fructification était accrue et nettement plus importante pour les plages B et C, les plus ensoleillées. Les plages situées en A montraient un accroissement notable, plages A', jusqu'en juillet 1996 à la suite de germinations nouvelles lorsque le niveau de l'eau à ces endroits n'était plus que de 1 mètre.

La morphologie du bassin détermine 2 parties écologiquement distinctes : une partie haute subissant une période d'assèchement complet de 3 mois et une partie profonde, dans laquelle subsiste une humidité permanente du substrat malgré l'absence d'eau libre pendant plusieurs semaines. Le développement de *Chara braunii* dans ces 2 parties montre des différences notables.

Les plantes sur la plage la plus exposée au soleil (notée C sur la figure 6B) se couvraient d'incrustations en anneaux, visibles par l'alternance de zones blanches et vertes à l'échelle millimétrique. Cette morphologie pourrait être assimilée à une nouvelle variété dite « tigratus » du fait que les anneaux sont disposés en intervalles réguliers sur l'axe et les phylloïdes lui donnant un aspect tigré. Les anneaux sont formés de microcristaux de cal-

**Zone A**

			plantes atypiques stipulodes réduits			morphologie typique			déclin			reprise végétative, plantes atypiques				
Développement	?	?	[hatched]			[hatched]			[hatched]			[hatched]				
Présence d'anthéridies et d'oogones						⊗	⊗	⊗	⊗	⊗						
Oospores noires						⊕	⊕	⊕	⊕	⊕						
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	Avril
Année 1996												Année 1997				

**Zone C**

			plantes atypiques			plantes incrustées			Characées à sec			absence de <i>Chara braunii</i>			germination	
Développement	?	?	[hatched]			[hatched]			[hatched]			0	0	0	0	0
Présence d'anthéridies et d'oogones				⊗		⊗	⊗	⊗								
Oospores noires						⊕	⊕	⊕								
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	Avril
Année 1996												Année 1997				

Fig. 7. – Cycle de vie de *Chara braunii* dans deux micro-habitats différents du bassin des Alzines pour la période de référence de mai 1996 à avril 1997. Zone A – partie profonde restant toujours humide ; zone C – partie temporaire avec assèchement complet pendant 2 mois.

*Life cycle of Chara braunii in two different micro-habitats of the the Alzines reservoir during the survey period from May 1996 to April 1997. Zone A – deep water part of the basin remaining permanently wet ; zone C – temporary part of the basin which felt completely dry for two months.*

cite. Le 6 août, la plage C était entièrement asséchée et les Characées se sont décomposées peu à peu jusqu'à ne plus laisser de restes visibles. C'est seulement le 14 mars de l'année suivante que des plantules issues de germinations ont été observées. *C. braunii* est donc entièrement annuel dans cette partie du bassin avec une fertilité d'environ 360 oogones par pied.

La végétation dans la partie profonde du bassin ne montrait aucune incrustation et le taux de reproduction sexuée, désigné par le nombre d'oospores noires, était visiblement inférieur à celui de la plage C. Sur les plages A, qui se trouvent dans une zone très ombragée du bassin, les Characées persistaient à l'état vert même pendant la période sans eau libre qui a duré 3 semaines en 1996. Dès la remise en eau en octobre, apparaissaient ici de nouvelles repousses par bourgeonnement à partir des nœuds inférieurs des plantes. Ces ramifications atteignaient la hauteur de 10-15 cm à la fin de décembre. La morphologie hivernale de *Chara braunii* est dépourvue de stipulodes et de bractées, les nœuds des verticilles présentent des accumulations d'amidon appelées « bulbilles nodales ». Ces bulbilles donnent lieu à une reproduction végétative par ramification des pieds. Les 2<sup>e</sup> et 3<sup>e</sup> nœuds de verticilles de la partie chlorophyllienne développent également de très nombreux rhizoïdes. Les repousses restaient vertes durant l'hiver qui comportait une période de gel avec une couche de glace de 2 cm sur le bassin en février 1997. Ainsi la population peut être qualifiée de pérenne dans cette partie du bassin.

**DISCUSSION**

*Chara braunii* est la seule espèce haplostéphanée en Europe et ne peut être confondue avec aucune autre lorsqu'elle est fructifiée. La morphologie des plantes correspond entièrement à celle donnée par des travaux antérieurs (Corillion 1957, Imahori 1954). Les principaux caractères sont : thalle entièrement acortiqué, stipulodes sur un seul rang, terminaison des phylloïdes par une couronne de bractées. L'indication de *C. braunii* dans la « salanque d'Argelès » (Pyrénées-orientales) dans une liste d'espèces donnée par Gautier (1889) semble relever d'une erreur comme le note Corillion (1957, p 159). Il s'agissait probablement de plantes stériles appartenant à *Lamprothamnium papulosum*. En effet, ce dernier allonge sensiblement ses entre-nœuds lorsqu'il pousse dans des eaux relativement profondes (env. 2 m) et peut ainsi perdre son aspect typique « en queue de renard ». *L. papulosum* étant également acortiqué et haplostéphané avec des couronnes de bractées bien développées, c'est la position des organes reproducteurs, oogone sous anthéridie, donc l'état fructifié, qui permet la distinction certaine avec *C. braunii*.

En Europe occidentale, *C. braunii* est indiqué comme « une espèce de faible profondeur ( $\leq 1$  m), de milieux neutres et peu calcaires, souvent temporaires où elle forme des populations monospécifiques ou associées à *Nitella*. Elle fréquente des étangs temporaires soumis à des



assecs prolongés (Corillion 1957). Des conditions écologiques similaires sont réalisées dans les playas de la région du Llano Estacado au Texas où cette espèce est très fréquente (Proctor 1970, 1990). En Asie par contre, elle a été signalée dans plusieurs stations montagneuses jusqu'à 2400 m d'altitude en Indonésie (Zaneveld 1940). Au Japon, son habitat naturel correspond aux bordures de lacs oligotrophes où elle est signalée jusqu'à 9 m de profondeur. C'est une espèce d'eau douce à oligohaline. Des exceptions avec une tolérance maximale de salinité jusqu'à 6 g l<sup>-1</sup> ont été notées au Japon (Imahori 1954). *C. braunii* est également présent sous climat aride dans des conditions où la luminosité est atténuée par la turbidité de l'eau (Hussain 1999). Par contre, elle est très sensible à la pollution comme le montre sa disparition dans les milieux soumis à une charge en produits chimiques. En effet, *C. braunii* figure actuellement sur la liste rouge des taxons menacés au Japon alors qu'il était encore l'espèce la plus commune dans les années 60 du XX<sup>e</sup> siècle dans ce pays (Kasaki 1964).

Le bassin des Alzines, du fait de la gradation de ses zones de profondeur et de la durée de submersion, réunit en un seul site les deux types écologiques généralement décrits dans des localités séparées. Dans cet habitat temporaire de type méditerranéen, la végétation aquatique de *Chara braunii* s'avère pérenne dans une partie du bassin dans le sens que les plantes dépérissent lors de la disparition de l'eau mais la configuration du site retient suffisamment d'humidité pour permettre la reproduction végétative à partir d'accumulations d'amidon dans les cellules nodales anciennes. Ces bulbilles nodales gardent leur vitalité durant tout l'hiver et donnent lieu à une reproduction par bourgeonnement. Dans la partie moins profonde du bassin, qui subit une période d'à sec complet pendant près de 3 mois, l'espèce présente un faciès morphologique différent qui se caractérise par l'incrustation en anneaux des thalles. Cet aspect est surtout connu pour les *Nitella* et les espèces acortiquées du genre *Chara* de l'hémisphère sud mais n'avait pas été relevé semble-t-il pour *C. braunii*.

Des études physiologiques ont relié ce type d'incrustation à des variations de pH à l'intérieur de la cellule, provoquées par la circulation cytoplasmique. Elle a aussi été considérée comme une protection contre des « biophages » (Walker 1983). Ce phénomène, unique dans le règne végétal, a été décrit dans la littérature sous le nom de « *banding phenomenon of the Characeae* » (Raven *et al.* 1986) et n'a pas encore reçu d'explication satisfaisante. Il est strictement lié à la structure acortiquée du thalle. Le contexte du bassin des Alzines, où l'emplacement des plantes incrustées est restreint à la partie peu profonde, suggère que ce type d'incrustation soit favorisé par

une forte luminosité activant les processus physiologiques.

L'absence de gyrogonites confirme que cette espèce, à l'encontre de beaucoup d'autres espèces du genre *Chara*, est incapable de produire une calcification intracellulaire. L'absence d'anhydrase carbonique a été tenue pour responsable de cette déficience (Soulié-Märsché 1989) étant donné que cette enzyme est à la base des bio-minéralisations chez les plantes en général (Weaver & Wetzel 1980).

Le bassin des Alzines montre deux sous-populations morphologiques de *C. braunii* qui sont disposées en fonction d'un fractionnement écologique du biotope. Cette espèce montre ici des capacités remarquables d'adaptation et de régénération en fonction des caractéristiques stationnelles. L'origine de cette population, à plus de 250 km des localités connues précédemment, semble pouvoir être attribuée à une « importation par voie aérienne », à savoir que les Oiseaux migrateurs sont reconnus comme les premiers agents disséminateurs des oospores des Characées (Proctor 1962).

REMERCIEMENTS. – Il nous est agréable de remercier M Saint-Upéry, de la DDE Perpignan, pour avoir gracieusement mis à disposition les données météorologiques, C Emblanch et le laboratoire d'Hydrologie de l'Université d'Avignon pour les analyses d'eau ainsi que L Meslin pour les dessins morpho-anatomiques des plantes. Publication n° 2003-074 de l'institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier (ISE-M).

† Jacques Vautier, décédé en décembre 2003, n'a malheureusement pas pu voir la parution de cet article qui est le fruit de ses visites persévérantes au Bassin des Alzines.

## REFERENCES

- Corillion R 1957a. Sur la répartition géographique des Charophycées vivantes. *CR Soc Biogéog* 300 : 122-157.
- Corillion R 1957b. Les Charophycées de France et d'Europe occidentale (étude systématique, écologique, phytosociologique et phytogéographique). Thèse Doct es-Sci, Univ Toulouse, Imprimerie Bretonne, Rennes, 449 p.
- Doege A 2001. Die Armleuchteralgen (Charophyceae) Sachsens mit Angaben zu ihrer Gefährdung. *Lauterbornia* 40 : 11-27.
- Doege A, Hahn S 1999. Bemerkenswerte Charophyceae-Funde aus Sachsen. *Lauterbornia* 36 : 13-19.
- Gautier C 1898. Catalogue raisonné de la flore des Pyrénées-Orientales. Characées : 470-471, Klincksieck, Paris.
- Guerlesquin M, Vaquer A 1980. Quelques observations biologiques et floristiques sur les rizières de Camargue : biotopes à Characées. *Bull Ecol* 11 (2) : 113-124.

- Hussain MI, Khoja T M 1999. *Chara braunii* (Charales, Charophyta) in an arid rainfed waterbody, Saudi Arabia. *Austr J Botany* 47 (3) : 427-436.
- Imahori K 1954. Ecology, phytogeography and taxonomy of the Japanese Charophyta. Thesis, Kanzawa Univ, Japan. Reprint by Koeltz Science Publ, Koenigstein, Germany, 1977, 234 p.
- Kasaki H 1964. The Charophytes from the lakes of Japan. *J Hattori Bot Lab* 27 : 217-315.
- Krause W 1997. Charales (Charophyceae). In Süßwasserflora von Mitteleuropa, Ettl H, Gärtner G, Heynig H, Mollenhauer D Eds, vol. 18, Fischer Verlag, Stuttgart, 202 p.
- Ling Y-J, Xie S-L, Langangen A 2000. Charales of China. *Nova Hedwigia* 71 (1-2) : 69-94.
- Mann H, Raju MVS 2002. First report of the rare Charophyte *Nitella macounii* (T. F. Allen) T F Allen in Saskatchewan and Western Canada. *Canad Field Natur* 116 (4) : 559-570.
- Proctor VW 1962. Viability of *Chara* oospores taken from migratory water birds. *Ecology* 45 : 656-658.
- Proctor VW 1970. Taxonomy of *Chara braunii* : an experimental approach. *J Phycol* 6 : 317-321.
- Proctor VW 1990. Characeae of Llano Estacado (Texas and adjacent New Mexico) playas. *J Biogeography* 17 : 75-84.
- Raven JA, Smith FA, Walker NA 1986. Biomineralization in the Charophyceae *sensu lato*. In Biomineralization in lower plants and animals, Leadbeater BSC, Riding R Eds, The Systematics Association, special volume n. 30, Clarendon Press, Oxford : 125-139.
- Schmidt DK, van de Weyer K, Krause W, Kies L, Garniel U, Geissler U, Gutowski A, Samietz R, Schütz W, Vahle H-Ch, Vöge M, Wolff P, Melzer A 1996. Rote Liste der Armleuchteralgen (Charophyceae) Deutschlands. In Rote Liste der gefährdeten Pflanzen Deutschlands, Ludwig G, Schnittler M Eds, Schriftenreihe für Vegetationskunde, Bd 27, Bonn-Bad-Godesberg : 709-739.
- Soulié-Marsche I 1989. Étude comparée de gyrogonites de Charophytes actuelles et fossiles et phylogénie des genres actuels. Thèse Doct es-Sci, Univ Montpellier 1979, edit. rév., Impr Tilleuls, Millau, France, 237 p.
- Walker NA 1983. The uptake of inorganic carbon by freshwater plants. *Plant Cell Envir* 6 : 323-328.
- Weaver CI, Wetzel RG 1980. Carbonic anhydrase levels and internal lacunar CO<sup>2</sup> concentrations in aquatic macrophytes. *Aquat Bot* 8 : 173-186.
- Zaneveld JS 1940. The Charophyta of Malaysia and adjacent countries. *Blumea* 41 (1) : 1-223.
- Zhakova L, Balashova N 2001. Charophyta of the Leningrad region. In Charophytes in the Baltic Sea – Threats and Conservation. Yousef AM, Schubert H, von Nordheim H Eds, Bundesamt für Naturschutz, Schriftenreihe Landschaftspflege und Naturschutz, Bonn – Bad Godesberg: 23-26.

Reçu le 15 juillet 2003 ; received July 15, 2003

Accepté le 26 septembre 2003 ; accepted September 26, 2003

