

De la connaissance des macro-algues : une première approche

Élisabeth Lambert-Servien ^a, Arlette Cazaubon ^b, Marie-Christine Peltre ^c
et Christophe Laplace-Treytore ^d

Ce document présente un état des connaissances sur les macro-algues et constitue une première approche pour s'initier à leur taxonomie, biologie et écologie. Les néophytes trouveront quelques notions générales sur les algues, avec la présentation des principaux ouvrages de systématique et un volet traitant de leur phylogénie. Leurs différents habitats et le rôle des principaux facteurs environnementaux sont ensuite développés ainsi que les notions de bio-indication qui sont associées à ces macrophytes, et leur application directe à travers des indices de qualité des eaux actuellement en usage.

Les algues sont des organismes autotrophes, c'est-à-dire capables de synthétiser directement les matières organiques qui les composent à partir d'éléments minéraux et de l'énergie solaire. Cette synthèse est rendue possible par différents pigments, dont les chlorophylles : a, b, c ou e et divers autres dont les phycocyanines. Elles sont une partie des producteurs primaires constituant le premier niveau trophique des écosystèmes. Elles sont un élément fondamental du fonctionnement des milieux aquatiques et en particulier la ressource trophique des organismes phytophages, comme par exemple les herbivores râcleurs de substrats. Les algues croissent aussi bien en milieu marin qu'en eaux douces.

On recense actuellement environ 1 100 genres d'algues d'eaux douces répartis en 13 500 espèces sous tous les climats (Bourrelly, 1981, 1990 a- b). Elles sont présentes aussi bien en milieu lotique

(fleuves, rivières, torrents, canaux...) que lentique (étangs, lacs, réservoirs...). Outre la pleine eau pour certaines espèces, qui sont alors qualifiées de phytoplancton, elles peuvent aussi se développer sur différents substrats, le terme « algues benthiques » est alors utilisé. Dans ce cas, dès lors que ces algues deviennent repérables à l'œil nu et au moins partiellement identifiables, elles sont considérées comme des macro-algues. Elles sont de ce fait intégrées dans la définition que l'on donne actuellement des macrophytes (Haury et Peltre, 1993).

Différentes classifications peuvent être employées pour décrire les communautés algales, suivant que l'on se base sur des critères systématiques, morphologiques ou écologiques.

Systématique

Une grande partie des genres d'algues benthiques d'eau douce sont des algues vertes (chlorophycées). On rencontre également des algues brunes (xanthophycées), rouges (rhodophycées) ou encore des cyanobactéries (antérieurement dénommées « algues bleues »).

Les ouvrages français de systématique algale d'eau douce sont relativement peu nombreux. Ceux de Bourrelly (1981, 1990a, b) et celui de Germain (1981) font référence en la matière. Pierre (2001) a réalisé un catalogue de ses inventaires algologiques dans le Nord-Est de la France. Plusieurs guides illustrés facilitent les identifications : le

Les contacts

a. Centre d'étude et de recherche sur les écosystèmes aquatiques (CEREA), UCO/IBEA, BP 10808, 44 rue Rabelais, 49008 Angers Cedex 01

b. UMR (case C31), Laboratoire d'écologie des eaux continentales méditerranéennes, Faculté des sciences et techniques de Saint-Jérôme, 13397 Marseille Cedex 20

c. Université de Metz, UFR Sci-FA, Laboratoire des interactions écotoxicologie, biodiversité, écosystèmes, Campus Bridoux, avenue du Général Delestraint, 57070 Metz Cedex
d. Cemagref, UR Réseaux, épuration et qualité des eaux, 50 avenue de Verdun, 33612 Cestas Cedex

1. Association française de normalisation.
2. Indice biologique macrophytique en rivière.

guide de détermination des principaux genres d'algues macroscopiques (Rodriguez et Vergon, 1996), celui de Leitao et Couté (2005) qui permet de s'initier aux cyanobactéries planctoniques ainsi que le guide méthodologique sur les diatomées, indispensable pour la mise en œuvre de l'indice biologique diatomées ou IBD (Afnor¹, 2000). À cela s'ajoute un certain nombre d'ouvrages de langue anglaise plus récents tels que ceux de John *et al.* (2002) et Wehr et Sheath (2003) pour l'ensemble des groupes taxinomiques, Kumano (2002) pour les algues rouges du monde, mais aussi Komarek et Anagnostidis (1999 et 2005) pour les cyanobactéries, ou encore Kargupta (2004) pour les *Zygnemataceae*.

Des collections d'ouvrages plus anciens telles que « *Das Phytoplankton des Süßwasser. Systematik und biologie* » (éditeur : E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart) peuvent s'avérer très utiles pour un certain nombre de déterminations. Pour les algues filamenteuses, les outils actuellement disponibles permettent des déterminations relativement aisées jusqu'au genre, mais sont beaucoup moins efficaces lorsqu'une détermination jusqu'au niveau de

l'espèce (détermination spécifique) est nécessaire. Ceci explique, par exemple, le choix actuel de détermination générique (jusqu'au genre) dans le cadre de l'application de l'indice IBMR² basé sur les communautés de macrophytes (Afnor, 2003), tandis que les indices diatomiques exigent l'identification de nombreuses espèces (Afnor, 2000).

En ce qui concerne les characées, l'ouvrage de Corillion (1975) sert souvent de référence. Il peut être complété par ceux de Moore (1986), Stewart *et al.* (1992) et il est aussi très intéressant de pouvoir se référer aux iconographies de Wood *et al.* (1964-1965), ainsi qu'aux travaux de Compère (1992) et Schubert *et al.* (2003).

Phylogénie

L'ensemble des plantes comportant des pigments chlorophylliens est issu des mêmes ancêtres. Au cours de l'évolution, deux phyllums se sont séparés dont l'un a donné les cyanobactéries, les algues brunes et les algues rouges, l'autre les algues vertes, dont les characées, et les plantes dites « supérieures ».

Diverses études ont porté sur la phylogénie des charophytes au sens large et leurs liens particuliers avec l'origine des plantes terrestres (Mc Court *et al.*, 2004). Parmi ces charophytes, l'ordre des charales ou charophytes au sens strict et la famille des *Characeae* ont été étudiés à partir des espèces actuelles et fossiles par Soulié-Marsche (1999) et Feist *et al.* (2005 a-b). Bonis *et al.* (1993), Simo Santalla *et al.* (1999) ainsi que Mc Court *et al.* (1996, 1999) ont travaillé à partir de la morphologie et de marqueurs génétiques (isoenzymatiques ou moléculaires) de diverses characées actuelles.

La famille des characées (charophycées) qui comprend six genres vivants, tous représentés en France, est souvent subdivisée en deux sous-familles : les *Chareae* (genres *Chara*, *Nitellopsis*, *Lamprothamnium*, *Lychnothamnus*) et les *Nitelleae* (genres *Nitella* et *Tolypella*). Les genres *Chara* (photo 1) et *Nitella* sont les plus riches en espèces ; vient ensuite le genre *Tolypella*. Les trois derniers genres (*Lamprothamnium*, *Lychnothamnus*, *Nitellopsis*) ne sont représentés chacun que par une espèce.

Taille et morphologie

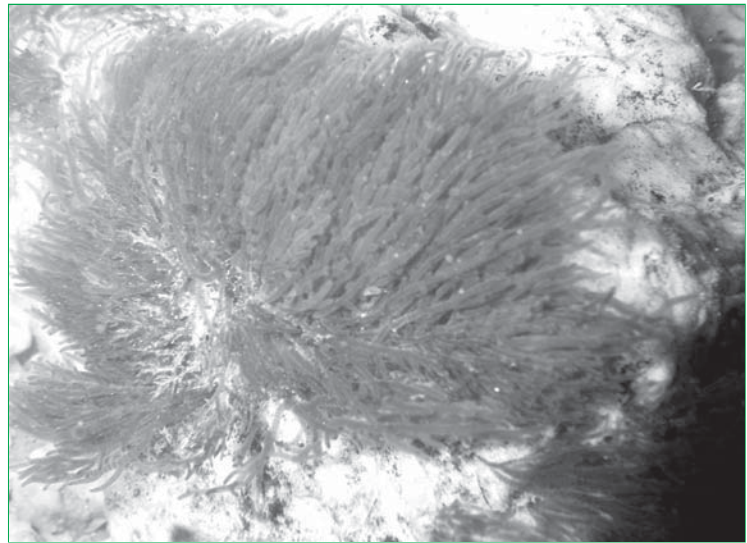
Ces deux critères sont tous deux très variables. Selon la taille des cellules et/ou des colonies (filaments ou thalles), on distingue les micro-algues

► Photo 1 – Characées (genre *Chara*) – photo : Élisabeth Lambert.



(< 300 µm) visibles uniquement au microscope, des macro-algues (> 300 µm) observables de visu. Dans cette seconde catégorie, on place les algues dont les cellules individuelles sont généralement de taille inférieure à 300 µm, mais qui sont associées en colonies de grande taille et que l'on considère de ce fait comme des macro-algues. C'est le cas de certaines algues filamenteuses simples, comme la diatomée *Melosira varians*, ou ramifiées, comme la chlorophyte *Cladophora* sp. ou la rhodophyte *Batrachospermum* sp. (photo 2), ainsi que de certaines cyanobactéries dont les trichomes (filaments) atteignent de grandes tailles, comme *Planktothrix agardhii* ou *Anabaena spiroïdes*. Certaines macro-algues peuvent former des coussins, comme *Vaucheria* sp., ou des masses plus ou moins structurées, comme les cellules organisées en réseaux d'*Hydrodictyon* sp., ou les masses informes des filaments de *Spirogyra* sp. (photo 3) ou de *Zygnema* sp.

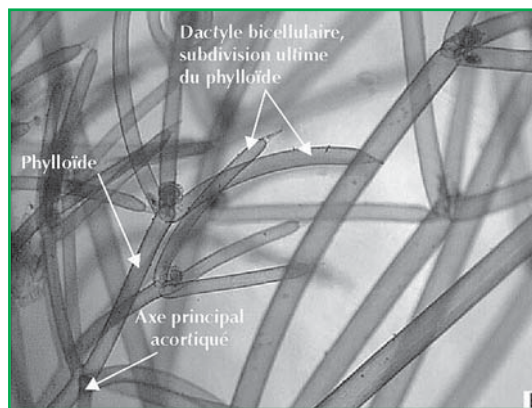
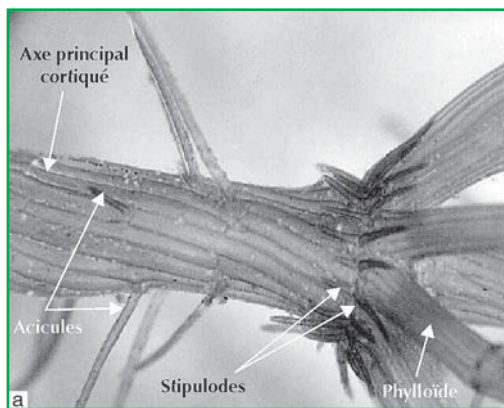
Les characées présentent un grand degré de différenciation et une morphologie variable (polymorphisme) pouvant être liés aux caractéristiques physiques et chimiques des biotopes. Selon les espèces, la taille de leur appareil végétatif peut varier entre quelques centimètres et environ 1 m. Il est caractérisé par un axe principal (photo 4) avec des nœuds et entre-nœuds plus ou moins longs présentant ou non une cortication (filaments recouvrant la paroi de l'entre-nœud) et des acicules (petit aiguillon) ; par exemple, le genre *Chara* est le plus souvent cortiqué, le genre *Nitella* est non cortiqué. Au niveau des nœuds, s'observent des verticilles de phylloïdes (rameaux courts) à la base desquels se développent plus ou moins de petits appendices appelés stipulodes. Dans le genre *Nitella*, la subdivision ultime des phylloïdes constitue le dactyle.



▲ Photo 2 – *Batrachospermum* sp. – photo : Christophe Laplace-Treuture.



▲ Photo 3 – *Spirogyra* sp. dans une fontaine et vue microscopique – photo : Christophe Laplace-Treuture.



◀ Photo 4 – Quelques éléments de l'appareil végétatif des characées nécessaires à la détermination : a) *Chara hispida* L. (grossissement x 40) ; b) *Nitella flexilis* Agardh (grossissement x 10) – photo : Elisabeth Lambert.

La finesse des structures à observer nécessite donc la récolte d'échantillons suffisamment propres et bien conservés (pas de vase, débris de bois ou autres plantes ; éviter les échantillons trop couverts par d'autres algues ; conservation dans de l'alcool à 60° ou du formol à 5 %). Une confusion est possible entre les characées et certains phanérogames à l'architecture générale proche et aux feuilles en forme de filaments comme les genres *Myriophyllum* ou *Ceratophyllum* : une observation à la loupe peut être nécessaire pour en faire la discrimination.

Types d'habitats

Les algues sont des organismes très ubiquistes. Les peuplements d'algues filamenteuses représentent une composante importante de la végétation aquatique fixée. Elles se rencontrent dans des milieux très diversifiés et participent à la dynamique spatiale et temporelle de ces milieux. Elles peuvent même dominer les peuplements de certains secteurs de cours d'eau (photo 5) ou de plans d'eau.

Elles colonisent des substrats très divers, souvent grossiers comme les blocs et galets, mais qui peuvent être aussi des vases comme pour certaines cyanobactéries.

Ces algues benthiques, fermement fixées au substrat, sont communément désignées sous le terme de périphyton, terme anglo-saxon désignant « l'ensemble des espèces (animales ou végétales) qui poussent autour d'un substrat » ou de phytobenthos. En référence au substrat colonisé par les algues, on peut distinguer cinq sous-groupes : l'épiphyton, représenté par la phytocénose algale

qui se développe sur des plantes aquatiques ou d'autres algues ; l'épilithon, fixé sur des substrats durs ; l'épipsammon, fixé sur des grains de sable ; l'épipélon, fixé sur de la vase ; ou l'épizoon, fixé sur des animaux.

Les algues benthiques sont sensibles au courant, qui peut influencer la forme de leurs colonies et peut les entraîner lorsqu'il augmente brusquement ou lors des divisions cellulaires, constituant le drift (Cazaubon, 1988). De grandes quantités peuvent ainsi se décrocher brutalement et créer des problèmes de colmatage de prises d'eau (Pierre, 1972).

Parmi les algues filamenteuses capables d'engendrer des proliférations (Peltre *et al.*, 2002), les cladophores (*Cladophora* sp., chlorophycée) dominent souvent les communautés algales benthiques d'eau douce, dans des milieux de qualité variable, et plus particulièrement en cours d'eau calcaire ou marno-calcaire. Leur habitat préférentiel, où elles peuvent être abondantes, consiste en radiers de faible profondeur, bien éclairés, à granulométrie grossière et à courant modéré régulier ou éventuellement rapide, et où la température de l'eau peut croître rapidement.

Les vauchéries (*Vaucheria* sp., xanthophycées) se rencontrent dans tous les types de cours d'eau, et notamment en cours d'eau calcaires ou marno-calcaires, où elles sont fréquemment associées aux cladophores, dont elles semblent se rapprocher au point de vue des caractéristiques écologiques. Elles sont également très fréquentes en aval des piscicultures (Daniel et Haury, 1995). D'autres espèces de vauchéries sont observées dans les eaux de bonne qualité alimentées par une résurgence (Rodriguez et Vergon, 1996).



▲ Photo 5 – Végétation de la Garonne dominée par les cyanobactéries
– photo : Christophe Laplace-Treyture.



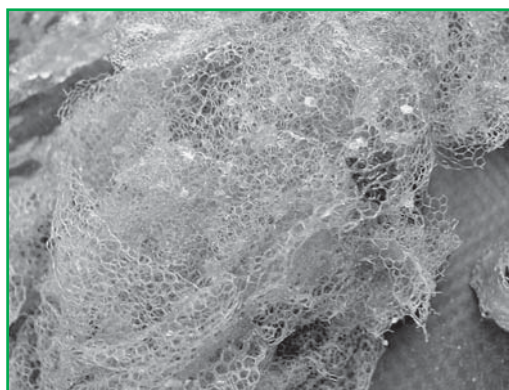
▲ Photo 6 – Zone calme de la Garonne, à Lamagistère, remplie d'*Hydrodictyon reticulatum* – photo : Christophe Laplace-Treyture.

Les *Spirogyra* sp. (chlorophycées) se maintiennent généralement sans fixation dans la tranche d'eau. Elles se développent au printemps, généralement dans les fossés, étangs et rivières aux eaux douces claires et calmes. Leur nature visqueuse peut parfois engendrer des asphyxies d'alevins lorsqu'elles prolifèrent en bassins de pisciculture.

Les développements d'*Hydrodictyon reticulatum* (chlorophycée) se produisent en faciès lentique, en plan d'eau (lacs, étangs), dans les anses calmes de certains cours d'eau (photo 6), ou encore dans les fossés et marais peu profonds. Leurs réticules de cellules peuvent créer un maillage dense dans la masse d'eau ou à la surface (photo 7).

Les biotopes dans lesquels se développent les characées (espèces pionnières, vernalles, c'est-à-dire printanières, ou estivales) peuvent être temporaires (assèchement estival) et peu profonds, ou relativement étendus avec des eaux plus ou moins profondes, permanentes, stables ou subissant des marnages. Du littoral vers l'intérieur des terres, des étages planitiaires aux étages alpins, ils sont variés : fossés, mares, étangs, lacs, ballastières, anciennes exploitations (de sables, graviers, galets ou tourbe) de profondeur variable (quelques centimètres à 20 m environ), dépressions diverses aménagées, canaux, annexes de fleuves ou rivières (bras morts) – (Lambert, 2002 ; Lambert et al., 2002 a-b), (photos 8 à 13).

Les habitats des characées sont généralement bien éclairés et sont liés à des eaux oligo-mésotrophes, non ou très peu polluées, légèrement acides à basiques. Les eaux peuvent être météoriques (provenant directement des précipitations) ou en lien avec des nappes phréatiques ou des cours d'eau



◀ Photo 7 – Structure en réseau d'*Hydrodictyon reticulatum* – photo : Christophe Laplace-Treytore.

proches. Elles peuvent aussi provenir du ruissellement. La plupart des characées sont présentes en eaux douces mais quelques espèces sont caractéristiques des eaux saumâtres (Corillon, 1994 ; Guerlesquin, 1992a ; Citoleux, 2005 ; Citoleux et al., 2007). Elles semblent assez indifférentes à la granulométrie du substrat (sable mêlé de galets, graviers, limons ou tourbe) mais se développent plus difficilement sur des fonds uniquement caillouteux ou rocheux.

La plupart des characées européennes ont besoin de la présence de calcium et sont réunies dans l'ordre des *Charetalia hispidae*. La permanence ou le caractère éphémère du milieu vont permettre de distinguer deux alliances (Lambert et al., 2002a), le *Charion fragilis* et le *Charion vulgaris* (tableau 1), alors que la salinité conduit à une troisième alliance : le *Charion canescentis*.

Dans les eaux plus acides à pauvres en calcaires dominant d'autres associations classées dans l'ordre des *Nitellalia flexilis*. Le pH³ de l'eau permet de distinguer deux alliances : le *Nitellion*

3. Potentiel hydrogène.

▼ Tableau 1 – Communautés à caractère éphémère et thérophytique, des eaux temporaires basiques, mésotrophes à légèrement eutrophes (alliance : *Charion vulgaris*).

Végétations plus ou moins précoces de printemps.	Milieus souvent temporaires, peu profonds, eaux alcalines et parfois saumâtres, pH jusque vers 7,7 : végétations à <i>Tolypella intricata</i> : fructification avril à mai ou juin puis à <i>Chara</i> sp. et <i>Nitella</i> sp. : fructification mai à septembre.
Végétations pionnières à développement surtout estival (fructification principalement entre juin et septembre).	Dépressions récentes, biotopes en voie de stabilisation (enclaves de lit majeur), étangs, milieux alcalins méso-eutrophes à eutrophes, parfois faiblement pollués, peu profonds sur substratum crayeux ou zones plus profondes sur sables mêlés de débris organiques, ruisseaux ou canaux à cours lents des régions calcaires : groupement pionnier souvent paucispécifique à <i>Chara vulgaris</i> . Milieux très alcalins, grandes profondeurs possibles ; substrats généralement calcaires ; eaux plus ou moins claires : groupement vicariant du précédent à <i>Chara contraria</i> .



Étangs



Mares



Milieux saumâtres



Rivières ou ruisseaux



Carrières ou anciennes gravières



Canaux

▲ Photos 8 à 13 – Quelques biotopes à characées – photos 8 à 11 et 13 : Elisabeth Lambert ; photo 12 : Olivier Gabory.

syncarpo-tenuissimae et le *Nitellion flexilis*, au sein desquels la période de développement des végétations et les profondeurs vont conduire à séparer plusieurs communautés ou associations

(végétations précoces des eaux très claires, végétations pionnières à développement surtout estival des strates aquatiques inférieures, etc.) – (Lambert, 2002 ; Lambert *et al.*, 2002 b).

Les deux ordres (*Charetales hispidae*, *Nitellales flexilis*) sont regroupés dans la classe des *Charetea fragilis* (Lambert, 2002 ; Lambert et al., 2002 a-b).

Biologie

La vie de ces algues macrophytiques est généralement brève et leur taux de croissance rapide (d'une à deux semaines à deux à trois mois). Cependant quelques algues encroûtantes, comme la rhodophyte, *Hildenbrandia rivularis*, peuvent avoir une vie plus longue de l'ordre d'une année (Cazaubon et Loudiki, 1985).

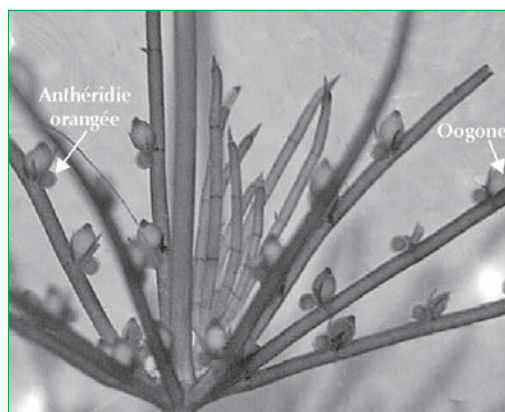
Les successions d'espèces sont naturellement liées aux changements saisonniers. Entrent également en jeu des phénomènes de compétition qui peuvent être compliqués par les impacts des modifications anthropiques des milieux.

Les characées ont des périodes de développement variable : certaines sont vernales (végétations précoces du tableau 1), d'autres sont plutôt estivales, enfin certaines espèces plus tardives, appartenant au *Nitellion syncarpo-tenuissimae*, sont automnales.

Les characées peuvent être monoïques ou dioïques (organes reproducteurs mâles, anthéridies et femelles, oogones sur deux individus différents). L'appareil reproducteur (photo 14) des characées est visible à l'œil nu ; il est nécessaire de pouvoir l'observer et donc de récolter des characées fructifiées pour réaliser une détermination spécifique précise.

Les characées constituent des végétations denses ou ouvertes (quelques cm² à 25 m² ou plus, de quelques cm à parfois 80 cm de haut), le plus souvent monospécifiques. Des peuplements pionniers peuvent apparaître dans des eaux mésotrophes peu profondes et ne se maintenir que quelques années. Lorsqu'elles existent, les végétations polyspécifiques restent toutefois peu diversifiées et ne comprennent, dans les milieux alcalins les plus favorables, que cinq ou six espèces. Les végétations de characées peuvent aussi être associées à des hydrophytes des genres *Potamogeton*, *Utricularia*, *Myriophyllum*, *Zannichellia*... Plusieurs strates végétales appartenant à différents types d'habitats peuvent alors coexister transitoirement quand débute la colonisation par ces hydrophytes.

Les charophycées peuvent aussi persister en tant que compagnes au sein d'associations variées des bordures des milieux aquatiques et sont alors



◀ Photo 14 – Divers éléments de l'appareil reproducteur des characées nécessaires à la détermination : *Chara globularis* Thuillier, espèce monoïque (grossissement x 10) – photo : Elisabeth Lambert.

les reliques d'une végétation de charophycées initialement exclusive (Lambert-Servien, 1995). Elles constituent dans certains cas les strates les plus profondes de la végétation macrophytique, formant parfois de vastes tapis ou prairies submergées de superficies très variables : dans certains lacs profonds aux eaux transparentes, elles peuvent s'implanter jusqu'à plus de 15 m de profondeur.

Les biomasses de characées sont évidemment très variables selon la densité de leurs herbiers. Les biomasses maximales sont de l'ordre de 500 g de matières sèches par m² mais présentent des variations interannuelles quelquefois importantes. Par exemple, les travaux de Van Den Berg sur le Veluwemeer (Pays-Bas) donnent, pour *Chara aspera*, des valeurs de pics de biomasse en fin d'été de 350 g en 1994 et d'environ 500 g en 1995 (Van Den Berg, 1999). Dans la même étude, le taux de croissance relatif de *C. aspera* en juin atteignait un maximum de 8 % par jour, ce qui correspond à une très forte productivité.

Plusieurs genres d'algues filamenteuses sont capables de développer des proliférations importantes (Peltre et al., 2002 ; Rodriguez et Vergon, 1996), surtout en milieu calcaire ou marno-calcaire à niveau trophique élevé. Les références existant au niveau français sur les estimations quantitatives sont peu fréquentes. Comme pour les autres algues filamenteuses, le critère le plus fréquent est le pourcentage de recouvrement qui peut largement dépasser les 50-70 % de surface sur une station. Les biomasses mesurées peuvent être très importantes, de l'ordre de 1 à 2 kg de poids frais/m², soit environ 100 g de poids sec au m², comme sur le Vair (Peltre et al., 1993). Mais elles peuvent atteindre des valeurs maximales

nettement supérieures, de l'ordre 300-600 g de poids sec/m² comme en Franche-Comté (Rodriguez et Vergon, 1996).

Hormis les impacts environnementaux que ces proliférations peuvent créer temporairement, dans certains cas de blooms de cyanobactéries, des libérations de toxines dans l'environnement peuvent se produire, engendrant des risques vis-à-vis de la santé humaine. Ces risques sont pris de plus en plus au sérieux par les autorités sanitaires. Tandeau de Marsac (2001) a précisé les différents types de cyanotoxines selon leur structure chimique :

- les peptides cycliques hépatotoxiques, les plus fréquents (microcystines et nodularines),
- les alcaloïdes : neurotoxiques (comme par exemple anatoxine-a, homoanatoxine-a, anatoxine-a(S) saxitoxines) et hépatotoxiques (comme la cylindrospermopsine),
- les lipopolysaccharides.

Les cycles saisonniers de développement des macro-algues sont variables avec, pour la plupart des algues filamenteuses, des croissances rapides pouvant parfois être fugaces. Leur cycle annuel est parfois bimodal, avec apparition de pics de production au printemps et en fin d'été. Ces pics de production peuvent être réduits ou annulés, par exemple par d'éventuelles crues printanières ralentissant fortement les développements précoces (Nauleau, 1988). Il peut y avoir également une compétition pour les nutriments avec les plantes supérieures, produisant une apparition tardive des algues, notamment sur les cours d'eau à renoncules, espèces à développement printanier précoce. Ce type de cycle a été par exemple mis en évidence dans les populations de *Cladophora glomerata* de la région du Haut-Doubs (Rodriguez et Vergon, 1996) et sur l'amont du Vair dans les Vosges (Peltre *et al.*, 1993).

Facteurs environnementaux

Les algues macrophytiques jouent un rôle capital dans l'écosystème, en tant qu'habitats d'autres algues, de macro-invertébrés ou de poissons (cladophores hébergeant des simuliés, characées hébergeant des alevins). Elles ont une fonction auto-épuratrice, facteur améliorant la qualité des eaux. En revanche, elles peuvent provoquer des nuisances organoleptiques, en colorant les eaux (cas des cyanobactéries) ou en dégageant goûts et odeurs par libération de métabolites secondaires

(cas de très nombreuses espèces appartenant à différents groupes d'algues). En termes d'impact physique sur le milieu, leurs proliférations peuvent aussi modifier les écoulements de certains cours d'eau.

Les variations de facteurs environnementaux, physiques ou chimiques, comme l'éclairement, l'acidification, l'augmentation ou la forte diminution de la température et/ou des teneurs en nutriments, modifient profondément la composition des communautés (Nauleau, 1988). La biomasse de *Cladophora glomerata* peut diminuer de 74 % lorsque la teneur en matières en suspension augmente (Wilson *et al.*, 1999). Des proliférations parfois importantes de macro-algues ont pu être observées sur des sites de grandes dimensions, comme sur le canal du Midi à l'est de Toulouse (Bosca *et al.*, 1992) ou sur un affluent de la Meuse, le Vair, où l'on observait une composition quasiment monospécifique du peuplement (Peltre *et al.*, 1993). Ce peuplement montrait des biomasses très élevées de *Cladophora* sp., conséquence des teneurs très élevées de phosphore dans le cours d'eau, de la déstructuration des habitats dans un contexte géologique marno-calcaire favorable à cette algue. Dans des systèmes de grands cours d'eau, comme la Garonne et la Dordogne, la présence du genre *Stigeoclonium* est nettement corrélée à l'augmentation des teneurs des eaux en nitrates (Laplace-Treytore, 2004).

Les cyanobactéries ont un rôle important dans le cycle de l'azote car elles sont capables de fixer l'azote atmosphérique, ce qui leur procure un avantage par rapport aux autres groupes algaux, et de le transformer en une forme organique NO₃⁴ ou NH₄⁵. Par la suite, ces formes de l'azote seront utilisées par les plantes.

Les conditions hydrologiques et les variations de niveau d'eau sont un facteur influençant très fortement l'installation et le développement des colonies d'algues filamenteuses benthiques et planctoniques (Barbe, 2002) : les crues ont souvent un fort impact de réduction des biomasses par arrachage des filaments, alors que de longues périodes de faibles débits, souvent corrélées avec un fort ensoleillement et une augmentation de la température, facilitent les proliférations algales. Ainsi, sur la Dordogne, les abondances des genres *Oedogonium* sp. et *Oscillatoria* sp. sont corrélées au maintien de faibles débits durant de longues périodes (Laplace-Treytore, 2004). *Hildenbrandia rivularis*, du fait de son organisation encroûtante, et *Lemanea gr. fluviatilis*, de par sa structure

4. Nitrate.

5. Ammonium.

bambusiforme, se retrouvent dans des zones de fortes profondeurs soumises à de fortes vitesses de courant (Breugnot *et al.*, à paraître).

Les travaux français permettant de compléter les connaissances relatives à la répartition, à la dynamique des *Characeae* et à l'impact des facteurs écologiques, sont variés : ils concernent le suivi de la répartition régionale des characées en lien avec les facteurs environnementaux (Guerlesquin *et al.*, 1990 ; Bornette *et al.*, 1994 ; Lambert-Servien *et al.*, 2006). Bonis *et al.* (2002), Grillas *et al.* (1993 a-b, 1998) et Combroux *et al.* (2001) ont pris en compte l'importance des banques d'oospores (formes de survie des characées aux conditions défavorables) et de propagules dans les substrats pour la reconstitution des végétations à characées dans les milieux plus ou moins temporaires ou instables. L'eutrophisation des milieux, la diminution de la transparence de l'eau, l'envasement et le développement des hélophytes, ont fait considérablement régresser ces communautés végétales. La création de milieux neufs (mares, gravières...) permet parfois l'installation de nouvelles végétations. La répartition des végétations benthiques à characées reste à compléter et à actualiser car elle est encore insuffisamment connue.

Bio-indication

Les problèmes d'eutrophisation des milieux et des proliférations végétales qui y sont souvent liées, ont induit des besoins en outils de diagnostic basés sur les analyses physico-chimiques « Système d'évaluation de la qualité des eaux » (SEQ Eau) et sur les éléments biologiques (SEQ Bio) de la part des gestionnaires des milieux aquatiques. Bientôt, l'évaluation se fera à l'échelle plus globale de la masse d'eau au sein du futur système d'évaluation de l'état écologique (S3E).

Les algues sont des organismes en lien direct avec la qualité de la phase aqueuse, et notamment avec son niveau trophique (Cazaubon *et al.*, 1999). Les algues épilithiques (algues fixées sur les substrats durs, tels que cailloux, galets, blocs, dalles) sont le groupe d'algues le plus étudié, en tant qu'organismes bio-indicateurs permettant d'apprécier la qualité de l'eau, notamment par le biais d'indices. Les macro-algues sont intégrées dans les calculs de l'indice biologique macrophytique en rivière, l'IBMR (Afnor, 2003), en tant qu'organismes faisant partie intégrante du compartiment macrophytique, notamment sous l'angle fonctionnel.

Les characées, dont certaines sont utilisées dans le calcul de l'IBMR, sont également proposées comme bio-indicateurs des connexions entre rivières et apports d'eaux souterraines (Bornette *et al.*, 1996 ; Bornette *et al.*, 2002) ou des activités anthropiques et de la qualité des eaux (Guerlesquin, 1985, 1992b ; Lambert-Servien *et al.*, 2006). Certaines d'entre elles ont été proposées comme « espèces déterminantes » (Guerlesquin *et al.*, 1999). Enfin, les charophytes fossiles peuvent servir de biomarqueurs pour la reconstitution des paléo-environnements lacustres (Soulié-Marsche, 2002).

Conclusion

Les algues sont présentes sous diverses formes dans la totalité des biotopes aquatiques. Elles sont également un des principaux éléments fonctionnels de la production primaire au sein des hydrosystèmes d'eau douce. Les macro-algues présentées ici, bien que plus rarement perçues que les autres macrophytes par le grand public, sont déjà largement intégrées dans les analyses du fonctionnement des hydrosystèmes et dans les prescriptions de gestion des milieux.

La relative difficulté de certaines déterminations et de l'approche de la systématique des algues, pourtant base de toute analyse environnementale à partir de ces organismes, est compensée par la disponibilité d'ouvrages de référence, mais nécessite toutefois une formation spécifique des observateurs.

Les connaissances déjà acquises sur leur biologie et leur écologie contribuent à la compréhension du fonctionnement des écosystèmes qu'elles colonisent quelquefois de manière très importante : leurs proliférations font l'objet de suivis car elles causent de fortes nuisances dans certains cas et peuvent même présenter des risques pour la santé humaine dans le cas de proliférations de cyanobactéries pouvant produire des toxines.

Leur utilisation en bio-indication et dans la mise en place d'indices de qualité, comme l'IBMR, présente un grand intérêt dans la mesure où elle complète les indications données par les autres groupes de macrophytes, dont les phanérogames. Le cas particulier des algues characées, dont la plupart des habitats, quelquefois en nette régression sur le territoire métropolitain, sont d'un grand intérêt écologique, correspond à un regain d'intérêt en France, en lien direct avec les directives européennes récentes sur les habitats et l'eau. □

Résumé

Une synthèse de divers travaux relatifs aux macro-algues est proposée dans cette étude. Après avoir indiqué les ouvrages de référence servant à la systématique et rappelé quelques particularités de leur phylogénie, les auteurs décrivent certaines caractéristiques générales, morphologiques et biologiques des algues macrophytiques. À partir de nombreux articles ayant traité des divers habitats dans lesquels peuvent vivre les macro-algues, quelques biotopes sont exposés ici, avec une typologie plus détaillée des communautés à characées en fonction de la nature des eaux, de leur permanence et de la période de végétation. L'importance des facteurs environnementaux influençant la répartition des macro-algues ainsi que leur utilisation possible en tant que bio-indicateurs sont enfin présentées.

Abstract

A synthesis of different works related to macro-algae is proposed in this study. After having mentioned several references to systematical books and indicated some particularities about the phylogeny of macro-algae, the authors are giving a description of some main morphological and biological characteristics of macrophyte algae. Many reviews having treated of the different habitats where macro-algae can live, some biotops are presented here with a more detailed typology for *Characeae* communities, linked to water type, permanence and vegetation development period. The importance of ecological factors affecting their distribution and their possible use as bioindicators, are also presented.

Bibliographie

- AFNOR, 2000, Qualité de l'eau, *Détermination de l'Indice Biologique Diatomées (IBD)*, NFT 90-354, juin 2000, AFNOR, Saint-Denis, La Plaine, 63 p.
- AFNOR, 2003, *Qualité de l'eau – eau d'origine naturelle – Détermination de l'Indice Biologique Macrophytique en Rivière (IBMR)*, NFT 90-395, 28 p.
- BARBE, J., 2002, Influence des variations de niveau d'eau sur le développement de *Hydrodictyon reticulatum* et *Oedogonium* sp., in : *Proceedings 11^e Symposium EWRS*, Moliets et Maa (France), p. 81-82.
- BONIS, A., GRILLAS, P., 2002, Deposition, germination and spatio-temporal patterns of charophyte propagule banks : a review, *Aquatic Botany*, vol. 72, n° 3-4, p. 235-248.
- BONIS, A., GEMAYEL, P., GRILLAS, P., 1993, Polymorphisme enzymatique et morphologique comparé chez *Chara aspera* et *C. galioides* (*Charophyceae*) en Camargue, *Cryptogamie, Algol.*, vol. 14, n° 2-3, p. 115-131.
- BORNETTE, G., ARENS, M.-F., 2002, Charophyte communities in cut-off river channels. The role of connectivity, *Aquatic Botany*, vol. 73, n° 2, p. 149-162.
- BORNETTE, G., AMOROS, C., CASTELLA, C., BEFFY, J.-L., 1994, Succession and fluctuation in the aquatic vegetation of two former Rhône River channels, *Vegetatio*, vol. 110, p. 171-184.
- BORNETTE, G., GUERLESQUIN, M., HENRY, P.-H., 1996, Are the *Characeae* able to indicate the origin of groundwater in former river channels ?, *Vegetatio*, vol. 125, p. 207-222.
- BOSCA, C., DAUTA, A., 1992, Les algues filamenteuses dans le canal du Midi, in : *15^e conférence du COLUMA*, ANPP (Ed.), vol. 3, p. 1091-1099.
- BOURRELLY, P., 1981, *Les algues d'eau douces – Tome 2 : Les algues jaunes et brunes*, Éd. Boubée, Paris, 517 p.
- BOURRELLY, P., 1990a, *Les algues d'eau douce – Tome 1 : Les algues vertes* (2^e éd.), Éd. Boubée, Paris, 569 p.
- BOURRELLY, P., 1990b, *Les algues d'eau douce – Tome 3 : Les algues bleues et rouges*, Éd. Boubée, Paris, 512 p.
- BREUGNOT, E., DUTARTRE, A., LAPLACE-TREYTURE, C., HAURY, J., à paraître, Macrophyte local distribution and consequences on sampling methods in large river, *Hydrobiologia*.
- CAZAUBON, A., 1988, *Étude des peuplements d'algues en dérive et benthiques (épiphytes épilithiques et épipéliques) des rivières méditerranéennes (sud-est de la France et Corse)*, thèse d'état, université Aix-Marseille 3, 327 p.

- CAZAUBON, A., LOUDIKI, M., 1985, Écologie d'*Hildenbrandia rivularis* (Lichn.) Breb. (Rhodophyte Floridéophycée) en Provence et en Corse, *Rev. Sc de l'eau*, vol. 4, p. 311-323.
- CAZAUBON, A., COMTE, K., 1999, *Les communautés végétales (algues fixées et macrophytes) du secteur initial de la Sorgue. Prolifération de la Diatomée Melosira varians ; évaluation de la qualité des eaux*, rapport Fédération de pêche, Avignon, 52 p.
- CITOLEUX, J., 2005, Redécouverte de l'algue Characée *Lamprothamnium papulosum* J. Groves dans le Finistère, *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest*, nouvelle série, vol. 36, p. 603-606.
- CITOLEUX, J., LAMBERT, E., GUERLESQUIN, M., 2007, Les Characées de la Baie d'Audierne : Évolution du site au cours des 15 dernières années, *E.R.I.C.A.*, vol. 20, p. 55-64.
- COMBROUX, I., BORNETTE, G., WILLBY, N.-J., AMOROS, C., 2001, Regenerative strategies of aquatic plants in disturbed habitats : the role of the propagule bank, *Arch. Hydrobiol.*, vol. 152, n° 2, p. 215-235.
- COMPÈRE, P., 1992, *Flore pratique des algues d'eau douce de Belgique*, tome 4 : Charophytes, Ed. Jardin Botanique National de Belgique, 77 p.
- COMTE, A., CAZAUBON, A., 2002, Structural variation of epiphytic diatom communities on 3 macrophytes in a regulated river (Durance in south-east of France), *Annls Limnol.*, vol. 38, n° 4, p. 297-305.
- CORILLION, R., 1975, *Flore des Charophytes (Characées) du Massif Armoricaïn et des contrées voisines d'Europe occidentale*, JOUVE Éditeurs, vol. 4, 215 p.
- CORILLION, R., 1994, Les Characées de la baie d'Audierne, *Penn ar Bed*, n° 152, p. 1-19.
- DANIEL, H., HAURY, J., 1995, Effects of fish farm pollution on phytocenoses in an acidic river (the River Scorff, South Brittany, France), *Acta bot. gallica*, vol. 142, p. 639-650.
- FEIST, M., LIU, J., TAFFOREAU, P., 2005a, New insights into Paleozoic charophyte morphology and phylogeny, *American Journal of Botany.*, vol. 92, p. 1152-1160.
- FEIST, M., GRAMBAST-FESSARD, N., GUERLESQUIN, M., KAROL, K.-R., MCCOURT, R.-M., LU, H., ZHANG, S., WANG, Q., 2005b, in : *Treatise on invertebrate paleontology, part B, Protista 1*, KAESLER, R.-L. (ed.), vol. 1, Charophyta, Geological Society of America and the University of Kansas Press, Lawrence, Kansas, USA, 184 p.
- GERMAIN, H., 1981, *Flore des diatomées Eaux douces et saumâtres*, Éd. Boubée, 444 p.
- GRILLAS, P., BATTEDOU, G., 1998, Effects of flooding date on the biomass, species composition and seed production in submerged macrophyte beds in temporary marshes in the Camargue (S. France), Proceedings of the Intecol Conference, Perth, September 1996, in : *Wetlands for the Future*, MCCOMB, A.-J., DAVIS, J.-A. (eds), INTECOL'S V International Wetland Conference, p. 207-218.
- GRILLAS, P., VAN WIJCK, C., BONIS, A., 1993a, The effect of salinity on the dominance-diversity relations of experimental coastal macrophyte communities, *Journal of Vegetation Science*, vol. 4, p. 453-460.
- GRILLAS, P., GARCIA-MURILLO, P., GEERTZ-HANSEN, O., MARBA, N., MONTES, C., DUARTE, C.-M., TAN HAM, L., GROSSMANN, A., 1993b, Submerged macrophyte seed bank in a Mediterranean temporary marsh : abundance and relationship with established vegetation, *Oecologia*, vol. 94, p. 1-6.
- GUERLESQUIN, M., 1985, *Les Characées, bioindicateurs des milieux aquatiques continentaux dulçaquicoles et saumâtres*, rapport contrat CCE 9902-B SIFF/ENV 664 F (SD), IRFA Angers, 15 p.
- GUERLESQUIN, M., 1992a, Systématique et biogéographie du genre *Lamprothamnium* (Characées) caractéristique des biotopes aquatiques saumâtres, *Revue des Sciences de l'eau*, vol. 5, p. 415-430.
- GUERLESQUIN, M., 1992b, De l'utilisation des Characées en Écologie – 15^e conférence du Columa, Journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes, Versailles, *Annales ANPP*, vol. 2-3, p. 1059-1067.
- GUERLESQUIN, M., LAMBERT-SERVIEN, E., 1999, Propositions d'espèces déterminantes chez les Characées dans la région des Pays de la Loire, France, *J. Soc. Bot. France*, vol. 12, p. 107-109.

GUERLESQUIN, M., SULMONT, G., WATTEZ, J.-R., 1990, Biotopes riches en Charophycées dans les milieux humides de la Picardie occidentale, *Bull. Soc. Linn. Nord-Pic.*, vol. 8, p. 59-64.

HAURY, J., PELTRE, M.-C., 1993, Intérêts et limites des « indices macrophytes » pour qualifier la mésologie et la physico-chimie des cours d'eau : exemples armoricains, picards et lorrains, *Ann. Limnol.*, vol. 29, n° 3-4, p. 239-253.

JOHN, D.-M., BROOK, A.-J., WHITTON, B.-A., 2002, *The Freshwater Algal Flora of the British Isles. An Identification Guide to Freshwater and Terrestrial Algae*, Cambridge University Press éd., Cambridge, 702 p.

KARGUPTA, A.-N., JHA, R.-N., 2004, *Algal flora of Bihar (Zignemataceae)*, Bishen Singh Mahendra Pal Singh, Dehra Dun, 237 p.

KOMAREK, J., ANAGNOSTIDIS, K., 1999, *Süßwasserflora von Mitteleuropa 19/1. Cyanoprokaryota 1. Teil : Chroococcales*, Gustav Fischer éd., Stuttgart, 548 p.

KOMAREK, J., ANAGNOSTIDIS, K., 2005, *Süßwasserflora von Mitteleuropa 19/2. Cyanoprokaryota 2. Teil : Oscillatoriales*, Elsevier Spektrum Akademischer Verlag éd., Elsevier, München, 759 p.

KUMANO, S., 2002, *Freshwater Red Algae of the World*, Biopress Limited éd., Biopress Ltd., Bristol, 375 p.

LAMBERT-SERVIEN, E., 1995, *Contribution à l'étude phytoécologique des étangs de l'Anjou et de ses proches limites*, thèse Univ. Rennes I, 127 p. + annexes 113 p.

LAMBERT, E., 2002, Communautés à Characées des eaux oligo-mésotrophes faiblement acides à faiblement alcalines, Fiche 3140 (2), *Cahiers d'habitats Natura 2000 « Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire » – Tome 3 Habitats humides*, Éd. La documentation française, p. 107-111.

LAMBERT, E., GUERLESQUIN, M., 2002a, Eaux oligo-mésotrophes calcaires avec végétation benthique à *Chara* spp., Fiche 3140, *Cahiers d'habitats Natura 2000 « Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire » – Tome 3 Habitats humides*, Éd. La documentation française, p. 97-100.

LAMBERT, E., GUERLESQUIN, M., 2002b, Communautés à Characées des eaux oligo-mésotrophes basiques. Fiche 3140 (1), *Cahiers d'habitats Natura 2000 « Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire » – Tome 3 Habitats humides*, Éd. La documentation française, p. 101-106.

LAMBERT-SERVIEN, E., CLEMENCEAU, G., GABORY, O., DOUILLARD, E., HAURY, J., 2006, Stoneworts (*Characeae*) and associated macrophyte species as indicators of water quality and human activities in the Pays-de-la-Loire region, France, *Hydrobiologia*, vol. 570, n° 1, p. 107-115.

LAPLACE-TREYTURE, C., 2004, *Dynamique des peuplements d'algues macrophytes en grands cours d'eau : application à la Dordogne et à la Garonne, 2001-2004*, Cemagref Unité de recherche Qualité des eaux, Institut EGID Bordeaux III, mémoire de DESS « Ingénierie de l'eau – Mesures et Méthodes », 59 p.

LEITAO, M., COUTE, A., 2005, *Guide pratique des Cyanobactéries planctoniques du Grand Ouest de la France*, Éd. Agence de l'Eau Seine-Normandie, 63 p.

MC COURT, R., DELWICHE, C.-F., KAROL, K.-G., 2004, Charophyte algae and land plant origins, *Trends in Ecology and Evolution.*, vol. 19, n° 12, p. 661-666.

MC COURT, R., KAROL, K.-G., GUERLESQUIN, M., FEIST, M., 1996, Phylogeny of extant genera in the family Characid (*Charales, Charophyceae*) based on rbcL sequences and morphology, *American Journal of Botany*, vol. 83, n° 1, p. 125-131.

MC COURT, R., KAROL, K.-G., CASANOVA, M.-T., FEIST, M., 1999, Monophyly of genera and species of Characid based on rbcL sequences, with special reference to Australian and European *Lychnothamnus barbatus* (Characid : *Charophyceae*), *Australian Journal of Botany*, vol. 47, n° 3, p. 361-369.

MOORE, J.-A., 1986, *Charophytes of Great Britain and Ireland*, BSBI Handbook, n° 5, 140 p.

- NAULEAU, O., 1988, *Analyse bibliographique des conditions du développement des algues coloniales à formations macroscopiques*, rapport d'étude du SRAE Franche Comté pour le compte de l'Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse, Lyon, 25 p.
- PELTRE, M.-C., LÉGLIZE, L., SALLERON, J.-L., 1993, Végétation fixée et phosphore en petit cours d'eau. Conséquences d'une réduction des apports de phosphore, *Bull. fr. pêche piscic.*, vol. 331, p. 357-371.
- PELTRE, M.-C., MULLER, S., OLLIVIER, M., DUTARTRE, A., BARBE, J., HAURY, J., TREMOLIERES, M., 2002, Les proliférations végétales aquatiques en France : Caractères biologiques et écologiques des principales espèces et milieux propices. I. Bilan d'une synthèse bibliographique, *Bull. Fr. Piscic.*, vol. 365-366, p. 259-280.
- PIERRE, J.-F., 1972, Sur un problème de colmatage de prise d'eau par les algues, *Techn. Eau, Belg.*, vol. 303, p. 36-40.
- PIERRE, J.-F., 2001, Catalogue des algues du Nord-Est de la France et des régions attenantes, 1959-2001, mémoire, *Bull. Acad. Lorraine Sci.*, vol. 40, n° 3, 100 p.
- RODRIGUEZ, S., VERGON, J.-P., 1996, *Guide pratique de détermination générique des algues macroscopiques d'eau douce*, ministère de l'Environnement, DIREN Franche-Comté, 109 p.
- SCHUBERT, H., BLINDOW, I., 2003, Charophytes of the Baltic Sea, *The Baltic Marine Biologists Publication*, n° 19. Éd. A.R.G. Gantner Verlag Kommanditgesellschaft, 332 p.
- SIMO SANTALLA, P., CHU, N.-T., THIERRY, D., LAMBERT-SERVIEN, E., 1999, Étude isoenzymatique chez *Chara globularis* Thuillier (*Charophyceae*), *J. Bot. Soc. Bot. France.*, vol. 12, p. 111-114.
- SOULIÉ-MÄRSCHKE, I., 1999, Extant gyrogonite populations of *Chara zeylanica* and *Chara haitensis* : implications for taxonomy and paleoecology, *Australian Journal of Botany* vol. 47, n° 3, p. 371-382.
- SOULIÉ-MÄRSCHKE, I., 2002, Les Charophytes comme biomarqueurs pour la reconstitution des paléoenvironnements lacustres, in : *Géologie de la Préhistoire : Méthodes, Techniques, Applications*, MISKOVSKY, J.-C. (ed.), GEOPRE, Paris, p. 751-768.
- STEWART, N.-F., CHURCH, J.-M., 1992, *Red Data Books of Britain and Ireland : Stoneworts*, Éd. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, 144 p.
- TANDEAU de MARSAC, N., 2001, État des connaissances sur les cyanobactéries toxiques et leurs nuisances, *Techniques Sciences Methodes*, n° 9, p. 41-44.
- VAN DEN BERG, M.-S., 1999, *Charophyte colonization in shallow lakes : processes, ecological effects and implication for lake management*, Thesis Vrije Universiteit Amsterdam, 138 p.
- WEHR, J.-D., SHEATH, R.-G., 2003, *Freshwater algae of North America : ecology and classification*, Academic press, Amsterdam, NLD, 918 p.
- WILSON, K.-P., SHANNON, J.-P., BLINN, D.-W., 1999, Effects of suspended sediment on biomass and cell morphology of *Cladophora glomerata* (chlorophyta) in the Colorado river, Arizona, *Journal of Phycology*, vol. 35, p. 35-41.
- WOOD, R.-D., IMAHORI, K., 1964-1965, *A revision of the Characeae*, First Part : Monograph of the *Characeae* (1965), 904 p. – Second part : Iconograph of the *Characeae* (1964), n.p. Édition J. Cramer.