

Les Characées de la baie d'Audierne

Robert CORILLION

Une végétation aquatique exceptionnelle prospère dans les étangs et les zones humides de la Palud de Tréguennec et de ses abords. Leur aspect et leur morphologie rappellent certaines plantes supérieures, mais ce sont des Algues vertes très évoluées et originales. En baie d'Audierne, elles trouvent des conditions écologiques particulièrement favorables. Les stations à Characées du Pays bigouden sont les plus riches du Nord-Ouest de la France, avec celles du lac de Grand-Lieu.

Après des Phanérogames, l'un des groupes végétaux les plus originaux des milieux d'eau douce et saumâtre est celui des Characées, famille d'Algues répandues avec une fréquence variable sur l'ensemble du Globe, de la zone arctique (Spitzberg) aux îles australes (Kerguelen). Ce sont des Chlorophycophytes, algues vertes issues d'un groupe très ancien, les Charophytes, connu depuis le Silurien. Dans la flore actuelle, le groupe est réduit à une seule famille, les Characées, avec 7 genres (surtout : *Chara*, *Nitella*, *Tolypella*) réunissant environ 300 espèces, dont 30 sont connues dans le massif armoricain.

Des algues originales

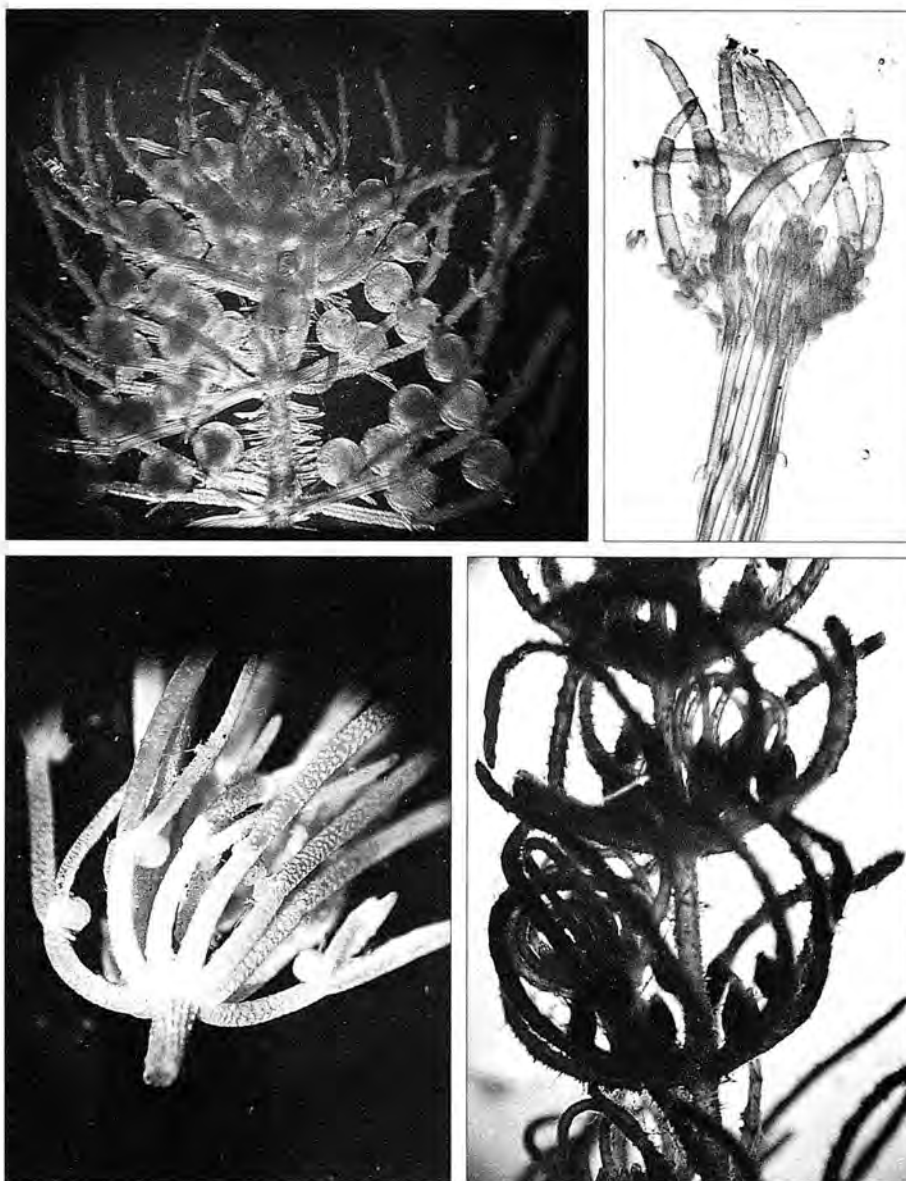
Par leur morphologie et leur biologie, les Characées préfigurent déjà, au cours des temps géologiques, les plantes supérieures. Une même convergence de forme peut s'établir avec quelques

Phanérogames aquatiques (cf. genre *Ceratophyllum*) dont les tiges portent aussi des rameaux verticillés.

Appareil végétatif

Certaines de ses particularités sont exceptionnelles dans le Règne végétal. Le thalle est formé d'axes (pseudo-tiges) ramifiés, producteurs de 5-7 petits rameaux latéraux verticillés, les phylloïdes. Selon les espèces, il prend l'aspect de petites touffes à fines ramifications (3-5 cm chez *Nitella confervacea*) ou de longues "tiges" (50-80 cm) pour de grandes espèces (cf. : *Chara major*).

Axes et phylloïdes ont une morphologie comparable, avec une alternance régulière de nœuds pluricellulaires et d'entre-nœuds à cellule unique et géante (jusqu'à 10 cm pour *Chara major*). Cette structure cellulaire est un cœnocyte ou siphon, pourvu d'un grand nombre de noyaux atypiques inclus dans un cytoplasme commun animé de



De haut en bas et de gauche à droite :
Chara aspera Deth. : extrémité d'un axe fructifère mâle. ; Genre *Chara* : extrémité d'un
 axe et détail de la cortication. ; Genre *Chara* : vue d'un verticille isolé. ; *Chara*
connivens Salzm. : axes avec oogones.

mouvements rapides. Les nœuds sont très courts, pluricellulaires. Ceux des axes produisent les phylloïdes ainsi que les productions filamenteuses de la cortication. Ceux des phylloïdes différencient les gamétanges et les cellules-bractées qui leur sont associées.

Sauf exception (*Chara braunii* dans nos régions) axes et phylloïdes du genre *Chara* sont pourvus d'une cortication d'aspect très différent suivant les espèces. Elle est un critère de détermination dont la prise en compte est essentielle.

Principales modalités de la cortication.

Elle est formée par un ensemble de filaments recouvrants de double origine. Un filament primaire naît à la base de chaque phylloïde. Il différencie des acicules (simples, composées) et, latéralement, des filaments intercalaires (secondaires).

- La cortication dite haplostique, peu fréquente (*Chara canescens*), ne possède que des filaments primaires.

- La cortication diplostique (*Chara vulgaris*), très répandue, est celle qui montre une alternance régulière : filament primaire filament secondaire. Le nombre de filaments est alors le double de celui des phylloïdes.

- La cortication triplostique (*Chara globularis*) résulte de l'existence de deux files secondaires intercalées entre les filaments primaires. D'où la présence de trois filaments corticants par phylloïde.

Le calibre des filaments est lui-même à retenir comme critère systématique. La cortication est tylacanthée si le diamètre des files primaires excède celui des files secondaires. Elle est aulacanthée dans l'hypothèse inverse. La disposition

isostique est réalisée lorsque le calibre de toutes les files corticantes est uniforme.

Appareil reproducteur

Les phylloïdes produisent, sur leurs nœuds inférieurs, des gamétanges mâles, sphériques, rougeâtres (anthéridies) et femelles ovoïdes (oogone), entourés de petites cellules-bractées plus ou moins développées. Chez *Chara*, l'anthéridie est située sous l'oogone lorsque l'espèce est monoïque. Cette disposition est inverse dans le genre *Lamprothamnium*. L'anthéridie du genre *Nitella* est terminale à l'extrémité de certaines subdivisions des phylloïdes. Chez *Tolypella*, les deux organes sont latéraux. Cette situation relative des gamétanges est un élément de la séparation des genres.

L'anthéridie est l'un des organes les plus complexes du monde végétal. Son diamètre varie, selon les espèces, de 100 à 1400 µm. A l'abri de sa paroi de 8 écussons (rarement 4) se développe un système filamenteux finement ramifié dont les multiples subdivisions produisent un nombre élevé de spermatozoïdes identiques à ceux de végétaux supérieurs (Muscinées).



Emergence des végétations de Characées dans la grande fosse de Tréguennec.

L'oogone est entouré d'un "cortex" caduque de 5 filaments corticants spiralés autour de l'oospore, sorte de "graine" particulièrement résistante, dotée d'un pouvoir germinatif de très longue durée (10 à 15 ans chez quelques espèces). La fossilisation la transforme en "gyrogonite", organe précieux pour l'étude des formes fossiles.

L'oospore possède une longueur de 200 à 1200 µm. Elle est ornée de crêtes spiralées (empreintes des filaments du cortex de l'oogone) dont la hauteur et le nombre sont autant de critères s'ajoutant à la couleur et à l'ornementation de la paroi (lisse, ponctuée, réticulée), pour la qualification de l'espèce. Enfin, dans l'ensemble, les Characées sont des organismes hautement polymorphes dont la variabilité atteint les diverses parties de l'appareil végétatif. D'où les incertitudes d'une systématique souvent hésitante et les difficultés de détermination des espèces.

Des indicateurs de pollution

La sensibilité aux conditions du milieu (sels dissous, température, photopériode) conditionne la présence, la répartition locale et générale des espèces. Celles du genre *Chara* sont le plus souvent calciphiles et présentent d'épaisses incrustations calcaires qui peuvent masquer les détails de leur morphologie. D'où leur localisation sur les sables calcarifères de la ceinture littorale et leur rareté dans les zones de l'intérieur où prédominent les représentants du genre *Nitella* souvent adaptés aux biotopes neutres ou acides (zones de landes et tourbières).

Quelques espèces des genres *Chara*, *Tolypella* acceptent des teneurs modérées de ClNa (2 à 7 mg/l). Dans quelques cas (*Chara canescens*, *C. baltica*) cette adaptation est une constante de l'espèce. Mais, en outre, quelques Characées, connues en baie d'Audierne, montrent une certaine tolérance pour une salinité de degré limité ou de faible durée (*Chara aspera*, *C. major*). A l'opposé, *Lamprothamnium papulosum*, rare espèce connue jusque vers 1955 au marais de Kermor près de l'Île Tudy (Finistère), croît dans les eaux sursalées des "œillets" de marais salants. Toutefois, à l'exception de la mer Baltique (anses calmes et milieux de profondeur), les Characées sont absentes du milieu marin. Enfin, leur intolérance à l'égard des

divers agents de la pollution des eaux, particulièrement des substances phosphorées, permettent de les considérer comme d'excellents indicateurs de la qualité du milieu aquatique.

Une végétation pionnière

Les Characées sont des pionnières de la conquête des eaux, les premières végétations à apparaître dans les biotopes "neufs", tels que les excavations récentes ou remaniées de toute nature. Leur installation est facilitée, surtout dans la zone littorale, par un transport permanent d'oospores assuré par l'avifaune. Elles manifestent le dynamisme le plus actif dans les milieux alcalins. D'où leur implantation rapide et massive à partir de la 2^{ème} ou 3^{ème} année. Les populations initiales se recrutent dans un groupe dominé par *Chara vulgaris* et *C. globularis*. La pénétration d'autres Characées aboutit à la longue à la formation de végétations mixtes d'au maximum 2-5 espèces. La concurrence des Phanérogames aquatiques n'intervient que lentement et postérieurement, selon les lois de la dynamique végétale. Alors débute la régression des Characées selon des processus variés. La formation de roselières (*Phragmites australis*, *Scirpus sp.pl.*) peut aboutir à leur élimination à moyen terme. Si les végétations de plantes supérieures demeurent ouvertes, un équilibre peut s'établir permettant aux Characées de subsister aux strates inférieures. C'est le milieu alcalino-saumâtre, plus sélectif et impropre à l'établissement de diverses Phanérogames, qui permet la plus grande stabilité des populations de Characées halophiles et subhalophiles.

Enfin, on sait que la coexistence de facteurs favorables (absence de concurrence, transparence des eaux) permet l'implantation des prairies de Characées aux grandes profondeurs lacustres (25-40 m). Dans la palud de Tréguennec, une hauteur d'eau exceptionnelle n'est atteinte que dans l'ancienne carrière de Prat ar Hastel.

Un peu de phytogéographie

Si la répartition des Characées dépend de la nature et de la concentration des eaux en sels dissous, reflet de conditions sédimentaires locales, à

l'échelle des continents, leur distribution est liée aux gradients climatiques (latitude, altitude) comme chez les plantes terrestres, bien qu'à un moindre degré. D'une espèce à l'autre, les aires géographiques montrent de profondes dissemblances. Un lot important d'espèces est cosmopolite (cf. : *Chara vulgaris*, *C. braunii*). D'autres appartiennent à des zones climatiques plus réduites (tropicales, méditerranéenne, atlantique, etc.).

Enfin, les recherches en cours attestent l'existence de races géographiques à l'intérieur d'une même espèce. Dans une étude sur le cosmopolite *Chara globularis*, W. Proctor (1975) identifiait déjà plusieurs unités subordonnées. Il soulignait l'incompatibilité de clones européens et américains pourtant morphologiquement identiques, mais séparés par une barrière de stérilité.

Les paluds de la Baie d'Audierne

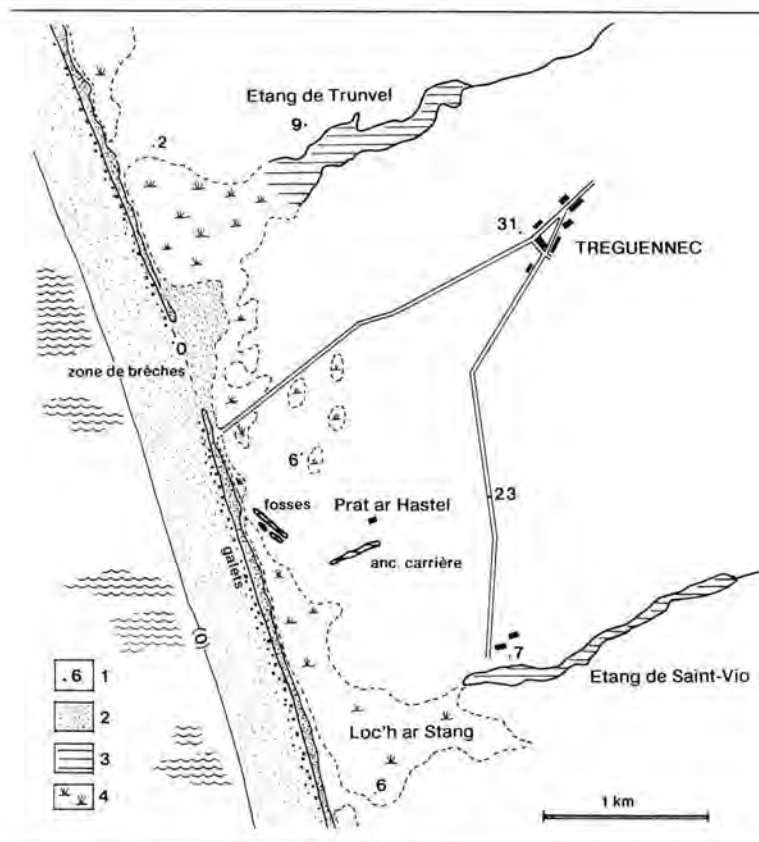
Entre Plovan et Saint-Jean-Trolimon, les paluds de la Baie d'Audierne occupent un territoire d'environ 9,2 km. Leur développement maximum s'observe à proximité de Tréguennec, avec le plus

grand nombre de biotopes à Characées et une grande richesse en espèces. Au point de vue géologique, elles forment un système complexe décrit par M. Gautier (1961). Du côté continental, la falaise morte, ennoyée à la base par les sables, s'écarte plus ou moins du rivage (0,5 à 2 km), selon l'importance des indentations locales. De part et d'autre de Tréguennec, c'est une succession de leucogranites foliés, de micaschistes, de gneiss granulitiques et d'amphibolites mal datés (Précambrien supérieur ou paléozoïque inférieur). La ligne du rivage entre Penhors au Nord, et Tronoën au Sud, est marquée par un important cordon de galets d'environ 10 kilomètres de long, isolant imparfaitement de la mer les basses terres de la Palud. Depuis 1966, date de sa rupture partielle par les flots, les infiltrations d'eau salée ont accru la superficie de certains milieux aquatiques saumâtres favorables aux Characées halophiles.

Tous les grands étangs (Kergalan, Trunvel, Saint-Vio) sont alimentés par des ruisseaux issus de l'ancienne falaise. Leur superficie s'accroît certaines années... de larges zones d'inondation temporaires favorisant l'extension de la flore algale, surtout celle des Characées. L'histoire récente de la palud de Tréguennec témoigne des



Vue générale du cordon de galets près de Plovan.



Configuration générale de la Palud de Tréguennec.

1 - point coté ; 2 - biotopes sablonneux prédominants ; 3 - biotopes inondés permanents ; 4 - biotopes inondés temporaires.

Les grandes prairies à Characées sont situées dans le secteur Est de Saint-Vio et dans les fosses de Prat ar Hastel.

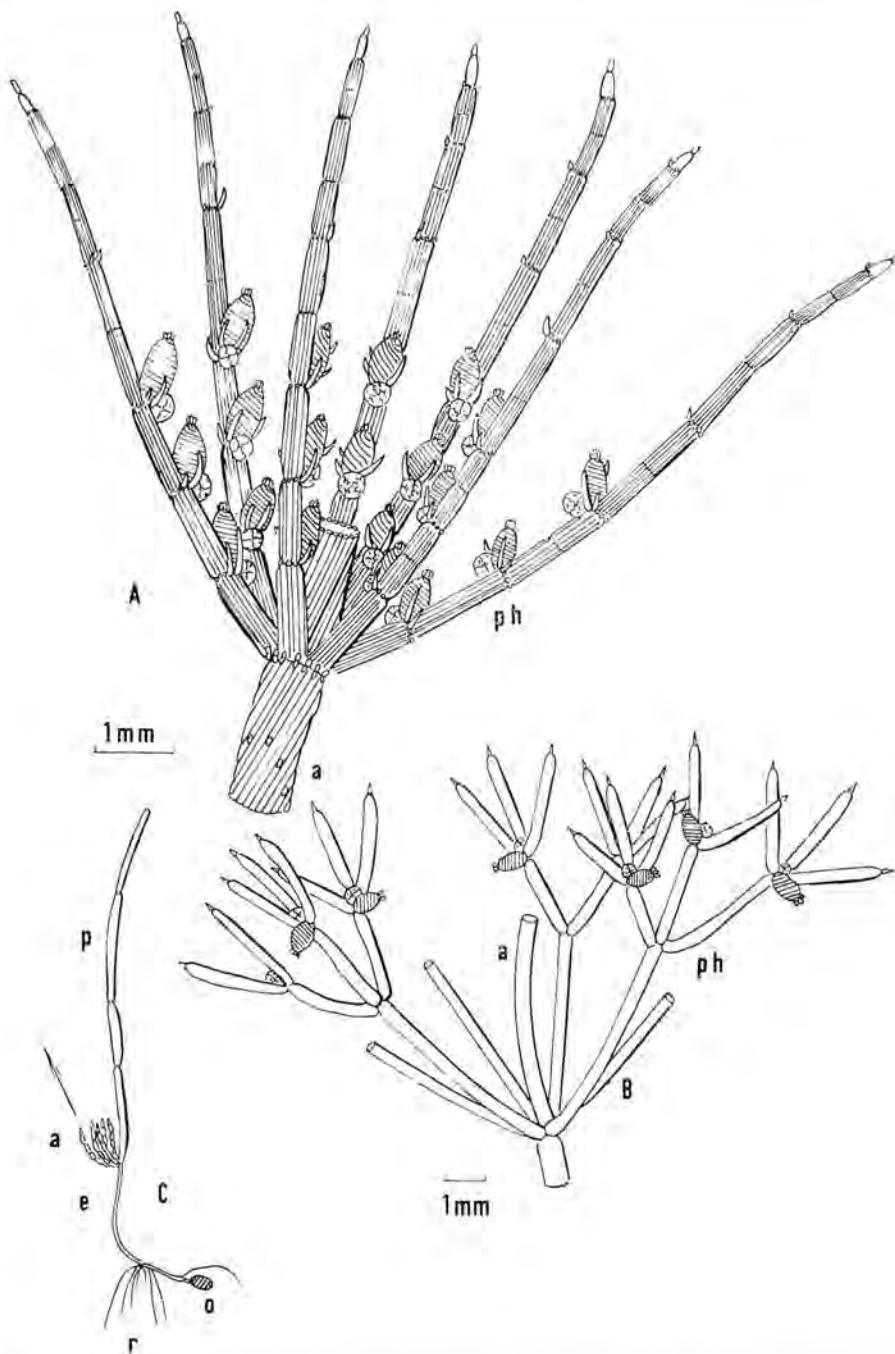
changements subis depuis 1945, à la suite de travaux (exploitation de carrière et des galets, aménagement hydraulique) aggravés par la violence des tempêtes (J. Levasseur : 1969, 1970, 1971 ; R. Corillion : 1986). Si l'on tient compte des années de sécheresse (1989-1991), il faut signaler qu'au cours des récentes décennies, de larges fluctuations imprimées aux milieux d'eau douce et saumâtre (superficie, salinité) ont entraîné de notables oscillations dans le développement, la répartition locale des Characées et la fréquence des espèces. Toutefois, la reconstitution des populations à la suite d'épisodes de sécheresse est facilitée par la longue durée de conservation du pouvoir germinatif des oospores de Characées. Par exemple, l'étude suivie de l'étang de Malaguet (M.-et-L.) au cours des années 1956-1980 (R. Corillion, 1980) a

montré qu'à la suite d'un assèchement de longue durée (1956-1972), les populations de Characées (8 espèces) se sont rapidement reconstituées.

Selon le degré de salinité et d'alcalinité des eaux, l'ensemble des paluds de la Baie d'Audierne peut être subdivisé en trois zones distinctes :

Zone 1.- A proximité du cordon de galets, l'espace littoral hétérogène (topographie, écologie), est soumis aux infiltrations d'eau de mer et aux embruns (espèce caractéristique : *Chara canescens*).

Zone 2.- C'est la plus étendue. Le taux de salinité est faible et l'influence alcaline prédominante (teneur des sables en calcaire : jusqu'à 40 % selon Kuhnholz-Lordat, 1928). C'est le domaine



A : Genre *Chara*. Vue générale d'un verticille de phylloïdes (Ph) fructifères (oogones et anthéridies) insérés sur un axe (a) cortiqué. B : Genre *Nitella*. Verticille (partiel) de phylloïdes (Ph) ramifiés, insérés sur un axe non cortiqué (a). C : Germination de l'oospore (O) ; filament embryonnaire (e) développant un axe provisoire (p), des rhizoïdes (r), bourgeonnement latéral de l'axe adulte (a).

LES ANCETRES FOSSILES DES CHARACEES: UNE LONGUE HISTOIRE..

Les charophytes sont connues à l'état fossile par leurs fructifications calcifiées, ou gyrogonites, que l'on retrouve dans les sédiments depuis plus de 450 millions d'années. Les gyrogonites mesurent de 200 µm à 2 mm, avec une exception pour certaines formes du Dévonien dont le diamètre peut dépasser 3,5 mm. L'appareil végétatif, thalloïde et très peu calcifié, n'est généralement pas fossilisé. Au cours de la longue histoire du groupe, la gyrogonite et ses enveloppes ont subi plusieurs tendances évolutives et de remarquables lignées phylogénétiques ont pu être décelées, particulièrement au Crétacé.

Cependant, la structure fondamentale des gamétanges femelles est la même chez les représentants fossiles et actuels des charophytes et la systématique des formes fossiles, basée exclusivement sur les gyrogonites, peut s'appliquer aux espèces actuelles dont la classification prend surtout en compte les caractères de l'appareil végétatif. La systématique des formes fossiles peut donc être considérée comme naturelle et non fondée sur des genres d'organes artificiels.

La charophyte la plus ancienne connue est *Praesycidium siluricum*, décrite du Silurien supérieur de l'Ukraine. Bien que l'agencement et le nombre des cellules des gyrogonites lui soient propres, la structure de base du représentant le plus ancien des charophytes ne diffère pas fondamentalement de celle des espèces plus récentes et ne donne pas de renseignement sur l'origine du groupe. Celle-ci remonterait à l'Ordovicien si certaines Algues fossiles du Canada sont bien des charophytes. Chez les charophytes, la plus grande diversification s'observe, comme dans de nombreux groupes d'animaux et de végétaux, au Paléozoïque. Les trois ordres reconnus pour l'ensemble du phylum d'après l'orientation des cellules latérales de la gyrogonite, verticales, spiralées dextres ou sénestres, sont déjà représentés au Dévonien.

L'évolution post-Paléozoïque de la gyrogonite a conduit à l'inclusion et à la protection de plus en plus en plus poussées de l'oosphère et de l'œuf.

Ces améliorations se réalisèrent selon deux processus distincts:

1. par l'acquisition d'enveloppes supplémentaires autour de la gyrogonite dans la famille des Clavatoracées qui débuta au Jurassique supérieur, eut son apogée au Crétacé inférieur et disparut lors des extinctions massives qui se sont produites à la limite du Crétacé et du Tertiaire.

2. par la fermeture du pore apical, soit par adjonction de cellules apicales chez les Raskyellaceae, du Crétacé supérieur au Miocène, soit par élongation et jonction des extrémités apicales des cellules spiralées, chez les Characées; apparues au Jurassique inférieur, les Characées restèrent des formes de petite taille, peu abondantes, jusqu'au Crétacé supérieur où elles connurent une première radiation; malgré l'extinction de près de 50% des espèces, les Characées purent franchir la limite Crétacé-Tertiaire et poursuivre leur évolution jusqu'à nos jours. Plusieurs phases de diversification intervinrent, principalement dans le Paléocène et l'Éocène.

L'Oligocène moyen marque le début de leur régression, jusqu'à l'état actuel où ne subsistent que sept genres et 80 espèces.

À côté de l'évolution générale ayant abouti à la réalisation d'un organe reproducteur presque aussi perfectionné que la graine des végétaux supérieurs, on constate, au cours des périodes géologiques, une réduction progressive des structures calcifiées. Ainsi, seules subsistent, dans la nature actuelle, les formes dont les gyrogonites sont dépourvues d'ornementation et dont le diamètre ne dépasse pas 1400 µm. Au cours de leur évolution, les charophytes ont manifesté à plusieurs reprises de rapides changements évolutifs qui sont d'un grand intérêt pour la biostratigraphie des formations continentales, par ailleurs souvent pauvres en fossiles. La vaste répartition géographique de certains marqueurs permet des corrélations à distance, telles les corrélations Domaine Boréal-Domaine "Méditerranéen" à la limite Jurassique-Crétacé. Des zonations ont pu être établies pour le Trias, le Crétacé et une partie du Tertiaire et une charte géné-

rale, à l'échelle européenne, est actuellement en cours d'élaboration. Cet aperçu sur l'évolution des charophytes nous a montré qu'après un passé extrêmement riche et diversifié le groupe semble actuellement en voie de régression. Dans ce contexte, les pollutions et les assèchements des plans d'eau, qui sont leurs habitats, ne peuvent que précipiter leur déclin. Les conclusions tirées de l'étude des formes fossiles des charophytes rejoignent donc totalement celles du spécialiste des espèces vivantes sur la nécessité de proposer des mesures de protection en vue de sauvegarder ce groupe original et très ancien de végétaux aquatiques.

Quelques références

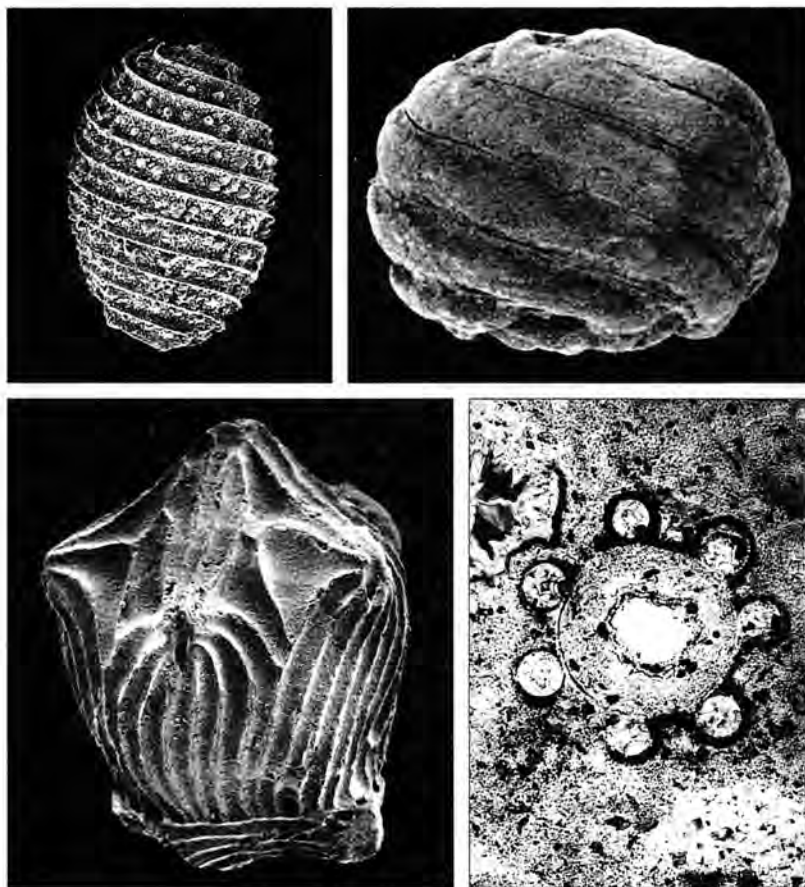
FEIST M. et GRAMBAST-FESSARD N. 1991 - The genus concept in Charophyta: évidence from Palaeozoic to Recent. in *Calcareous Algae and Stromatolites*, p. 189-203. R. Riding, Ed., Springer-Verlag.

GRAMBAST L. 1974 - Phylogeny of the Charophyta. *Taxon*, 23, 4, p. 463-481.

RIVELINE J. 1986 - Les charophytes du Paléogène et du Miocène inférieur d'Europe occidentale. *Cahiers de Paléontologie*, 227p.

SOULIE-MÄRSCHÉ I. 1989 - Etude comparée de gyrogonites de charophytes actuelles et fossiles et phylogénie des genres actuels. Thèse Univ. Montpellier 1979., 237 p., 47 pl.

Monique FEIST, Laboratoire de Paléobotanique, place E. Bataillon, Montpellier.



1. *Chara notata* GRAMBAST & PAUL. Miocène inférieur de l'Aquitaine. X80.
2. *Gyrogona ohlerti* (DOLLFUS) GRAMBAST. Oligocène inférieur de la Mayenne. X40.
3. *Septorella brachycera* GRAMBAST. Crétacé supérieur de la Provence. X60.
4. *Gyrogona medicaginula* LAMARCK. Section de thalle dans une meulière oligocène d'Irlande. X65.

optimal des grandes espèces du genre *Chara* ("Magnocharetum" à *Chara major*).

Zone 3.- Elle est réduite aux zones d'arrivée des eaux douces continentales (amont des étangs), avec pour espèce caractéristique *Nitella hyalina*.

La douceur du climat bigouden

Comme l'ensemble du pays bigouden, les paluds de la Baie d'Audierne sont immédiatement à l'Ouest de l'isotherme de + 12°C (Brest : 11°), qui longe le littoral atlantique depuis les Charentes jusqu'à la Pointe du Raz. Il délimite une étroite bande côtière, véritable unité climatique et phytogéographique, marquée par la remontée en direction nord-occidentale, d'un important lot d'espèces de la flore méridionale (cf. surtout : H. des Abbayes, 1942, R. Corillon, 1965, J. Levasseur, 1970).

La douceur du climat local favorise la croissance et le développement des Characées pendant la plus grande partie de l'année. D'où la présence d'associations précoces dès mars-avril (association à *Tolypella* dominant) et la persistance automnale des végétations de grands Charas. Dans quelques cas, l'hivernage des bases axiales de quelques espèces s'observe dans les biotopes de profondeur. Dans les dépressions temporaires et sur les franges aquatiques, la végétation est active au cours du printemps. Les mesures microclimatiques de ces biotopes montrent des valeurs de températures atteignant 20-25° C (avril).

Biotopes et végétations de Characées

Selon les conditions stationnelles, la diversité et la composition des végétations à Characées répondent en Baie d'Audierne au schéma général ci-après établi sur la base d'observations étalées sur une période de plusieurs années en toutes saisons.

Biotopes temporaires

• Les végétations pionnières, exclusives et monospécifiques à *Tolypella glomerata* sont les premières dans la

chronologie saisonnière (fin mars-mai). Leur présence et leur extension dépendent des conditions d'inondation hivernale.

• Sur les bordures de cuvettes et d'excavations profondes (cf. carrière de Tréguennec), les différentes ceintures de végétation se succèdent selon le modèle :

1. zone inondée sublittorale à *Ranunculus trichophyllus* Chaix,
2. ceinture à *Tolypella glomerata* (abondance dominance : 1.1)* avec végétation ouverte à *Eleocharis palustris* (L.) R. et S., *Oenanthe lachenalii* Gmel., *Alisma plantago-aquatica* L.,
3. ceinture à *Tolypella glomerata* dense et frangeante (ab. -dom.: 3.3),
4. *Tolypelletum* asséché (zones exondées : axes étalés au sol). Ce schéma est plus tardif que le précédent (présence de Phanérogames).

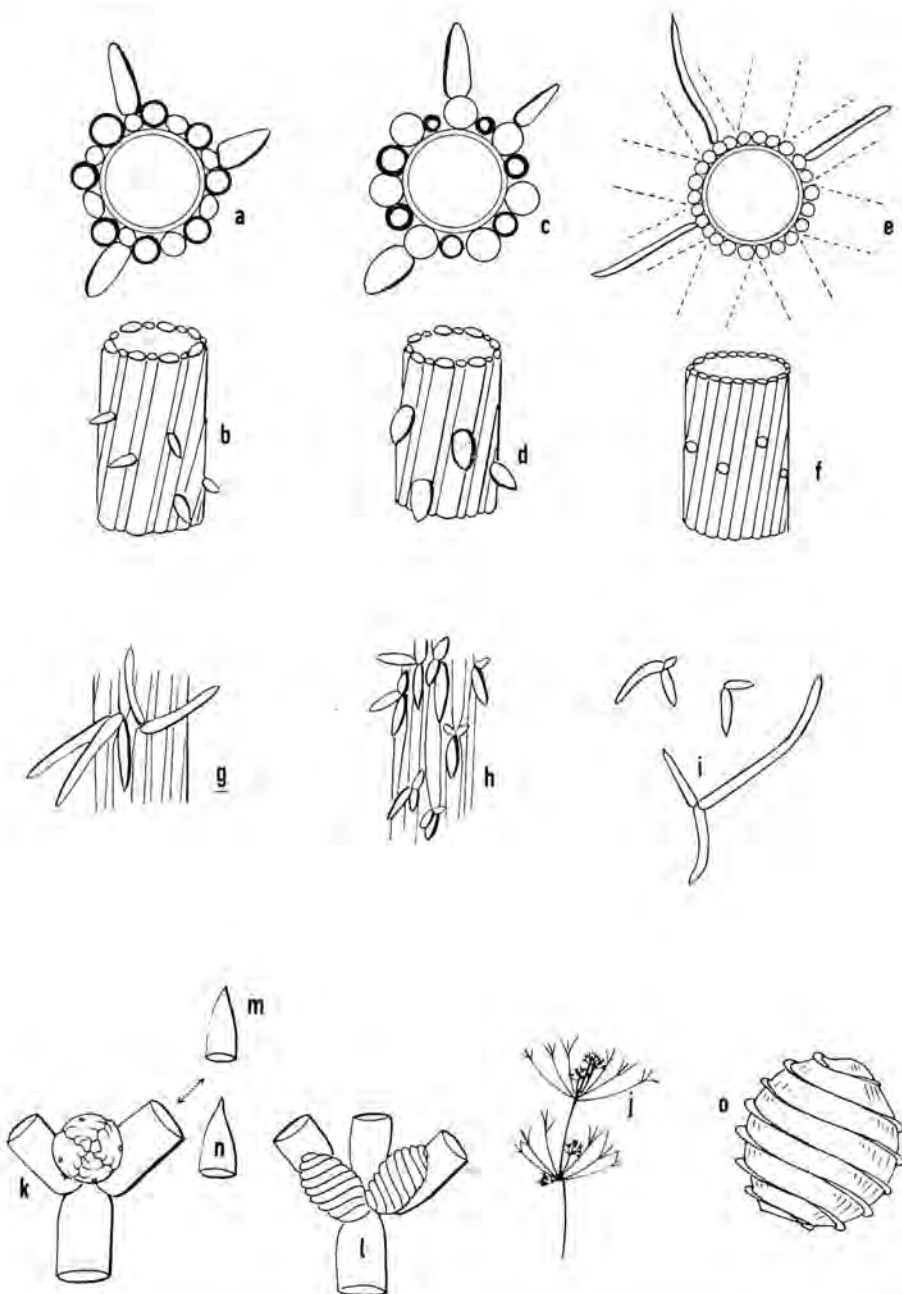
• Un autre type de succession (fin de printemps) a été noté sur les marges du marais à *Schoenus nigricans* L. et *Salix arenaria* L. en cours d'assèchement printanier :

1. zone centrale (prof. 0,50 m), avec *Chara vulgaris* (jeune *Charetum* dense : ab. dom. jusqu'à 5.5),
2. zone à *Tolypella glomerata* (fin de végétation, prof. 0,30 m, ab. dom 5.5),
3. association périphérique à *Eleocharis palustris* (L.) R. et S., avec *Tolypella glomerata*,
4. ceinture émergée à *Schoenus nigricans* L.

• Les bordures planes de l'étang de Trunvel et quelques dépendances périphériques ont montré, dans les biotopes proches du cordon de galets, un développement vernal (parfois sporadique) de *Chara canescens* (eaux saumâtres). Au cours de l'assèchement d'été, cette végétation fait place aux associations halophiles terrestres :

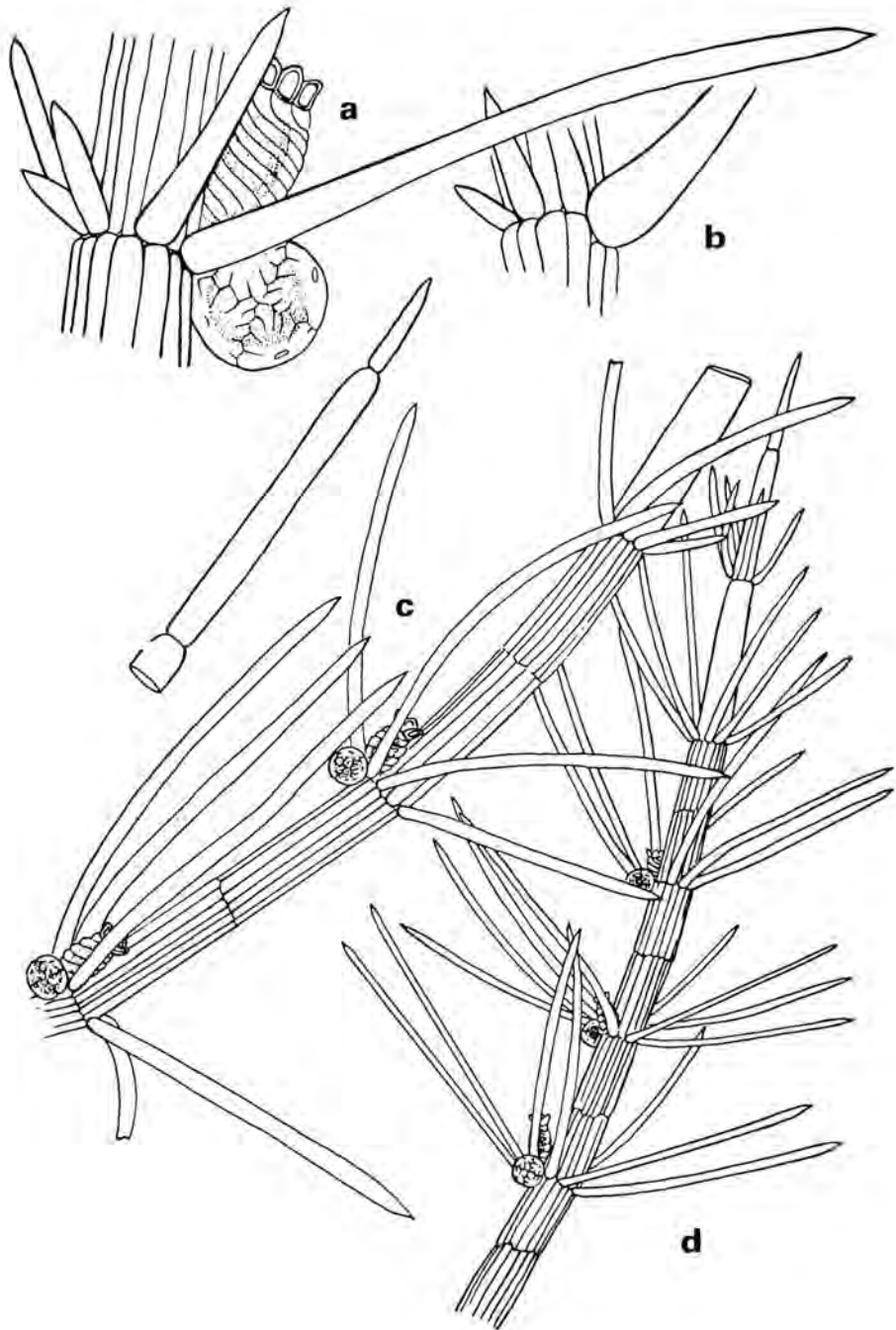
1. bordures aquatiques à *Chara canescens* (ab. dom. : 2.2), *Chara aspera* (1.1), *Najas marina* (1.1),

* Dans l'étude des associations végétales, les 2 coefficients d'abondance-dominance et de sociabilité (souvent identiques) traduisent la nature de l'implantation des espèces sur une surface-témoin. Les valeurs conventionnelles de 1 à 5, indiquent des pourcentages progressifs d'occupation du sol s'échelonnant de 20% à 100%. La désinence *etum* (cf. *Tolypelletum*) est ajoutée au nom de l'espèce caractéristique du groupement étudié (ici : *Tolypella*).

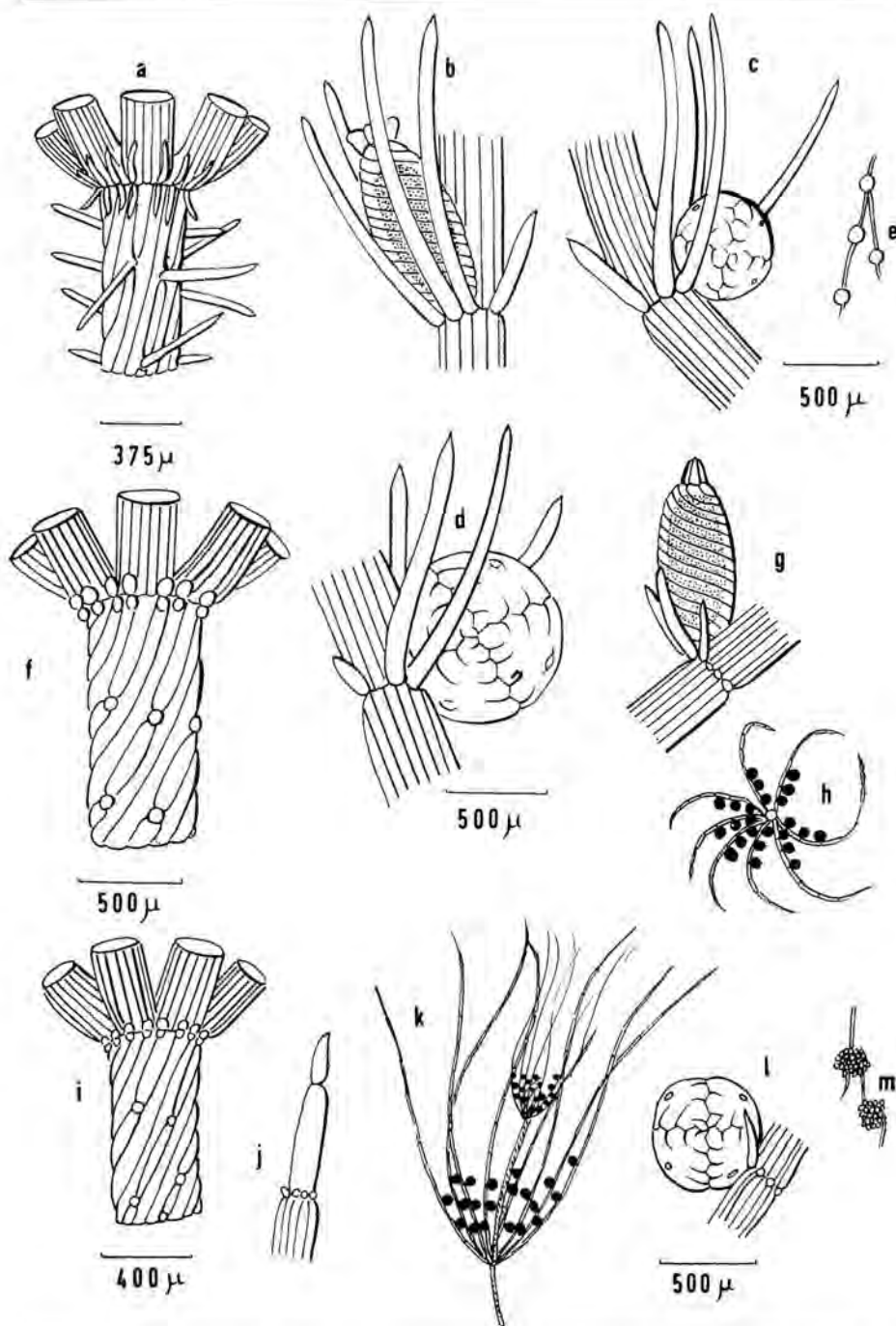


Genre Chara. Coupes et vues latérales (partiel) de l'axe : a, b - cortication diplostique aulacanthée ; c, d - cortication diplostique tylacanthée ; e, f - cortication triplostique (pointillé : insertion des phylloïdes correspondants). Les acicules sont situées sur les filaments corticants primaires ; g, h, i - acicules composées, variantes.

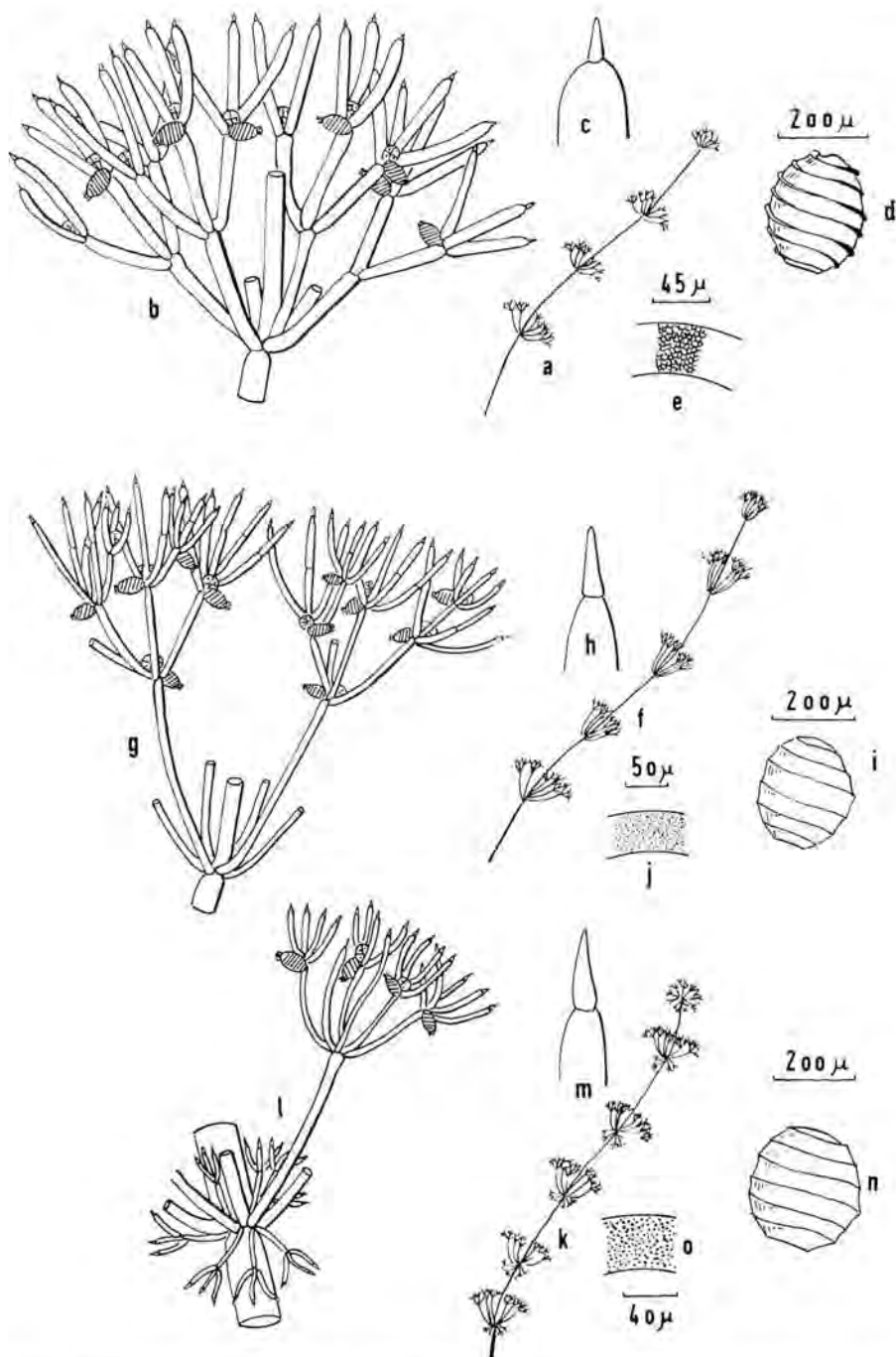
Genre Nitella. j, - Axe et phylloïde (partiel) ; k, l - insertion des gamétanges aux nœuds des phylloïdes ; m, n - extrémité de phylloïdes ; o, - oospore avec ses crêtes spirales.



Chara polyacantha A. Br. Grande espèce de la palud.
 a - nœud fertile (oogone, antheridie, cellules-bractées) ; b - nœud stérile ; c - aspect d'un phylloïde (pointe séparée) ; d - phylloïde entier (gamétanges immatures).



Genre *Chara*. *C. aspera* Deth. : a - axe cortiqué et insertion des phylloïdes (partiel) ; b - insertion de l'oogone sur un phylloïde ; c - insertion d'une anthéridie sur un phylloïde ; e - bulbilles sur les rhizoïdes. *C. galoides* DC. : d - nœud fertile ; anthéridie à même échelle qu'en c (*Chara aspera*). *Chara connivens* Salz. : f - axe et insertion des phylloïdes ; g - insertion de l'oogone sur un phylloïde ; h - verticille de phylloïdes vu en plan. *C. fragifera* Dur. : i - axe et insertion des phylloïdes ; j - extrémité de phylloïde ; k - axe et verticilles de phylloïdes ; l - anthéridie ; m - bulbilles composées (fragiformes).



Genre Nitella.

N. mucronata Miq. : a - aspect de l'axe ; b - détail d'un rameau latéral (phylloïde) ; c - extrémité des divisions ; d - oospore ; e - oospore : détail du réseau superficiel.

N. gracilis Ag. : f - axe ; g - phylloïde (détail) ;

h - extrémité des divisions ; i - oospore ; j - détail (ponctuations).

N. hyalina Ag. : k - aspect d'un axe et des phylloïdes doubles ; l - détail ; m - extrémité d'une division ; n - oospore ; o - oospore, détail de la membrane.

2. zone exondée à *C. canescens* asséché, avec *Spergularia marina* (L.) Griseb. (+.+), *Salicornia europaea* L., *Atriplex laciniata* L. (+.+), *Scirpus pungens* Vahl., *Juncus gerardi* Lois.

Biotores permanents à grandes Characées

Ce sont ceux des grandes fosses artificielles et des étangs où les plus grandes espèces de Characées des milieux alcalin ou alcalino-saumâtre (faible teneur en Cl Na) développent leurs végétations parfois exubérantes.

• Fosses de Tréguennec

Elles sont proches de Prat ar Hastel et se voient de part et d'autre de la grande levée parallèle au rivage. Elles n'ont subi, depuis 1946, aucune modification notable du côté continental. La densité des Characées, toujours maintenue, y limite l'expansion de la flore phanérogamique., réduite toute l'année à peu d'éléments. Les espèces les plus caractéristiques sont : *Chara major*, *C. polyacantha*, *C. vulgaris* dominants ou exclusifs (profondeur estivale : environ 1,20 m). Chacune d'elles peut se présenter en groupes massifs, contigus, donnant à l'ensemble une structure en mosaïque. Les marges de la cuvette sont occupées par les fins chevelus de *Chara aspera*, *Chara globularis* avec ici et là *C. canescens*, et plus rarement *C. contraria*. En fin de saison, à la suite de la baisse du niveau aquatique et de leur

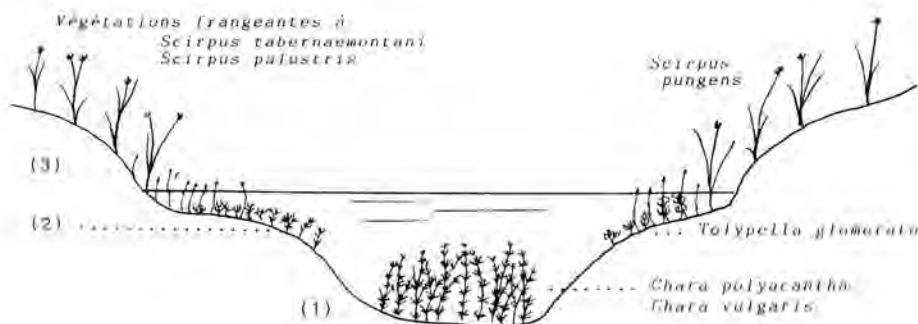
croissance active, les masses denses de Characées émergent en produisant des faciès subaériens blanchâtres (incrustations calcaires).

• Etang de Saint-Vio

Le développement de la prairie submergée à Characées a revêtu ici, certaines années (été 1985), un caractère spectaculaire (densité, volume exceptionnel de la biomasse) antérieurement décrit (R. Corillon, 1986). Au secteur amont, les associations de grands Chara ("Magnocharetum") affleurent la surface des eaux comme dans les excavations proches de Prat ar Hastel. Les relevés montrent la présence de *Chara major* et de sa forme, peu répandue : *C. equisetina*, aux dimensions exceptionnelles chez les Characées (axes de 4-5 mm de diamètre). Sur les rives du secteur aval, à la limite interne des roselières à *Phragmites australis* (Cav.) Trin., s'ajoutent, ici et là : *Nitellopsis obtusa*, (unique localité de Bretagne péninsulaire), *Chara fragifera*, *C. aspera* et *C. vulgaris*.

Dans son développement optimal, la charaçaie de St-Vio est un ensemble exceptionnel dans le Nord-Ouest de la France.

• Les zones d'arrivée d'eau douce au contact de la falaise morte de la palud (Trunvel) sont les lieux de développement de représentants du genre *Nitella* (*N. hyalina*).



Coupe transversale dans une excavation de la Palud de Tréguennec montrant les différentes zones de végétation : 1 - prairie de Characées (profondeur 1-2,5m) ; 2 - Characées frangeantes ; 3 - Scirpaie mixte.



Grande fosse à Characées, à Tréguennec.

Un inventaire impressionnant

Depuis les premières observations de P.L. et H.M. Crouan (1867) et de C. Picquenard (1911), 13 espèces de Characées ont été reconnues dans les paluds de la Baie d'Audierne. Dans l'Ouest de la France, à superficie sensiblement égale, ce bilan n'est dépassé que par celui du lac de Grand-Lieu, (Loire-Atlantique) établi par E.Gadeceau (1909), avant la dégradation récente de ses biotopes.

Cet ensemble est réparti en 4 genres (sur 7 au total pour les Characées actuelles). Une description sommaire, pour les caractères le plus apparents sur le terrain, permet de les distinguer :

Genre *Chara*. - A l'exception de *Chara braunii*, les espèces de la flore française possèdent un appareil végétatif constitué d'axes cortiqués produisant des rameaux verticillés simples (phylloïdes), plurisegmentés, plus ou moins espacés, eux-mêmes cortiqués, porteurs de gamétanges. La cortication axiale est composée de filaments longitudinaux plus ou moins nombreux et serrés. Chez les espèces monoïques,

les plus nombreuses, les gamétanges sont superposés (anthéridie sous l'oogone).

Genre *Nitellopsis*. - L'appareil végétatif est dépourvu de cortication (cf. aussi *Nitella*, *Tolypella*). Les phylloïdes n'ont que 2-3 segments. L'unique espèce armoricaine est dioïque et produit des bulbilles étoilées à la base des axes.

Genre *Nitella*. - Appareil végétatif acortiqué. Phylloïdes une à plusieurs fois ramifiés, à ramifications rayonnantes. Oospores aplaties latéralement.

Genre *Tolypella*. - Appareil végétatif acortiqué. Phylloïdes constitués par un rayon principal avec plusieurs segments, et petites ramifications latérales. Verticilles souvent groupés en têtes serrées (*T. glomerata*). Anthéridies latérales. Oospores non aplaties.

Les 13 espèces :

1. *Chara canescens* Desv. (= *C. crinita* Wallr.). Espèce de milieux à salinité modérée (jusqu'à 12/1000), dioïque. Les sujets mâles sont quasi inconnus sur le territoire français. Les plantes armoricaines appartiennent exclusivement au type parthénogénétique à 24 chromosomes (sujets mâles et femelles à 12

chromosomes). La plante se reconnaît à l'aspect hérissé de la cortication axiale. De nombreuses acicules composées sont insérées sur des filaments corticants en nombre égal à celui des rameaux verticillés (type haplostique).

2. *Chara vulgaris* L. Espèce monoïque des milieux alcalins, disséminée dans les milieux littoraux armoricains et dans quelques biotopes calcaires de l'intérieur. Son polymorphisme accentué a conduit à distinguer plusieurs unités subordonnées (cf. *C. hispidula*, *C. longibracteata*) considérées par divers auteurs comme variétés ou sous-espèces. Dans tous les cas, le nombre de filaments corticants axiaux est double de celui des phylloïdes, (structure diplostique). Acicules simples. Longueur des oospores : 425-675 µm.

3. *Chara contraria* Braun. Souvent réuni au précédent dont il diffère surtout par la disposition inversée des filaments corticants. Les files primaires ont un plus large diamètre que les secondaires. Semble peu répandu dans la Baie d'Audierne

4. *Chara major* Vaillant (= *C. hispida* L. var. *major* R.D.W.). Grande espèce connue surtout à Saint-Vio avec sa forme *equisetina*, aux dimensions axiales exceptionnelles (jusqu'à 5-6 mm de diamètre). Les acicules sont simples

ou fasciculées par 2-3 éléments (entrenœuds supérieurs), caduques, espacées, ou absentes sur les entrenœuds inférieurs. Espèce monoïque à oospores de 1100-1200 µm de long.

5. *Chara hispida* L. - Proche du précédent, il se développe en eau profonde alcaline à faiblement saumâtre (2-5 ‰/1000). La cortication diplostique porte des acicules fasciculées (entrenœuds supérieurs). Oospores d'env. 900 -1050 µm de long.

6. *Chara polyacantha* A.Br. - Proche des n° 4 et 5 dont il diffère surtout par une production épaisse d'acicules fasciculées par 2-5, hérissées sur l'ensemble des axes. Espèce monoïque à oospores d'env. 900 - 1000 µm de long. Très abondante dans la Palud de Tréguennec.

7. *Chara globularis* Thuill. (= *C. fragilis* Desv.). Grêle et fragile avec un nombre de filaments corticants triple de celui des phylloïdes (structure triplostique). cortication régulière, ordinairement dépourvue d'acicules développées. Espèce monoïque. Oospores d'environ 550 - 750 µm.

8. *Chara fragifera* Durieu. Proche du précédent. Axes nombreux, souples, ordinairement peu incrustés, dépourvus d'acicules développées. Reconnaisable



Stations de Characées (Tréguennec) entre la levée et la mer.

à ses bulbilles composées - blanchâtres, fragiformes agglomérées à la base des axes (fin d'été). Dioïque à oospores de 550-700 µm de long. Disséminé dans les eaux neutres ou peu calcaires.

9. *Chara aspera* Deth. Axes à cortication triplostique semblable à celles des n° 7 et 8, mais hérissés d'acicules assez longues, toujours simples. Les rhizoïdes sont pourvus de bulbilles blanchâtres, sphériques, permettant l'identification à l'état végétatif. Dioïque. Les anthéridies sont plus volumineuses que chez *C. fragifera* et *C. globulatis*, avec un diamètre de 400-600 µm. Oospore de 400-650 µm de long. Répandu en bordure des rives dans l'ensemble des paluds.

10. *Nitellopsis obtusa* (Desv.) J. Groves. Grande espèce (jusqu'à 60 cm) dépourvue de cortication (comme les n° 11, 12 et 13). Les axes atteignent jusqu'à 1000-1600 µm de diamètre, avec, à la base, des bulbilles blanchâtres étoilées (d'où son ancien nom : *N. stelligera*) permettant d'identifier l'espèce au stade végétatif. Dioïque, peu fructifère à oospores d'environ 800 µm de long. Anthéridie de 800-1000 µm de diamètre. Espèce d'eau assez profonde, en régression, localisée à St-Vio.

11. *Nitella hyalina* (DC.) Ag. Seul représentant en Baie d'Audierne du genre *Nitella* dont les espèces recherchent surtout les milieux neutres et acides. Cette condition est localement réalisée aux abords des villages de Trunvel et Quélomet (Tréguennec). Cette localité et celle de Kerloc'h en Crozon sont les seules connues à ce jour en Bretagne péninsulaire.

Les rameaux verticillés ou phylloïdes sont disposés en doubles couronnes superposées. Les verticilles terminaux des axes sont subglobuleux et fortement mucilagineux. Espèce monoïque. Oospore d'environ 300-350 µm de long, comprimée latéralement.

12. *Tolypella nidifica* (O.Müll.) Braun. Espèce sporadique des milieux saumâtres littoraux, en forte régression. Indiquée en Baie d'Audierne par les frères Crouan ("Florule du Finistère") sous le nom de *N. stenhammariana* Wallm., repris par R.D. Wood (1965) pour désigner une forme du type. Elle n'a pas été revue récemment à Tréguennec (mares, fossés). Les axes ont jusqu'à 1000 µm de diamètre, avec des entrenœuds inférieurs allongés (jusqu'à 8-10

cm). Espèce monoïque. Oospores de 450-650 µm de long groupées par 2-4 de part et d'autre de l'anthéridie (diam. : 500-550 µm). Le développement est vernal (avril-juin), en biotopes temporaires.

13. *Tolypella glomerata* (Desv.) Leonh. Plus grêle que le précédent, dont il diffère par l'écologie (eaux douces alcalines), les dimensions moindres de l'oospore (long. : 300-380 µm) et de l'anthéridie (diam. : 325-450 µm). Forme d'abondantes végétations au premier printemps, les années de large inondation (1985).

Plusieurs des espèces citées ont un caractère sporadique en Europe occidentale. La plus remarquable, *Chara canescens*, s'est révélée l'une des plus instables au cours des années 1950 - 1980. D'autres : *Tolypella nidifica*, *Chara fragifera* et, surtout : *Nitella hyalina* et *Nitellopsis obtusa* sont exceptionnelles dans le Nord-Ouest de la France. De nouvelles recherches dans les paluds pourraient permettre de déceler la présence de *Chara baltica* Bruz. (biotopes saumâtres), *Chara connivens* Salzm., *C. galioides* DC. (biotopes alcalins). ■

Pour en savoir plus

ABBAYES H. Des, 1942 - L'élément méditerranéen spontané de la flore armoricaine. C.R. Soc. Biogéogr., 23, 12-17.

BOURRELLY P. 1966 - Les algues d'eau douce (Tome I : les Algues vertes), 551 p., 117 pl., Edit. Boubée et Cie, Paris.

CORILLION R. 1972 - Les Charophycées de France et d'Europe occidentale. 500 p., 35 pl., 64 cartes. Otto Koeltz Verlag, Koenigstein-Taunus, B.R.D. (réimpression).

CORILLION R. 1975 - Flore des Charophytes (Characées) du Massif armoricain et des contrées voisines d'Europe occidentale. Flore et végétation du Massif armoricain, sous la direction de H. des ABBAYES (Tome IV), 216 p., XVI, pl., 18 cartes. Jouve, édit., Paris.

CORILLION R. 1986 - Les Characées de la Palud de Tréguennec (Finistère). Évolution récente et état actuel; bull. Soc. Sci Anjou. 12, 71-91.

CROUAN P.L. et H.M. 1867 - Florule du Finistère, 262 p. et collection de Characées, Lab. maritime de Concarneau.

GADECEAU E. 1909 - Le lac de Grand-Lieu. Monographie phytogéographique, 155 p., 21 pl., Nantes, Impr. A. DUGAS.



Petite carrière à Characées à Tréguennec.

GAUTIER M. 1961 - A propos de la palud de Tréguennec et du cordon littoral monastirien. Penn ar bed 3, 127, 132.

KUHNHOLTZ-LORDAT G. 1928 - La Baie d'Audierne et la Baie de Douarnenez. Essai de phytogéographie agricole. Ann. Ec. nat. Agr. Montpellier, 19, 1-35.

LEVASSEUR J. 1969 - Intérêt botanique de la palud de Tréguennec (Baie d'Audierne), Penn ar Bed, 59, 167-181.

LEVASSEUR J. 1970 - Recherches sur la végétation littorale xérosérique de la Baie d'Audierne. Thèse Doct. 3^{ème} cycle Sci. Nat., 198 p., 12 fig., Université de RENNES.

LEVASSEUR J. 1971 - Evolution d'une végétation hygrophile littorale dans le centre-sud de la Baie d'Audierne. Botanica Rhedonica, série A, 10, 251-292.

MOUNIER J. 1967 - Climats littoraux du Sud et du Nord-Finistère, Penn ar Bed, 6, 1-10.

PICQUENARD C. 1911 - Etudes sur les collections botaniques des frères CROUAN. I. Les Characées de Bretagne. Trav. lab. zool. et phys. maritime de Concarneau, III, Fasc 4, 1-8.

WOOD R.D 1965 - Monograph of the Characeæ, illustrated by Kozo Imahori, 904 P., 3 cartes, 28 fig., 8 pl. Verlag von J. Cramer, Weindheim.

Robert CORILLION, Maître de recherche honoraire au C.N.R.S., botaniste réputé, a publié près de 300 titres -ouvrages et articles- et 19 cartes de la végétation du territoire français au 1/200 000^e couvrant la totalité de la Bretagne, l'Ouest de la Normandie, le Maine, le Poitou etc : il est l'auteur des dessins et des photographies de cet article.
