

De l'action du milieu considérée dans ses rapports avec la distribution générale des Algues d'eau douce

M. Joseph Comère

To cite this article: M. Joseph Comère (1913) De l'action du milieu considérée dans ses rapports avec la distribution générale des Algues d'eau douce, Bulletin de la Société Botanique de France, 60:sup2, 1-96, DOI: [10.1080/00378941.1913.10829337](https://doi.org/10.1080/00378941.1913.10829337)

To link to this article: <http://dx.doi.org/10.1080/00378941.1913.10829337>



Published online: 08 Jul 2014.



Submit your article to this journal [↗](#)



Article views: 56



View related articles [↗](#)

SOCIÉTÉ BOTANIQUE DE FRANCE

MÉMOIRES

25

De l'action du milieu considérée dans ses rapports avec la distribution générale des Algues d'eau douce;

PAR M. JOSEPH COMÈRE.

INTRODUCTION

Les Algues d'eau douce s'adaptent d'une manière remarquable aux diverses conditions de milieu; elles sont, comme les plantes aquatiques en général, beaucoup plus plastiques que les plantes terrestres, et leurs nombreuses familles sont représentées sous les climats les plus variés. Les circonscriptions floristiques de ces organismes n'ont aucun rapport avec celles des Phanérogames, et les connaissances que nous possédons sur leur biologie nous montrent qu'en raison de leur mode de vie, leur développement exige le concours de diverses influences qui diffèrent d'une manière sensible des facteurs qui règlent l'évolution annuelle des autres végétaux.

Partout où l'on rencontre de l'eau ou de l'humidité et de la lumière, ces Thallophytes se montrent en abondance, et leur

extension n'est limitée que, par la sécheresse pour les espèces aquatiques et par l'état hygrométrique de l'air pour les formes subaériennes. Les conditions écologiques des diverses formations déterminent particulièrement la composition des florules, ainsi que l'évolution des diverses formes, et leur distribution phytogéographique paraît assez peu soumise aux conditions climatiques spéciales pour que l'on puisse distinguer d'une manière bien précise des régions naturelles à la surface des divers continents. Du reste, l'aire moyenne des espèces la plus étendue est celle des Cryptogames inférieures. Celle des Cryptogames supérieures est moins largement circonscrite. La distribution des Monocotylédones est plus largement établie que celle des Dicotylédones. D'une manière générale, les plantes sont d'autant plus uniformément distribuées que leur organisation est moins parfaite.

Il résulte de ces particularités végétatives que dans les régions suffisamment accidentées, présentant des conditions physiogéographiques très variées et offrant, dans un rayon relativement limité, les divers climats des plaines chaudes, des zones tempérées et des régions glaciales, il est possible de trouver le plus grand nombre des espèces connues, et que les différences qui existent entre les flores algologiques des divers pays de notre globe diminuent progressivement avec les nouvelles recherches. Certaines formes d'Algues semblent cependant affecter les régions septentrionales, quelques espèces sont particulières aux pays équatoriaux et, en ce qui concerne les Algues subaériennes, plusieurs sont confinées dans les régions tropicales humides. Dans ces pays, l'humidité constante, la température élevée et l'éclairement très vif, favorisent le développement de ces plantes et, en particulier, des Myxophycées qui y sont très abondantes et prédominent sur la végétation des autres Algues. En ce qui concerne les formes subaériennes et les formes aquatiques de la flore tropicale, les Algues à pigment vert-bleu sont aussi infiniment plus abondantes dans les formations diverses de ces contrées que les Algues à pigment vert pur, sauf quelques légères exceptions.

D'une manière générale, il est aussi permis de constater que les régions nordiques et les pays d'altitude sont plus favorables

au développement des Diatomées et des Desmidiées; les grandes formes confervoidées, à part certaines Conjuguées, s'y montrent moins abondantes. Les régions tempérées et les pays de plaine sont, au contraire, en général, plus riches en espèces filamenteuses et en espèces vertes unicellulaires. Dans les contrées tropicales, comme dans nos serres chaudes et dans les établissements thermaux, les Chlorophycées filamenteuses sont bien moins abondantes, si l'on en excepte les *Spirogyra* et certains *Œdognium* qui, du reste, dans nos régions tempérées, affectent aussi les formations dont le réchauffement s'effectue dans des conditions spéciales.

Les premiers travaux des botanistes ont eu pour but l'examen purement descriptif des divers végétaux. Plus tard, ont été entreprises les recherches sur les fonctions vitales des organismes, et ainsi les morphologistes et les physiologistes ont d'abord travaillé séparément sans reconnaître combien étaient importants, considérés dans leur ensemble, les résultats de leurs recherches. L'Écologie a réuni aujourd'hui les deux branches de la Botanique, la Morphologie et la Physiologie, elle cherche à déterminer quelles sont les relations qui existent entre la plante et le milieu et à démontrer que les influences des conditions d'habitat sont corrélatives du développement physiologique, de même que les caractères structuraux sont en fonction des facteurs écologiques. C'est ainsi qu'à la phase purement analytique, indispensable et préliminaire, a succédé la phase synthétique et comparative. Les progrès actuels des sciences naturelles nous démontrent que plus nos connaissances des lois de la nature se développent, plus les diverses branches des études spéciales tendent à se relier entre elles au lieu de s'individualiser. En ce qui concerne les Algues, nous possédons déjà de très importantes observations écologiques, il sera utile de les poursuivre et de les compléter, car les problèmes à résoudre offrent une importance et un intérêt tout particuliers.

Notre travail est divisé en trois parties : la première traite de la classification des formations aquatiques, de la répartition de ces formations en régions caractéristiques et de la division des

florules correspondant à ces régions spéciales. Elle comprend aussi la nomenclature des termes usités en biologie aquatique, la description des diverses régions des grands lacs, des lacs-étangs et des cours d'eau; et, de plus, des considérations plus spéciales sur la division des formes planctoniques, d'après les différentes particularités de leur adaptation à la vie flottante et sur les florules littorales et profondes. Dans la seconde, ayant pour titre « Action du milieu », sont successivement étudiées les diverses influences exercées sur la végétation des Algues par les divers facteurs écologiques. La Distribution biologique générale fait l'objet de la troisième et dernière partie dans laquelle sont exposées successivement l'action des divers facteurs déterminant la dispersion des Algues d'eau douce, la distribution biologique des organismes, la statistique des groupes principaux et la population algologique des diverses stations. Enfin l'exposé de quelques recherches ayant trait à la « Périodicité du développement » terminent cette étude élémentaire dans laquelle j'ai essayé de grouper et de résumer, d'une manière aussi concise et aussi méthodique que possible, les documents provenant des travaux de divers auteurs et de quelques observations personnelles sur l'Action du Milieu considérée dans ses rapports avec la distribution générale des Algues d'eau douce.

I

DIVISION ET CLASSIFICATION DES FORMATIONS AQUATIQUES

- I. Division générale des Formations aquatiques. — II. Classification et nomenclature biologiques. § 1^{re}. Classification générale. § 2^e. Classification des Formations aquatiques en grandes régions. Nomenclature des Régions et des Groupes biologiques. § 3^e. Classification des Florules correspondant aux diverses Formations.

I. — DIVISION GÉNÉRALE DES FORMATIONS AQUATIQUES

Une formation végétale est l'expression actuelle des conditions déterminées de vie (conditions édaphiques, climatiques et bio-

tiques), indépendantes des différences floristiques et correspondant à des conditions stationnelles semblables et revêtant des formes de végétation analogues¹.

Les milieux divers habités par les Algues d'eau douce se divisent en *milieux aquatiques* et en *milieux subaériens*.

Les premiers comprennent :

A. Les Formations permanentes ;

B. Les Formations passagères.

A. Les **Formations permanentes** sont constituées par les cours d'eau et les réservoirs naturels et artificiels, chez lesquels le niveau de la masse liquide est sensiblement le même pendant toute la période annuelle.

Ils comprennent deux catégories :

a. Les formations à cours plus ou moins rapide.

1° Cours d'eau à courant d'une intensité variable. 2° Ruisseaux, canaux d'irrigation, etc.

b. Les formations stagnantes :

1° Lacs ; 2° lacs-étangs ; 3° étangs proprement dits ; 4° marais ; 5° bassins artificiels : réservoirs, abreuvoirs, bassins des places et des jardins publics, etc. ; 6° tourbières ; 7° gourgs ; 8° sources thermales et minérales ; 9° glaciers et névés.

B. Les **Formations passagères** sont constituées par les petites mares, les laisses, les fossés, etc., soumis à la dessiccation estivale.

Les milieux subaériens comprennent :

1° Vieux murs ; 2° troncs d'arbres ; 3° talus suintants ; 4° terre humide ; 5° pierres, rochers et bois mouillés ; 6° serres chaudes ; 7° établissements thermaux.

Nous pouvons encore ranger dans les milieux subaériens certaines catégories de milieu d'une nature particulière comme les coquillages, les œufs des oiseaux aquatiques. On voit même

1. Cf. FLAHAULT (Ch.), *Projet de nomenclature phytogéographique* (Congrès intern. Bot. Paris, 1900), p. 19. — WARMING (Eug.), *Öcology of Plants. An introduction to study of plants Communities*, in-8, Oxford, 1909. p. 72.

des Algues se développer sur des supports de nature très hétéroclite et peu fréquente : des carapaces de tortue, des peaux de serpents, de divers animaux, des crânes humains, etc. (*Algues épizoïques*). Certaines espèces sont épiphytes sur les Phanérogames ou les autres Algues, sur des Champignons dans les stations humides, sur les feuilles mortes et sur le bois pourri. D'autres formes inférieures entrent en symbiose avec des Champignons pour former des Lichens ou avec des Infusoires et des Éponges. Enfin une catégorie d'Algues que l'on désigne sous le nom d'*Urophiles* se retrouve près des habitations, des étables, partout où l'urine de l'homme ou des animaux développe des émanations ammoniacales; l'on a même vu des formes de *Pleurococcus* se développer autour des fumerolles des solfatares des environs de Naples.

Après cette énumération des diverses formations qui peuvent donner asile aux Algues d'eau douce, nous fournirons quelques détails sur la nature de certaines d'entre elles.

a. Cours d'eau. — Dans la catégorie des cours d'eau, il convient de distinguer les fleuves et les rivières à cours rapide des formations de même nature dont le débit est lent. La nature de la végétation algologique est bien différente dans les deux cas. Elle est, en général, moins abondante et peu variée dans les eaux très courantes, où elle ne se développe, grâce à des moyens de fixation particuliers, que sur les bois des barrages et des chaussées, ou encore sur les pierres et les rochers des rives; tandis que, dans les formations où le mouvement de la masse liquide s'opère lentement, les espèces sont plus nombreuses, surtout lorsque les végétaux phanérogames peuvent se développer sur les rives en plus ou moins grande abondance. La même particularité se présente pour les torrents de la montagne, dans lesquels on ne rencontre, en raison de la basse température des eaux et de l'action mécanique du courant, que des formes spécialement adaptées, alors que les petits ruisseaux de la plaine sont d'une richesse relativement plus grande. Le degré de transparence des eaux, qui est influencé par les circonstances atmosphériques et par la nature géologique des terrains traversés, joue aussi, comme nous le verrons plus loin, un rôle assez important dans la distribution de nos Thallophytes.

6. Formations lacustres. — D'après la définition de Forel, « un lac est une masse d'eau stagnante, réunie dans une dépression du sol, sans continuité avec la mer ». Les formations lacustres constituent, en raison des conditions biologiques très variées qu'elles peuvent présenter et de leur valeur économique, les formations d'eau douce les plus importantes et les plus intéressantes à étudier. Parmi elles, nous distinguerons les vrais lacs, d'une grande profondeur (plus de 30 mètres en moyenne), dont les bords sont escarpés, et les lacs-étangs.

Dans les premiers, dont la nature des rives ne permet pas le développement de la flore phanérogamique et des Characées, la végétation algologique n'est représentée que par des espèces flottantes et par des formes se propageant sur les parois des cuvettes rocheuses.

Dans les lacs-étangs, dont la profondeur est généralement moindre, la présence caractéristique des macrophytes aquatiques, la déclivité progressive des bords et leur nature souvent marécageuse, permettent le développement d'une flore plus abondante et surtout plus variée.

Les conditions écologiques des lacs et des lacs-étangs, que nous étudierons plus spécialement, sont aussi très variables avec leur altitude, leur profondeur, leur superficie, leurs constantes thermiques, le renouvellement plus ou moins rapide de la masse liquide et la nature des terrains dans lesquels sont creusés ces réservoirs aquatiques.

Au point de vue de leur constitution géologique et de leur mode de formation, les vrais lacs de montagne, établis dans les roches primitives de structure dure, résistante et de nature siliceuse n'ont été modifiés que très peu dans leurs dimensions et leurs contours pendant une très longue période de temps, et la durée de ces réservoirs aquatiques peut être évaluée à une importante série d'années. Les lacs moins profonds, situés dans des régions d'altitude plus faible, ou dans la plaine, dont les parois sont formées dans des sols plus friables, ordinairement de nature calcaire, sont à la longue envahis et comblés progressivement par la vase à la suite des apports alluvionnaires des affluents, par la décomposition des végétaux littoraux et flottants et par les dépôts de matière morte organisée

fournis par les organismes lacustres. Ils sont appelés à disparaître définitivement, et il est difficile d'admettre qu'il puisse s'en créer de nouveaux. Dans certains lacs, le caractère est mixte. Sur certains points, les berges peuvent plonger avec une forte inclinaison; sur d'autres côtés, le lac peut avoir été comblé par les alluvions des cours d'eau qui l'alimentent. La forme des lacs de la première catégorie est, en général, bien délimitée et circulaire; tandis que celle des lacs-étangs est beaucoup plus irrégulière et allongée. Leurs extrémités et leurs côtés se transforment d'une manière plus ou moins intensive en étangs marécageux.

Dans d'autres cas (lacs de tourbière de Magnin), les lacs sont entourés par une tourbière qui progresse peu à peu et leur surface tend ainsi à diminuer de plus en plus. Sur leurs bords envahis par la végétation turficole se montre une série de zones correspondant à des stades différents de l'évolution des tourbières. L'accroissement des *Sphagnum* et la production consécutive et incessante de tourbe réduisent ainsi d'une manière lente, mais continue, la surface des lacs à bords plats. A ces causes de comblement vient s'ajouter, en ce qui concerne les cuvettes lacustres situées dans des terrains stratifiés d'origine plus récente, l'action des vagues qui produisent l'érosion des rivages, celle de la glace et des Algues épilithes qui désagrègent les pierres et les graviers des bords.

c. Formations de nature spéciale. — Bien que le mot *Gourg* ou *Gourges* ne soit guère usité en dehors du Pays toulousain, nous avons cru devoir l'adopter, à défaut d'autres dénominations, pour désigner ces sortes d'étangs situés le long des cours d'eau et qui communiquent avec ceux-ci par des bras plus ou moins étendus. Ces formations aquatiques, en général, d'une profondeur assez restreinte, paraissent correspondre aux *backwaters* des auteurs anglais. Ils peuvent être considérés comme intermédiaires entre les milieux d'eau courante et les milieux d'eau stagnante. Le nom de Gourg, d'après Ém. Belloc ¹, vient probablement du celtique *Gordd* (trou), ou mieux encore du latin *Gurges*, comme le mot français Gouffre; mais, dans le

1. BELLOC (Ém.), in *Annuaire du Club alpin français*, vol. XXIII, 1895, p. 26.

cas présent, nous ne l'employons pas dans le sens figuré et il n'implique pas l'idée d'une cavité vide. Les Gourgs présentent un intérêt spécial au point de vue de l'industrie piscicole, surtout lorsqu'ils sont situés le long des rivières à cours rapide. Un grand nombre de poissons trouvent dans ces formations spéciales des endroits favorables pour déposer leurs œufs, et leurs jeunes alevins, en même temps qu'un abri plus sûr, une nourriture plus abondante.

Le mot *laisse*, employé aussi, mais assez rarement, par les botanistes floristiques, sert à désigner les petites mares formées aussi dans le voisinage des rivières et produites par leurs débordements. Tandis que les Gourgs sont des milieux permanents, par suite de leur mode d'alimentation continue; les laisses sont des milieux passagers qui sont soumis, surtout dans les régions méridionales, à la dessiccation estivale.

Dans les étangs qui avoisinent la mer, certaines espèces d'Algues d'eau douce peuvent se développer en s'adaptant ainsi à des conditions spéciales de milieu. Il en est de même des sources minérales de composition variée.

En ce qui concerne les sources thermales et, en particulier, les sources sulfureuses, il y a lieu d'établir une distinction entre les organismes, désignés sous le nom de *Sulfobactéries*, du groupe des Bactéries, qui se développent plus spécialement dans les milieux tenant en dissolution des principes sulfurés, comme les *Beggiotoa*, par exemple, et les Algues thermophiles qui se propagent dans les eaux naturelles à haute température, sulfureuses ou non, comme aussi dans les eaux chaudes provenant de divers usages industriels.

Dans les établissements organisés d'après les données de la science moderne, les eaux chargées de principes actifs sont mises à l'abri, autant que possible, de l'influence de l'air et de la lumière, et les organismes, autres que les Bactéries, ne se montrent que dans les bassins exposés à l'influence de ces facteurs indispensables à leur vie, ou dans les parties extérieures de la canalisation donnant issue aux eaux thermales qui ont servi aux divers usages balnéaires.

C'est au développement intense des organismes bactériens, facilité par la nature et la température du milieu, qu'est due la

formation de cette matière particulière de consistance spéciale, qui abonde dans les sources sulfureuses chaudes. Cette substance, désignée sous le nom de *Glairine*, et qui présente une grande analogie avec le revêtement muqueux qui entoure un grand nombre d'Algues, se présente sous des aspects variés et des colorations spéciales produites par les microphytes qui entrent dans sa composition.

d. **Formations passagères.** — Les formations que j'ai antérieurement désignées¹ sous le nom de *Milieux passagers* sont constituées par les petites mares, les flaques d'eau pluviale et surtout par les fossés bordant les routes ou limitant les champs cultivés. Ces formations de nature particulière, au point de vue de leur stabilité très variable, se montrent surtout abondantes dans les pays méridionaux. Bien qu'en général de dimension réduite, exception faite pour les fossés qui peuvent atteindre une grande longueur, mais sont ordinairement étroits et peu profonds, ces petits réservoirs, alimentés par les eaux météoriques, donnent asile à des espèces présentant des particularités évolutives intéressantes. Sous les climats chauds, leur durée est souvent éphémère ou intermittente, et au cours de certaines années exceptionnelles, ils peuvent ne pas se montrer très abondants, ou du moins ne pas se peupler, soit par suite de la rareté des pluies de l'hiver, soit parce que leur dessiccation, due à l'action des chaleurs trop précoces, se produit trop rapidement pour que les microphytes puissent se développer.

Les serres chaudes et humides, les parois des salles d'inhalation et de vaporisation, des galeries et conduites des eaux dans les établissements thermaux sont particulièrement favorables à la végétation des *Myxophycées* subaériennes. Ces plantes sont ainsi soumises à des conditions semblables à celles que l'on observe dans les contrées tropicales où l'état hygrométrique et la température atteignent un degré élevé. Il est assez difficile de savoir si les formes qui affectent les milieux subaériens artificiels à haute température et saturés de vapeur

1. COMÈRE (J.), *Observations sur la Périodicité du développement de la Flore algologique dans la région toulousaine* (Bull. Soc. bot. Fr., t. LIII, 1906, p. 390). — *De l'Évolution périodique des Algues d'eau douce dans les formations passagères* (Ibid., t. LVII, 1910, p. 558-563).

d'eau ont été introduites dans les serres chaudes avec les Phanérogames exotiques ou si elles sont purement locales. Bien que la culture des plantes exotiques soit une ancienne pratique, il n'en est pas de même de celle de l'observation des Algues. En tout cas, plusieurs espèces de Myxophycées sont absolument caractéristiques des milieux spéciaux dont nous venons de nous occuper.

II. — CLASSIFICATION ET NOMENCLATURE BIOLOGIQUES

§ 1^{er}. — CLASSIFICATION GÉNÉRALE.

Nous avons déjà établi une division générale des formations aquatiques. En ce qui concerne maintenant la classification des Algues en fonction de leurs affinités écologiques, nous examinerons d'abord leur distribution dans les diverses formations et la nature particulière de leur habitat; ensuite nous distinguerons les diverses régions biologiques des grandes formations et les groupements d'organismes particuliers à chacune de celles-ci.

Les Algues, d'après la nature de leur habitat, peuvent se diviser en Algues aquatiques et en Algues subaériennes.

Les Algues aquatiques comprennent :

A. Les *Algues libres*, flottant ou nageant passivement dans l'eau des diverses formations aquatiques sous l'influence du jeu des vents et des vagues, se montrant souvent en société des petits animaux : Péridiniens, Copépodes, etc., et constituant le *Plancton*¹. Le Plancton doit comprendre toutes les formes qui ne sont jamais fixées dans aucune période de leur évolution, quelle que soit leur position dans le milieu, soit à la surface, soit dans les couches plus profondes.

B. Les *Algues fixées* qui peuvent être :

a. *Epiphytes*, soit sur des Phanérogames aquatiques, soit sur d'autres Algues ou sur d'autres végétaux cryptogames.

1. Cf. CHODAT (R.), *Études de biologie lacustre. Nouvelles remarques sur la flore pélagique des lacs suisses et français* (Bull. Herbier Boissier, t. VI, n° 1, janvier 1898).

b. Epilithes, adhérentes aux rochers, aux pierres, etc.

c. Epixylites, se développant sur le bois des barrages, les vannes des écluses, etc.

d. Epigées, sur le sable, la terre ou la vase (*Géophiles*).

e. Symbiotiques, en consortium avec des Éponges ou des Infusoires, ou avec d'autres plantes. C'est ainsi qu'une espèce d'*Anabaena* vit en société avec un Lycopode aquatique du genre *Azolla* et un autre avec une Hépatique du genre *Blasia*. Quelques Algues, comme les *Chlorella*, se développent en symbiose avec l'*Hydra viridis* ou des Infusoires des genres *Amæba*, *Paramecium*, *Ophrydium*, etc.

f. Endophytes; dans les intercellulaires de certaines plantes aquatiques.

g. Perforantes, qui se propagent à l'intérieur des pierres calcaires ou des coquilles de certains Mollusques.

Les Algues subaériennes se divisent à leur tour de la manière suivante :

a. Epiphytes, sur les feuilles des Phanérogames, l'écorce des végétaux arborescents, les Mousses, etc.

b. Epilithes, sur les pierres, les rochers, les vieux murs.

c. Epigées, sur la terre humide.

d. Symbiotiques, associées à des Champignons pour former des Lichens.

e. Endophytes, vivant à l'intérieur des feuilles de certaines plantes.

f. Parasites, limitées au seul genre *Phyllosiphon*; et demi-parasites (*Cephaleuros*).

g. Incrustantes, entrant dans la formation des dépôts stalactiformes ou des travertins des sources chaudes calcaires ou siliceuses. Ces productions atteignent des dimensions souvent considérables.

§ 2°. — CLASSIFICATION DES FORMATIONS AQUATIQUES EN GRANDES RÉGIONS. NOMENCLATURE DES RÉGIONS ET DES GROUPES BIOLOGIQUES.

Dans les grands réservoirs d'eau douce : lacs, lacs-étangs, étangs, fleuves et rivières, on peut distinguer de grandes régions plus ou moins nettement déterminées et qui comprennent des

groupes de population algologique correspondant à chacune d'entre elles.

La nomenclature des termes servant à désigner les diverses parties des régions et les divers groupes d'organismes qui les habitent est assez compliquée, et de nombreux synonymes ont été successivement proposés par les divers auteurs limnologues pour dénommer les divisions et les subdivisions, parfois poussées à l'extrême, des grands milieux aquatiques aux divers points de vue de leur biologie. Autant que possible, dans l'exposé qui va suivre, nous n'employerons que les expressions techniques qui nous ont paru les plus simples et qui s'adaptent à la désignation la plus claire et la plus caractéristique des particularités étudiées.

Pour établir la division systématique des régions et des florules correspondantes, nous nous sommes basé le plus souvent sur les travaux des limnologues qui, comme Haeckel, Forel, Schröter, Apstein, Schröder, Seligo, Istanff, Zacharias, Magnin, etc., ont proposé divers groupements et classifications biologiques et en particulier sur un travail de Garbini¹, qui résume d'une manière précise et concise les travaux de l'auteur et ceux publiés antérieurement sur cette question spéciale.

Nous grouperons ainsi les zones biologiques des grands milieux aquatiques en trois régions :

- a. La Région littorale, ou néritique;
- b. La Région planctonique, ou limnétique;
- c. La Région profonde ou du fond, ou bentonique.

a. La *Région littorale*, ou *néritique*, est formée par la zone plus ou moins étendue, selon l'inclinaison et l'étendue des réservoirs aquatiques, qui est située le long des rives.

b. La *Région planctonique*, ou *limnétique*, comprend la masse d'eau, libre de macrophytes, dans laquelle nagent par leurs propres moyens, ou supportés par le mouvement de l'eau, les organismes qui constituent la matière flottante, désignée sous le nom de *Plancton*. Le Plancton, selon la nature des milieux, est appelé : *Plancton lacustre*, *Plancton stagnal*, *Plancton fluvial*.

Nous examinerons maintenant, dans les diverses catégories de

1. GARBINI (A.), *Per orientarsi nella nomenclatura degli studi concernenti la vita delle acque dolci* (Nuova Notarisia, Luglio 1901, p. 95-114).

milieux, leurs régions biologiques et les groupes d'organismes correspondants.

A. Lacs. — Dans les grands lacs, la Région littorale est caractéristique, elle s'étend du bord jusqu'à 30 mètres environ de profondeur. Si les rives sont escarpées, ou à pic, et l'eau très profonde, comme cela se présente dans les vrais lacs au point de vue biologique, elle peut être nulle, tandis que dans les lacs moins profonds, lacs-étangs pourvus d'une végétation macrophytique, elle se prolonge aussi loin que le permet l'inclinaison des parois lacustres.

Dans ce dernier cas, l'on peut distinguer dans la *Région littorale*, ou *Région néritique*, plusieurs zones successives :

1. La *Greve* (*Grève exondée de Forel*¹⁾, formée d'un terrain caillouteux ou rocheux. Cette zone n'appartient pas au lac, mais elle peut être baignée par l'eau au moment des tempêtes.

2. La *Plage submersible* (*Grève inondable de Forel*), qui, faiblement inclinée, peut être à sec ou inondée selon les saisons.

3. La *Plage submergée* (*Grève inondée + Beine de Forel*), couverte d'une couche d'eau plus ou moins profonde, qui se développe horizontalement vers le milieu du lac. Elle est formée par l'action corrosive des vagues.

4. La *Déclivité* (*Mont de Forel*), qui s'étend dans le lac en forme de pente très inclinée et dont la limite avec la plage submergée se distingue facilement par une ligne le long de laquelle la plage submergée se creuse subitement.

5. Entre la déclivité et le fond du lac se présente le *Talus littoral*, qui constitue les parois du bassin lacustre; il est d'une inclinaison variable et se prolonge jusqu'à la limite de la végétation des macrophytes, qui se présente ordinairement à la profondeur de 30 mètres dans les grands lacs.

La *Région planctonique* ou *limnétique* doit être considérée comme occupant non seulement la partie centrale des lacs, mais toute la masse aquatique. Le plancton lacustre, surtout dans les cuvettes à parois escarpées, a la même composition au centre que sur les bords.

1. FOREL (F.-A.), *La Faune profonde des lacs suisses* (Mém. Soc. helv. scienc. nat., 1885, vol. 29). — *Le Léman*, Lausanne, Rouge, 1892.

Au point de vue de la variation verticale de la distribution du plancton, on peut distinguer trois zones :

La *Zone superficielle*, ou *épilimnétique*, d'une épaisseur de 2 mètres environ ;

La *Zone moyenne*, ou *mesolimnétique*, située entre la couche immédiatement superposée au fond et la zone superficielle.

La *Zone profonde*, ou *bathylimnétique*, qui va de la zone moyenne au fond du lac.

La *Région profonde*, ou *bentonique*, qui est constituée par le fond du lac, comprend la partie située au-dessous de la zone limite de la végétation macrophytique.

b. Étangs. — Dans les étangs, nous pouvons distinguer aussi trois régions biologiques correspondant à celles qui se montrent dans les lacs. Mais, en raison de la profondeur moins grande de ces milieux, certains groupes biologiques ne peuvent être caractérisés, particulièrement en ce qui concerne la position des organismes dans les diverses zones.

c. Cours d'eau. — Les grandes régions biologiques peuvent s'établir dans les fleuves ou les cours d'eau importants, à condition qu'ils n'aient point une allure torrentielle.

La *Région littorale* comprend trois zones : la *Grève*, la *Plage submersible* et la *Plage submergée* qui se continue avec le fond. Dans les cours d'eau à bords escarpés ou endigués et dans les petites rivières la première zone peut manquer et les trois faire défaut sur certains points.

La *Région planctonique* est caractéristique des grands fleuves à cours très lent.

La *Région profonde* correspond aux régions analogues des lacs et des étangs.

§ 3°. — CLASSIFICATION DES FLORULES

CORRESPONDANT AUX DIVERSES FORMATIONS.

Florules lacustres. — L'ensemble des organismes végétaux qui vivent dans un lac constitue la *Florule lacustre*. Cette florule se divise en catégories correspondant aux régions biologiques que nous venons de déterminer.

D'après C. Schröter¹, les composants de la Flore lacustre peuvent se diviser en trois groupes bien distincts :

La *Flore du fond*, comprenant la Flore profonde et la Flore littorale (*Phytobenthos*).

La *Flore flottante*, dont font partie les plantes croissant librement dans l'eau et aptes à la vie aérienne, comme *Lemma*, *Hydrocharis*, etc., qui donnent asile à de nombreuses Algues épiphytes (*Phytopluston*).

A la *Région littorale* correspond la *Florule littorale*, qui n'existe que dans les lacs présentant une zone littorale et fait défaut dans les vrais lacs dont les bords sont escarpés. Bien que cette zone soit surtout occupée par des macrophytes, elle présente de nombreuses Algues confervoïdes et protococcoïdes épiphytes qui peuvent prendre un grand développement, surtout lorsque les bords sont marécageux.

On a établi, au point de vue de la végétation phanérogamique de la région littorale, qui est en relation intime avec la végétation algologique, diverses zones correspondant à la nature des diverses plantes qui les composent : le *Caricetum* (Région des *Carex*); le *Phragmitetum* (Région des *Roseaux*); le *Scirpetum* (Région des *Scirpes*); le *Potamogetonetum* (Région des *Potamots*); le *Characetum* (Région des *Chara*) et le *Nupharetum* (Région des Nénuphars et *Nymphæa*).

Ces zones, en général presque concentriques et parallèles, peuvent n'exister qu'en partie ou comporter même, d'après divers auteurs, d'autres subdivisions et ne sont pas toujours établies dans l'ordre indiqué. Le plus souvent, les *Carex*, les *Phragmites* et les *Scirpes* correspondent à la Plage submergée, ce sont des plantes palustres dans le vrai sens du mot. Les *Potamogeton* se développent dans la partie correspondant à la déclivité, constituant la vraie florule aquatique, et les *Chara* et les Nitellées sont complètement submergées, se développant sur le talus littoral jusqu'à la limite extrême de la végétation des macrophytes. C'est surtout dans la région palustre des *Carex*, des *Phragmites* et des *Scirpes* que les florules confervoïde et protococcoïde se développent avec le plus d'intensité. Dans

1. SCHRÖTER (C.), *Die Schwefelflora unserer Seen*, Zürich, Zürcher et Furrer, 1896.

certaines conditions, les *Nymphæa*, *Nuphar*, *Myriophyllum*, etc., peuvent se présenter aussi en abondance et donner asile à toute une population de formes spéciales. Enfin, les pierres du rivage sont souvent couvertes par des Algues.

L'ensemble des Phanérogames qui se maintiennent suspendues dans l'eau et vivent sans lien avec le sol, comme les Salvinacées, les Utriculaires, les Lemnacées, etc., constitue le *Macroplancton*.

La Florule *planctonique*, ou *limnétique*, comprend les organismes planctonobiens qui errent, ou qui nagent continuellement dans la région limnétique et qui sont mis en mouvement par l'action des vents ou des vagues. Les limnologues se sont occupés de préciser les modes de répartition des organismes qui constituent le plancton. Les résultats auxquels on est parvenu sont assez contradictoires, c'est-à-dire que le problème n'est pas encore complètement élucidé. L'ensemble des formes phyto-planctoniques peut être divisé en diverses catégories qui correspondent aux divers points de vue de leurs différentes particularités biologiques.

Nous pouvons ainsi considérer les espèces planctoniques :

1° Par rapport à la position qu'elles occupent dans le milieu aquatique (*a*); 2° à la durée du temps qu'elles passent dans la région planctonique (*b*); 3° à leur mode de locomotion ou de soutien à la surface ou à l'intérieur de la nappe lacustre (*c*); 4° à la composition de la flore planctonique (*d*).

a) Les formes planctoniques se divisent relativement à leur position dans le milieu en formes :

I. *Epilimnétiques*, qui vivent toujours à la surface, correspondant à la zone superficielle.

II. *Zonolimnétiques*, qui habitent diverses profondeurs de la zone moyenne. Elles peuvent se diviser en formes :

α. *Nyctilimnétiques*, habitant la nuit à la surface, le jour dans les couches plus profondes.

β. *Chimolimnétiques*, qui se tiennent à la surface durant l'hiver, dans les couches profondes pendant l'été.

γ. *Allolimnétiques*, qui vivent dans des zones diverses, peu sensibles aux variations de la température.

Ces catégories des formes zonolimnétiques intéressent plus

particulièrement la biologie des espèces animales que celle des espèces végétales planctoniques.

III. *Bathylimnétiques*, qui sont celles qui vivent toujours dans la Zone profonde. Ces formes font nécessairement défaut dans les lacs dont la profondeur établit une limite à la végétation algologique.

b. Relativement à la durée du temps qu'elles passent dans la région limnétique, les formes planctoniques peuvent comprendre les formes :

I. *Eulimnétiques*, qui restent toujours dans la région planctonique et se montrent surtout au large de la nappe lacustre.

II. *Accidentelles* ou *ticolimnétiques*, qui sont des formes littorales passant dans la région planctonique pendant une période de temps variable et se rencontrent surtout sur les bords.

III. *Erratiques*, qui sont apportées accidentellement, soit par les courants du fond, ou par les affluents des lacs, soit à la suite de débordements ou de tempêtes qui agitent profondément les eaux. Ces espèces sont littorales, fluviales, ou de fond et ne se maintiennent que temporairement.

c. Par rapport à leur mode de soutien, ou de mouvement, les formes :

I. *Autocinétiques*, qui se meuvent au moyen de cils, comme les Volvocinées.

II. *Allocinétiques*, qui sont soutenues sur l'eau par des moyens variés, morphologiques ou hydrostatiques.

Parmi celles-ci, on distingue :

a. Les *Morphocinétiques*, qui sont maintenues flottantes par la disposition de leurs formes et que Garbini¹ et Schröder² divisent ainsi :

1. *Tympanoïdes*, ou types en forme de tambour. Ex. : *Melosira*, *Cyclotella*, etc. (*Trommeltypus* de Schröder).

2. *Desmoïdes*, ou types en forme de ruban, qui comprennent les formes linéaires ou un peu fusoïdes unies par leurs bords latéraux, soit complètement, soit en partie, soit aussi en zigzag. Ex. : *Tabellaria*, *Fragillaria*, etc. (*Bandtypus* de Schröder).

1. GARBINI (A.), *Intorno al plancton dei laghi di Mantova* (Mém. Acad. di Verona, vol. LXXIV, fasc. III, 1899).

2. SCHRÖDER (B.), *Ueber das Plankton der Oder* (Berichte der deuts. bot. Gesellsch., XVI, 1897).

3. *Astéroïdes*, ou types en forme d'étoile, caractérisées par des appendices à disposition variée, ou qui sont réunies par des rayons. Ex. : *Asterionella*, *Staurostrum*, etc. (*Sternotypus* de Schröder).

4. *Attractoïdes*, ou types en forme de fuseau, qui comprennent les planctonobiens en fuseau droit ou arqué, rarement en spirale, solitaires ou réunis en série. Ex. : *Synedra*, *Rhaphidium*, *Closterium*, etc. (*Spindeltypus* de Schröder, *Rhaphidoplancton* d'Istvanffi¹).

5. *Discoïdes*, ou types en forme de disque, auxquels se rattachent les Algues lenticulaires ou ellipsoïdes, souvent réunies en nombre varié, formant de vrais cénobes, quelquefois lacuneux ou sétigères. Ex. : *Pediastrum*, *Merismopedium*, etc. (*Scheibentypus* de Schröder; *Scaphoplancton* de Istvanffi en grande partie).

6. *Sphéroïdes*, ou types en forme de sphère. Ex. : *Cœlastrum*, *Cœlosphærium*, etc. (*Sphæroïdtypus* de Schröder).

β. Les *Hydrocinétiques*, qui sont soutenues par des matières grasses, comme *Botryococcus*, *Ineffigiata*, *Dictyosphærium*, etc., ou par des bulles gazeuses, qui diminuent leur poids spécifique, comme les *Anabæna*.

d. Au point de vue de sa composition, le Plancton lacustre peut être :

I. *Polymixte*, composé d'espèces variées et appartenant à diverses familles, sans qu'aucune ne domine.

II. *Monotone*, formé d'espèces appartenant à un seul genre ou à une seule famille et, dans ce cas, il est :

α. *Prévalent* : lorsque la plus grande partie est constituée par une seule espèce, ou par un seul genre ;

β. *Uniforme* : quand toute la masse organisée est formée d'une espèce unique.

La *Florule Profonde* comprend l'ensemble des organismes qui vivent dans la région formant le fond des lacs. Au point de vue algologique, sa présence est liée aux conditions de transparence et d'éclairage du milieu. Dans les lacs très profonds,

1. ISTVANFFI (G. VON), *Kryptogamen-Flora der Balatonsees und seiner Nebengewässer*, p. 18-19 (Resultate der wiss. Erforsch. der Balatonsees. Wien, 1898, Hölzel).

cette florule peut faire défaut. Souvent, jusqu'à la limite de l'action des rayons lumineux, les parois des cuvettes lacustres sont tapissées par une couche d'organismes végétaux, à laquelle Forel a donné le nom de *Fente organique* et qui est le plus ordinairement constituée par de petites Palmellacées, avec des Pleurococcacées et d'abondantes Diatomacées¹.

Florules stagnales. — La Florule Littorale des Étangs, correspondant à la Région Littorale, est constituée par les mêmes groupes que dans les lacs; mais, dans ces formations, ce sont les formes palustres qui dominent.

La Florule Planctonique Stagnale, correspondant à la région Planctonique et la Florule Profonde sont les analogues des florules correspondantes lacustres, sauf en ce qui concerne les groupes établis d'après la position des planctonobiens.

Florules fluviales. — Les Florules fluviales, littorales, planctoniques et profondes, correspondent aussi à celles des milieux lacustres et stagnants. Certains organismes fluviaux, très peu nombreux, il est vrai, les *Eupotamiques*, peuvent ne se rencontrer que dans le plancton fluvial. Mais, en général, les formes fluviales sont identiques, ou ne constituent que de simples variétés des espèces stagnales.

Dans certaines conditions biologiques, la Florule Fluviale peut prendre un très grand développement et présenter ainsi des particularités intéressantes. Certains grands fleuves, dans le voisinage de leur embouchure, et même dans certaines parties de leur cours, ont une allure des plus lentes et le renouvellement presque insensible de la masse liquide permet l'évolution de nombreuses formes. Il en est autrement dans les cours d'eau à allure rapide. Dans ces formations, la végétation de quelques Algues fixées est seule possible. Certaines espèces peuvent se montrer aussi cependant dans les anfractuosités plus tranquilles qui leur offrent un abri contre l'action mécanique du courant.

Florule des formations de faible étendue. — Dans les formations d'importance moindre que celles dont nous venons

1. BRUN (J.), *Végétations pélagiques et microscopiques du lac de Genève* (Bull. Soc. bot. Genève, juin 1884, p. 32).

de nous occuper, les régions biologiques et leurs florules correspondantes sont plus difficiles à distinguer et le plus souvent même se confondent.

Dans les milieux très petits, il arrive même fréquemment que la population aquatique se réduit à une seule forme qui, sous l'influence de la concurrence vitale, peut faire ensuite place à une autre qui accomplit à son tour son évolution.

Algues de la neige. Cryoplancton. — Comme annexe à l'étude des Régions et des Groupes biologiques, il convient de signaler la petite catégorie des Algues de la neige, constituant le *Cryoplancton*, qui comprend quelques formes évoluant sur les glaciers et les névés des régions d'altitude. Parmi celles-ci, on a trouvé en particulier : le *Sphærella nivalis* Sommerf., quelques autres Volvocinées des genres *Chamydomonas* et *Pteromonas*, le *Rhaphidium nivale* de Chodat, de nombreuses zoospores de différentes espèces. Dans les régions arctiques, on a signalé, de plus, la présence de quelques Desmidiacées : l'*Ancylonema Nordenskiöldii*, un *Cosmarium*, etc.¹. Nous aurons l'occasion de nous occuper plus loin et de nouveau des formes nivales à propos de la flore des régions arctiques et antarctiques.

II

DE L'ACTION DES DIVERS FACTEURS ÉCOLOGIQUES

I. Facteurs climatiques. § 1^{er}. Lumière. § 2^e. Température. § 3^e. Pluviosité et courants aériens. — II. Facteurs physiques et chimiques. § 1^{er}. Action mécanique du milieu. § 2^e. Action chimique du milieu. § 3^e. Action du milieu sur la Reproduction sexuée. § 4^e. Expériences de Laboratoire. — III. Facteurs biotiques. § 1^{er}. Associations algologiques. § 2^e. Action des animaux aquatiques. — IV. Action de l'homme sous ses différentes formes.

Les liquides qui entourent la plante, l'eau et les substances qu'elle tient en dissolution agissent de deux manières. D'abord, par un effet mécanique dû à la présence du milieu et à ses

1. Cf. CHODAT (R.), *Algues vertes de la Suisse*, p. 95, Berne, 1902.

mouvements; ensuite par un effet physico-chimique provenant de leur pénétration et de leur absorption. En raison de leur existence presque toujours aquatique, les Algues, comme toutes les plantes submergées, sont donc soumises à l'influence directe des divers facteurs écologiques par l'intermédiaire du milieu dans lequel elles vivent. Cette action diffère ainsi dans une grande mesure de celle exercée plus directement sur les plantes terrestres.

Les facteurs écologiques qui agissent ainsi sur le milieu et, en conséquence, sur les Algues aquatiques peuvent être groupés de la manière suivante :

a) *Facteurs climatiques* ressortissant du climat (Lumière; température; pluviosité et courants aériens).

b) *Facteurs physiques et chimiques* (Action mécanique; eaux troubles; action chimique du milieu).

c) *Facteurs biotiques* (Associations algologiques; action des animaux aquatiques).

En ce qui concerne ces divers facteurs, la température du milieu et son action mécanique sont les plus importants; la nature et la proportion des matières dissoutes dans l'eau exercent aussi un effet marqué sur la végétation des plantes qui nous occupent. Pour les espèces subaériennes, l'état hygrométrique de l'air, en rapport constant avec la température, influe directement sur leur développement et l'action particulière de l'homme sous toutes ses formes doit être considérée comme un facteur artificiel.

I. — FACTEURS CLIMATIQUES

§ 1^{er}. — LUMIÈRE.

Les Algues, qui sont des organismes pourvus de chlorophylle, utilisent les rayons lumineux pour décomposer l'acide carbonique contenu dans le milieu ambiant et en assimiler le carbone nécessaire à la constitution de leurs tissus. Nous ne devons donc ne considérer comme appartenant à ce groupe de plantes que celles d'entre elles qui sont pourvues de chlorophylle et en exclure les Thallophytes qui, comme les Bactériacées, sont

dépourvues de pigment assimilateur. L'action de la lumière déterminant les conditions de l'assimilation doit être assez énergique pour permettre l'évolution de ces végétaux et plutôt forte que faible. Les mares des bois ombragés, les puits profonds, les grottes obscures sont pauvres en espèces.

L'intensité variable de la lumière exerce une action marquée sur la végétation et sur la distribution des Algues d'eau douce. Les substances assimilées et mises en réserve sous l'action de la lumière solaire servent à la croissance dans l'obscurité, ainsi que l'on peut l'observer facilement sur les *Spirogyra*. Chez ces plantes, il est assez aisé de suivre, comme chez d'autres espèces filamenteuses en pleine végétation, la formation des cellules, toutes les phases de la segmentation du protoplasme et du noyau en soumettant les Algues à l'observation microscopique pendant la nuit. Dans les régions voisines des pôles, le thalle des Algues s'accroît ainsi continuellement durant les trois mois de la nuit polaire; et, pendant cette période, les Algues développent leurs corps reproducteurs. Durant les mois de lumière, elles forment et accumulent les matériaux de réserve nécessaires à leur développement.

En pénétrant dans l'eau, les radiations lumineuses sont en partie absorbées et en partie réfléchies. Cette absorption est d'autant plus intense que les rayons sont moins réfrangibles. L'intensité de la lumière diminuant avec la distance qui existe entre les points éclairés et la surface, les Algues sont de moins en moins abondantes à mesure que celle-ci augmente. La végétation la plus intense se présente donc sur le bord des stations aquatiques ou à une faible profondeur. Dans les grands lacs, en raison de leur vaste capacité, la limite de l'obscurité physiologique varie avec la transparence de l'eau et l'intensité de la lumière solaire.

En général, la flore profonde ne descend pas au delà de la zone éclairée. Chodat¹ indique que la zone désertique commence pour les Algues fixées dans les limites de 5 à 10 mètres. Les Algues flottantes, vu leur passivité, se trouvent à toute profondeur, ne dépassant pas les limites d'éclairement, mais elles seraient beaucoup plus abondantes dans les couches supérieures

1. CHODAT (R.), *Loco cit.*, p. 74.

et deviendraient rares à partir de 10 mètres. Le Phytoplancton ne se trouve pas uniformément distribué dans la masse aquatique. En général, les organismes végétaux se trouvent dans les 5 premiers mètres supérieurs et sont peu abondants au-dessous.

Les Diatomacées, très abondantes dans les lacs de montagne, se développeraient, d'après les observations du Frère Héribaud¹ sur les espèces d'Auvergne, jusqu'à une limite d'une vingtaine de mètres dans les stations d'altitude où l'eau est très limpide et l'éclairement très intense; tandis que dans les lacs de plaine, elle ne descendrait guère au-dessous de 15 mètres. Forti² fait cependant remarquer, qu'en ce qui concerne les Diatomacées, les chiffres indiqués par le Frère Héribaud seraient trop faibles. Il a récolté dans certains lacs italiens des formes bien vivantes et bien endochromées jusqu'à la profondeur de 54 mètres. Nous croyons pouvoir ajouter, au sujet des chiffres fournis sur la limite de la zone habitable des Algues, que les degrés de transparence et d'intensité lumineuse sont nécessairement soumis à des variations locales, climatériques et saisonnières et qu'il est bien difficile de déterminer d'une manière précise la limite de profondeur au delà de laquelle la végétation des Algues cesse de se produire.

Le degré d'intensité de la lumière agirait aussi, d'après le Frère Héribaud³, sur la dimension et la forme générale des Diatomacées, mais ces variations, que j'ai aussi observées sur quelques formes pyrénéennes, sont encore trop peu étudiées pour que l'on puisse en déduire des conclusions définitives. Brun⁴ estime qu'en ce qui concerne les espèces suisses, celles-ci seraient plus variables dans leur dimension et leur striation que les espèces de la région boréale, et il croit pouvoir attribuer uniquement ces différences à la continuité des conditions de lumière et de température dans les contrées situées au delà du

1. HÉRIBAUD (J.), *Les Diatomées fossiles de l'Auvergne* (1^{er} Mémoire), p. 49, Paris, 1893.

2. FORTI (A.), in *Nuova Notarisia*, Avril 1903, p. 85.

3. HÉRIBAUD (J.), *De l'Influence de la lumière et de l'altitude sur la striation des valves des Diatomées* (C. R. Ac. Sc., 8 janvier 1894).

4. BRUN (J.), *Diatomées de l'île Jan Mayen et du Groenland* (Bihang till K. Svenska Vet. Akad. Handlingar. Band. 26, Afd. III, n° 18, 1901).

cercle polaire. Dans ces régions, la persistance des degrés thermique et lumineux de la période estivale, durant laquelle se produit le développement, n'apportent aucune interruption dans le processus vital des organismes.

L'action très vive de la lumière détermine chez quelques Algues la formation de pigments spéciaux. Certaines espèces qui se développent sur la neige dans les stations élevées, comme l'*Hæmatococcus nivalis* A. Br., sont colorées très vivement en rouge; l'*Ancylonema Nordenskiöldii* Berggr. montre un suc violet brun; le *Pteromonas nivalis* Chod., une huile orangée. Il en est de même de certaines Myxophycées et de quelques autres espèces vertes qui s'adaptent à une vie lacustre superficielle et sont protégées par des pigments de nature diverse contre l'action trop vive des rayons lumineux. Le *Botryococcus Braunii* Kütz., forme essentiellement pélagique, a ses tissus imprégnés d'une grande quantité d'huile produite dans ses cellules. Cette huile est colorée en rouge pendant l'hiver et plus rarement dans le courant de l'été. L'*Oscillatoria rubescens* DC. est aussi une forme lacustre qui donne quelquefois aux eaux de certains lacs une coloration rouge caractéristique. A la suite de la lente décomposition de cette Algue, la matière colorante teint les objets avoisinants. Beaucoup de Myxophycées, comme les *Scytonema*, les *Stigonema*, etc., formes aériennes, protègent leurs trichomes de l'action trop intense de la lumière solaire par la coloration de leurs gaines. Cette particularité s'observe plus spécialement dans les contrées tropicales, où ces plantes se développent en abondance, tandis que les formes vertes aériennes sont bien moins nombreuses dans ces régions et ne s'y montrent que dans les stations plus abritées des rayons lumineux. Les espèces du genre *Trentepohlia*, qui sont aussi très répandues dans les régions de la zone tropicale, se montrent dans nos districts montagneux où ils sont exposés à l'influence intensive des radiations actives, et leur contenu cellulaire est protégé par un pigment rouge orangé, l'*Hématochromine*.

Bien que l'action de la lumière soit indispensable au verdissement des Algues, l'on a rencontré cependant certaines espèces cavernicoles, des Nostocacées, par exemple, qui se développent à l'obscurité et sont cependant pourvues de chlorophylle. Le fait a

été constaté, en particulier, au gouffre de Padirac (Lot). L'existence de ces Algues adaptées à la vie sans lumière est peut-être encore démontrée par la présence de l'*Halosphaera viridis* à 1 000 et 2 000 mètres de profondeur dans l'Océan, alors qu'à 150 mètres les rayons lumineux sont complètement absorbés. Mais ces particularités qui ont été observées au cours des expéditions de la Pola, en 1890, devraient être contrôlées d'une manière plus précise. D'un autre côté, Bouillac¹ et Radais² ont montré que les Algues vivaient et se multipliaient sans trop se décolorer dans une obscurité telle que les plaques photographiques les plus sensibles ne sont pas voilées, à condition que l'on leur fournisse une nourriture appropriée.

Les variations dans l'intensité de la lumière solaire provoquent des mouvements particuliers chez les Algues. Ces mouvements, qui dépendent de l'heure du jour, de la nébulosité, de l'état atmosphérique, des diverses saisons, se produisent chez les espèces libres sous forme de déplacements au sein du milieu, les plantes se portant près de la surface lorsque la lumière est intense et descendant vers le fond lorsque celle-ci diminue. Ils se présentent d'une manière plus spécialement remarquable chez les Desmidiacées et chez les Diatomacées. Les premières de ces plantes les exécutent en suivant une ligne d'orientation assez précise, tandis que chez les Diatomacées la direction des oscillations est moins nettement déterminée. Certaines Proto-coccacées, les Oscillaires, les zoospores en général, sont aussi particulièrement sensibles à l'influence des radiations. Les filaments des Oscillaires exécutent ainsi des mouvements de va-et-vient particuliers, et chez les formes de la même famille contournées en hélice, comme les *Spirulina*, le déplacement oscillatoire est accompagné d'un mouvement de rotation autour de l'axe. Ces phénomènes, dont la nature varie avec les diverses formes et avec leur état physiologique, se manifestent aussi sur les espèces supérieures filamenteuses qui, dans les journées ensoleillées et au moment de leur végétation intense, se portent à la surface de l'eau, et dont le thalle peut même, sous certaines

1. BOUILHAC (R.), *Sur la végétation d'une plante verte, le Nostoc punctiforme, à l'obscurité absolue* (C. R. Ac. Sc., Paris, 1898, CXXVIII, p. 1583).

2. RADAIS, *Sur la culture pure d'une Algue verte; formation de chlorophylle à l'obscurité* (C. R. Ac. Sc., Paris, 1900, CXXX, p. 793).

conditions, se soulever sous forme de gazon dressé au-dessus du niveau de la masse liquide.

La présence d'arbres riverains sur le bord des lacs et des étangs influe en conséquence et d'une manière marquée sur l'évolution des Algues d'eau douce. A l'époque où ces végétaux développent leur feuillage, l'ombrage projeté ralentit et peut même suspendre la croissance des espèces qui, en majorité, ont besoin d'une lumière plus intense. Aussi, dans les stations bordées d'essences de haute taille ou d'arbustes à feuillage épais, ou situées dans des régions boisées, la flore des Algues est pauvre et peu variée.

Dans les grands lacs, l'adduction de la lumière jusqu'au fond des réservoirs présente une grande importance pour la décomposition de la matière organique et pour sa précipitation. En raison de ces conditions, les lacs peu profonds et mieux éclairés sont plus propices à l'existence du phytoplancton. Les cuvettes lacustres vastes et profondes ont même, lorsque leur transparence est bien établie, une zone de fond trop peu étendue et peu propice au développement des Algues flottantes; car, dans ce cas, l'apport continu et nécessaire des matériaux nutritifs azotés, qui dans les circonstances favorables est déterminé par la décomposition des détritus organisés du fond, lesquels sont ensuite ramenés à la surface par les mouvements thermiques des couches liquides, ne peut se réaliser dans des conditions normales et dans des proportions suffisantes.

L'étude approfondie des effets de la radiation sur les plantes aquatiques et de leur action sur les mouvements phototactiques est du domaine de la physiologie botanique. Aussi, je n'ai cru devoir présenter l'étude de ces questions que d'une manière générale, et particulièrement au point de vue de l'action biologique exercée sur les Algues, dans les milieux naturels, sous l'influence des variations produites par les différentes conditions d'éclairement du milieu.

§ 2°. — TEMPÉRATURE.

La température exerce une influence très sensible sur le développement des Algues. Cette action, qui varie d'une manière marquée avec le degré d'organisation morphologique, permet

de constater qu'il existe pour les différentes formes des conditions minimum, optimum et maximum de température utiles à leur évolution. Bien que ces constantes particulières soient encore incomplètement étudiées, on peut établir cependant que les Algues, en raison de la rapidité de leur développement, utilisent au moment favorable le coefficient nécessaire et se propagent sous des climats très divers, au moins d'une manière générale. On désigne ainsi, sous le nom d'*eurythermes*, les espèces qui supportent facilement les écarts de température, ce sont en général des espèces cosmopolites; les formes *sténothermes*, moins nombreuses, sont, au contraire, étroitement localisées.

L'adaptation des Algues aux variations de température est remarquable, et ces plantes peuvent résister efficacement par des moyens spéciaux et variés à l'action de la chaleur et à celle du froid, qui amènent des modifications sensibles des conditions biologiques dans lesquelles elles se développent.

D'une manière générale, la variété et l'abondance de la flore des Algues décroissent avec les degrés thermiques élevés, et les pays septentrionaux sont, à ce point de vue particulier, plus riches que les contrées plus méridionales. L'évolution des Algues, sauf celle de certaines formes, n'est pas, en général, favorisée par une trop grande élévation de la température, et il est aussi à remarquer qu'au début de la saison chaude, leur végétation active décroît d'une manière sensible.

Dans les grands lacs, les variations de température peuvent même exercer une action particulière sur la morphologie des espèces pélagiques pourvues d'appendices de forme particulière et variée qui servent à leur flottaison. Ces organes diminuent ou augmentent leurs dimensions avec les variations saisonnières de la densité de la masse liquide.

Les conditions de température utile ne sont pas non plus atteintes au même moment en raison des variations saisonnières et climatiques et diffèrent nécessairement d'une contrée à l'autre. Dans les pays froids ou d'altitude, certains lacs peuvent être entièrement congelés, tandis qu'à une hauteur moindre les mêmes milieux restent libres.

La forme des bassins et leur profondeur influent également sur les variations de leur température. En général, on peut

constater que plus les lacs sont profonds et leurs bords escarpés, plus la température de l'eau qu'ils renferment diffère de celle de l'air; ils sont aussi plus longs à se congeler, mais ils restent plus longtemps glacés que les lacs peu profonds, et leur température qui se relève moins rapidement, n'atteint jamais le degré que peuvent montrer les lacs de plus faible profondeur. Dans certaines régions à climat égal et tempéré, la température oscille entre des moyennes assez faibles et ils peuvent ne jamais être congelés. Les plus grandes variations thermiques sont présentées par les lacs de plaine.

Il résulte de toutes ces particularités une différence très grande dans l'évolution des plantes phanérogames et dans la succession périodique des plantes thallophytes aquatiques. Ces dernières, en raison des circonstances plus spéciales qu'elles exigent, montrent un processus vital qui n'est pas comparable avec celui qui règle le développement annuel des végétaux supérieurs.

a. Action particulière de la chaleur. — L'action de la chaleur sur les Algues doit être considérée au double point de vue de l'influence exercée directement sur le milieu et de celle exercée par le milieu sur la plante elle-même.

L'action de la température réglant la périodicité du développement des diverses formes et leur succession évolutive, il en résulte que les variations dans la composition des florules coïncident avec les variations climatiques et saisonnières. Dans les milieux permanents de grande étendue, les lacs et les étangs, l'évolution des Algues peut se faire d'une manière relativement régulière, malgré certaines perturbations accidentelles dues à des variations survenant dans l'état météorologique des stations.

Il n'en est pas de même pour les formations que j'ai désignées plus haut sous le nom de formations passagères. Dans ces dernières, les anomalies que peut présenter le cours des saisons exercent une influence beaucoup plus marquée sur la végétation des microphytes. A la suite de la rareté des pluies de la saison d'hiver ou de l'apparition trop précoce des chaleurs estivales, ces formations, surtout dans les contrées méridionales, peuvent voir leur durée très réduite, et dans les années de grande sécheresse, il peut arriver quelquefois qu'elles ne s'établissent

pas ou qu'elles n'existent que pendant une période insuffisante pour permettre le développement des Algues, bien que celles-ci utilisent d'une manière très remarquable et au moment propice les conditions biologiques nécessaires. Au cours des années normales, les fossés et les petites mares de la catégorie des formations passagères se trouvent remplis d'eau depuis le début de la saison des pluies jusqu'à l'apparition des fortes chaleurs. La conservation de ces formations spéciales est aussi en rapport avec le degré plus ou moins grand de perméabilité des terrains dans lesquels ils se trouvent établis.

La durée de l'évolution des Algues dans les formations passagères se trouvant ainsi limitée par les circonstances météorologiques, il en résulte que l'apparition des espèces, provoquée par le réchauffement plus rapide de ces stations de faible profondeur, et se produisant dès que le degré utile est atteint, est plus hâtive que dans les formations permanentes. Lorsque, plus tard, le milieu va faire défaut à la suite de l'évaporation plus ou moins intense, les Algues forment activement leurs organes de reproduction, ou bien épaississent considérablement leurs membranes, produisant dans le premier cas des hypnospores et dans le second des hypnocytes. Les corps reproducteurs ou conservateurs, ayant au préalable accumulé une proportion suffisante de matériaux de réserve, huile ou amidon, séjournent ainsi dans les formations passagères, protégés par la couche supérieure de vase desséchée ou par le magma hygroscopique formé par la précipitation des matières salines que l'eau tenait en dissolution. Cette période de vie latente peut durer plusieurs mois, quelquefois plusieurs années.

Il existe aussi une relation évidente entre le degré de température des milieux aquatiques, la proportion des matières dissoutes, de l'oxygène de l'air et des matières organiques et salines en dissolution. Les eaux froides retiennent plus de gaz que les eaux à température élevée, mais les eaux chaudes renferment une proportion plus forte de matières salines et organiques. Ces particularités permettent d'expliquer la préférence de certaines Algues qui ont besoin d'une bonne aération, particulièrement les formes à enveloppe épaisse et consistante, pour les milieux à basse température et pourquoi la flore des

étangs est particulièrement plus variée et comprend des espèces qui affectionnent les eaux plus chaudes et plus riches en sels dissous. Les milieux très peu aérés renferment, en général, des formes à filaments étroits, qui offrent une plus grande surface aux échanges osmotiques. Il faut excepter de cette particularité quelques *Spirogyra* et les *Pithophora*, ces derniers spéciaux aux contrées tropicales. Les Myxophycées prédominent dans les milieux à haute température.

La chaleur agit aussi d'une manière évidente sur le degré de transparence de l'eau. Cette influence est d'autant plus sensible que la masse du liquide est plus considérable et elle détermine, en raison du réchauffement inégal, la formation de couches superposées de degré thermique et de densité différents. C'est ainsi que, dans les grands lacs, la transparence est plus grande en hiver quand la température des couches est uniforme. Au contraire, durant l'été, elle est faible, par suite de la superposition de zones inégalement réchauffées. Cette transparence augmente lorsqu'il se produit un abaissement de température agissant jusqu'à la profondeur visible et elle diminue, au contraire, lorsque les stratifications thermiques se produisent à nouveau. Il est évident que tous ces phénomènes sont également corrélatifs de la proportion de matière organisée vivante, ou plancton, qui est contenue dans l'eau et qui s'oppose plus ou moins à la pénétration des rayons lumineux.

Le refroidissement de la surface provoque ainsi des mouvements verticaux de bas en haut jusqu'à ce que les couches descendantes en rencontrent une autre de même densité. Les déplacements successifs qui s'établissent ainsi sous l'action des variations de température ont une influence marquée sur la distribution des organismes qui peuplent les vastes cuvettes lacustres par la formation de courants de transport produits par le déplacement des couches liquides. La stratification thermique de l'eau entraîne avec elle la stratification du plancton, soit au point de vue qualitatif, soit au point de vue quantitatif. La profondeur plus ou moins grande des réservoirs aquatiques exerce dans ce cas une influence prépondérante sur les conditions thermiques des milieux d'eau stagnante. Les variations de température dans les bassins de grande profondeur sont

beaucoup plus sensibles que dans les bassins peu profonds dans lesquels l'eau s'échauffe plus rapidement et d'une manière plus uniforme, facilitant ainsi le développement d'une flore plus spéciale. Ces déplacements verticaux des eaux lacustres jouent un rôle très important dans la biologie des stations, particulièrement en ce qui concerne la nutrition des microphytes en ramenant sans cesse à la surface les substances alimentaires indispensables qui ont été primitivement entraînées par leur gravité dans les profondeurs.

Au point de vue de leur degré thermique moyen, Whipple¹ distingue, en se basant sur la température moyenne superficielle, trois types de lacs : polaire, tempéré et tropical. Dans les lacs du premier groupe, cette température n'est jamais au-dessus de 4° (maximum de densité); dans ceux du type tropical, elle n'est jamais au-dessous de ce point; et dans les lacs du type tempéré, elle se montre tantôt en dessus, tantôt en dessous. Le même auteur caractérise aussi trois autres types de lacs, d'après leur température du fond. Dans le premier ordre, elle est habituellement constante ou près du maximum de densité; dans ceux du deuxième ordre, la température du fond varie, mais jamais loin de ce point; tandis que, dans les lacs du troisième ordre, le fond a le plus souvent la température de la surface.

Bien qu'une température de 50° soit suffisante pour tuer le protoplasme, certaines Algues, surtout les formes inférieures, en particulier les Myxophycées, supportent l'action de la chaleur à un degré très élevé. Bien que cette limite de résistance soit toujours en rapport avec les conditions particulières de végétation et d'adaptation au milieu, nous voyons les Oscillaires prospérer dans les eaux thermales à très haute température².

Dans l'air, la cellule offre une résistance plus considérable que dans l'eau. Cette particularité est aussi en rapport avec la composition chimique du milieu et, dans certains cas, avec l'état de vie latente.

1. WHIPPLE (G.-C.), *Classification of the Lakes according to temperature* (Americ. Natur., vol. XXXII, p. 23-25).

2. Cfr. AGARDH, *Aufzählung einzig in dein österreich Landern aufgefundenen Gatt. und Art. von Algen*, in Flora, 1827, II, p. 631-634. — SCHWABE, *Ueber die Algen der Karlsbader warmen Quellen*, in Linnæa, 1837, p. 109-127. — COHN, *Ueber die Algen der Karlsbad Sprudels*, in Abhandl. der Schles. Gesellsch. für vaterland Cultur, II, p. 36 et suiv., 1862.

Ehrenberg cite un *Oscillatoria* vivant dans les sources chaudes d'Ischia à 82° et 83°. Certaines Chlorophycées s'adaptent à des températures de 40° et 70°. Le *Phormidium laminosum* Gomont a été récolté à Chaudes-Aigues sur le bois et les pierres mouillées par l'eau minérale à 75°¹. Brewer a cité des Conferves vivant dans les eaux chaudes de Pluton-Creek à une température de 60° à 65° et des Diatomacées résistant à 79°; cinquante espèces de cette dernière famille ont été trouvées dans une source de Puéblo-Valley, chaude de 73°². L'*Hapalosiphon laminosus* Hansg., qui paraît exclusivement thermal et cosmopolite, abonde dans les milieux d'un degré très élevé et est caractéristique de la florule des sources chaudes. Olivier³ a trouvé, à Cauterets, des Myxophycées vivant à 65° et même à près de 70°. Certes et Garrigou ont observé dans les mêmes conditions des maximum de 64°⁴. D'après un important travail d'Issel⁵, qui résume les recherches de thermobiose antérieures, les degrés maximum de 94° et de 98°, que l'on a prétendu être les limites de la vie végétale aux températures élevées à Gröf (Islande) et dans le Yellowstone Park (Etats-Unis), ne sauraient être admis, bien que la vie de quelques Algues paraisse être possible, d'après les observations de Setchell⁶, aux environs de 89°.

Sans vouloir discuter les chiffres que nous venons de citer, il demeure évident que la faculté d'adaptation de certaines Algues aux températures élevées est très remarquable. Elle est aussi en rapport avec le degré d'organisation des microphytes, comme le démontre la distribution générale des organismes dans les sources thermales. Au point d'émergence des eaux chaudes, on ne rencontre que des Bactéries, qui prolifèrent à des degrés très élevés, supérieurs à 70°; plus loin du griffon, ces Bacilles

1. GOMONT (M.), *Monographie des Oscillariées*, 2^e part., p. 187.

2. DE LAPPARENT, *Traité de Géologie*, 1885, p. 118.

3. OLIVIER (L.), *Expériences physiologiques sur les organismes de la Glairine et de la Barégine* (C. R. Ac. Sc., Paris, CVI, p. 1744, 1888).

4. CERTES et GARRIGOU, *De la présence des microorganismes dans les eaux de Luchon* (Journ. pharm. et chim. (5), vol. XIV).

5. ISSEL (R.), *Sulla termobiosi negli animali aquatici* (Atti della Soc. Ligustica di Sc. nat. et geogr., vol. XVII, 1906, p. 72).

6. SETCHELL (W.-A.), *The Upper Temperature Limits of Life* (Science, N. S., vol. XVII, 1903, N. 441, p. 934-937).

s'allongent en même temps que la température diminue et finissent par prendre la forme filamenteuse; vers 50°, commencent à se montrer de nombreuses Myxophycées et enfin, à l'extérieur des bassins, des Algues appartenant aux diverses autres familles. L'action de la lumière contribue aussi pour une grande part à cette répartition des microphytes thermaux dans les différentes parties de la canalisation balnéaire.

b. Action particulière du froid. — Les Algues d'eau douce et leurs corps reproducteurs, spores et œufs, résistent d'une manière remarquable, sous certaines conditions, à l'action du froid, comme elles résistent à celle de la chaleur. Il existe même une analogie assez complète entre les deux agents, et les phénomènes de congélation, d'après les expériences de Molisch¹, confirmées par celles de Matruchot et Molliard², présentent un remarquable parallélisme avec les phénomènes produits par la dessiccation.

L'action des basses températures varie aussi, comme dans le cas des températures élevées, avec les diverses formes et les différentes conditions de milieu, mais il importe, pour que cette action ne soit pas fatale, qu'elle ne se produise pas brusquement. C'est ainsi que l'on a vu des Navicules exposées à une température de — 12° et — 25° continuer à vivre après le dégel. Si celui-ci est lent, la cellule reprend sa vie peu à peu, mais s'il est brusque, la plante meurt.

Dans des conditions favorables d'abaissement progressif de la température, les Algues, même les formes supérieures filamenteuses, beaucoup plus sensibles aux diverses actions du milieu, peuvent être congelées, et revenir à la vie, après avoir passé plusieurs jours englobées dans la glace, dès que le dégel se produit. Les Protococcoidées, les Diatomacées supportent également sans périr les températures les plus basses et conservent dans ces conditions toute leur activité physiologique.

Vaucher³ a observé les premiers effets de la congélation sur les Algues et relaté des observations relatives à l'action du froid

1. MOLISCH, *Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen*, Iéna 1897.

2. MATRUCHOT et MOLLIARD, *Action du Gel sur les cellules* (Rev. gén. de Bot., t. XIV, 1902, p. 467).

3. VAUCHER (J.-P.), *Histoire des Conferves*, p. 11-12; p. 20-21.

sur les œufs de certaines formes filamenteuses. Ewart¹, qui a fait diverses recherches relatives à l'influence de la température sur les Algues d'eau douce, avait conclu que ces végétaux étaient très sensibles au froid. Montemartini² a cependant vu des *Cladophora*, des *Spirogyra*, des *OEdegonium*, englobés dans la glace par une température de plusieurs degrés au-dessous de 0°, reprendre leurs facultés assimilatrices lorsque survenait le dégel. Ces observations pourraient être multipliées et, pour ma part, j'ai pu constater assez fréquemment la résistance de plusieurs formes supérieures aux basses températures, la reprise de leurs fonctions vitales après le dégel progressif et en même temps la persistance de l'activité biologique des formes unicellulaires dans les mêmes conditions d'abaissement du degré thermométrique.

Il est cependant utile de faire remarquer que malgré que l'action du froid ne paraisse pas agir sur le contenu cellulaire, elle exerce cependant des modifications notables sur le processus vital des Algues supérieures. On constate, en effet, que la végétation des formes de cette catégorie se ralentit après les premières gelées de la période hyémale et que leur cycle vital se termine avec l'abaissement de la température. Ce ralentissement dans l'activité évolutive aux approches de la saison froide est démontrée par la diminution qui survient durant cette phase dans la longueur des cellules des *Spirogyra*. Cette diminution de longueur, observée en particulier par De Vries³, se montre surtout chez les grandes formes, *Sp. orbicularis* Kütz., *Sp. crassa* Kütz., les plus sensibles parmi les Algues d'eau douce à l'action du milieu, et peut atteindre un quart et même plus du diamètre du grand axe des cellules. Elle se manifeste sans qu'il résulte aucune modification bien sensible des fonctions vitales, les noyaux n'étant pas altérés, les chromatophores restant bien verts et la formation de l'amidon continuant avec la même activité.

Les eaux froides des lacs de haute altitude, alimentés par les

1. EWART (A.-J.), *The Action of cold and sunligth upon aquatic plants* (Ann. of Botany, 1898).

2. MONTEMARTINI (L.), *Appunti di Ficobiologia* (Nuova Notarisia, Ottobre 1904, p. 136).

3. DE VRIES, in Ber. d. deutsch. bot. Gesellch., VII, 1889, p. 19-27.

glaciers, ne paraissent pas fournir aux Algues vertes supérieures le minimum de température utile. Les rochers inondés des torrents des régions alpines sont ordinairement couverts de Diatomacées et de Myxophycées. La flore des cuvettes lacustres des stations élevées est en général assez pauvre en espèces chlorophycées, mais présente un développement abondant de la florule des Diatomacées. Dans les contrées arctiques, comme nous le verrons plus loin, on peut constater également que les Algues unicellulaires siliceuses ont leur végétation favorisée par les basses températures.

§ 3^e. — PLUVIOSITÉ ET COURANTS AÉRIENS.

Les conditions végétatives des Algues sont profondément modifiées par les chutes de pluie abondantes. Ces variations, contingentes du régime pluviométrique variable avec les diverses régions, provoquent des changements sensibles dans la proportion des matières dissoutes; l'augmentation du volume de la masse liquide correspondant à une diminution dans la proportion des matériaux nutritifs, par suite de leur plus grande dilution; la réduction du volume à une concentration plus favorable à l'évolution des organismes. De plus, la crue des affluents des lacs et des étangs entraîne le transport des matières terreuses qui viennent modifier le degré de limpidité des eaux et leur coloration, ainsi qu'une migration plus active des formes flottantes des stations aux autres stations en communications plus ou moins directes.

Les pluies relativement abondantes sont indispensables, comme nous l'avons déjà vu plus haut, en nous occupant des formations passagères, à la constitution dans les contrées méridionales, des mares, flaques d'eau, fossés, etc., qui donnent asile à de nombreuses espèces pendant une période de durée variable.

Sous l'action des courants aériens, les Algues sont poussées vers le rivage des lacs et des étangs, et les formes filamenteuses peuvent dans certaines circonstances particulières se serrer et se feutrer sous forme de flocons plus ou moins épais. Quelques espèces peuvent ainsi à la longue, dans ces circonstances parti-

culières, constituer des amas sphériques enchevêtrés et compacts qui atteignent dans certains cas plusieurs décimètres de diamètre. Ces amas d'Algues, dénommés *Ægagropiles*, sont ballottés pendant une partie plus ou moins grande de leur vie au gré des vagues et des courants et se montrent abondants dans certains lacs. D'après Lagerheim¹, la formation de ces boules est un phénomène qui se montre chez les Floridées, les Fucacées et les Myxophycées, mais les *Ægagropiles* les plus fréquents sont ceux des Confervoïdées et surtout des Cladophoracées. Plusieurs *Cladophora* avaient été ainsi réunis par Kützing dans un sous-genre *Ægagropila*. Le nom d'*Ægagropila* a été pris ainsi dans deux acceptions diverses, l'une systématique, l'autre biologique.

Les amas d'Algues flottantes, qui constituent le Plancton et qui flottent librement à la surface des étangs et des lacs, sont dispersés et désagrégés par les courants aériens violents. Les formes nageantes peuvent être ainsi apportées sur les bords ou, en raison de leur structure particulière, descendre à une profondeur plus ou moins grande du niveau de la masse liquide.

L'action du vent détermine la répartition des espèces en transportant à des distances souvent considérables et sous forme pulvérulente les cellules enkystées et les corps reproducteurs, spores et œufs, des formes qui habitent les stations soumises à la dessiccation estivale et les milieux subaériens. Nous nous occuperons plus loin de cette action particulière en traitant des divers moyens de dispersion.

II. — FACTEURS PHYSIQUES ET CHIMIQUES

§ 1^{er}. — ACTION MÉCANIQUE DU MILIEU.

Les mouvements de la masse liquide qui entoure les Algues exercent sur leur végétation une action directe et importante. Cette action peut être considérée au point de vue de l'influence particulière du milieu sur la plante et aussi au point de vue des effets mécaniques provoqués sur le milieu lui-même par les agents extérieurs, courants aériens et pluviosité.

1. LAGERHEIM (G.), *Ueber Ægagropilen* (Nuova Notarisia, 1892, p. 89).

a. Action des courants et des mouvements provoqués du milieu. — Nous avons déjà fait remarquer que la plus grande partie des Algues d'eau douce se propageaient dans les eaux stagnantes, tandis que d'autres formes, bien moins nombreuses, prospéraient, au contraire, dans les eaux vives et courantes. Il est utile, de plus, de rappeler que parmi les formations d'eau courante, celles dont le cours est rapide et agité offrent une florule bien distincte de celle des rivières et ruisseaux à cours lent.

Dans les premières, les espèces solidement fixées par des moyens d'attache spéciaux et pourvues d'une membrane épaisse et résistante peuvent seules se maintenir contre l'action mécanique du milieu. Les formes lacustres riveraines filamenteuses sont aussi soumises d'une façon intermittente à l'action des vagues, au moins dans les endroits non abrités de l'action du vent. Aussi, pour pouvoir résister à cette agitation, quelquefois très vive, ces espèces sont munies, dans ces conditions spéciales et comme les espèces potamophiles, de crampons ou de rhizoïdes qui les attachent solidement aux pierres et aux rochers des rives, tandis que dans les points abrités, où l'eau se maintient tranquille, les mêmes formes flottent librement sur l'eau, formant des amas dépourvus de tout moyen de fixation. Ces Algues potamophiles et lacustres riveraines sont, au point de vue de leur morphologie et de leur organisation extérieure, des formes appartenant à des genres qui sont représentés fréquemment à la fois dans les eaux douces et dans les eaux marines.

En ce qui concerne l'action mécanique, les coefficients superficie et profondeur sont importants à considérer, car ils déterminent une influence, qui est en rapport direct avec leurs dimensions relatives, sur la biologie des Algues qui peuplent les milieux lacustres. Le renouvellement plus ou moins rapide de la masse liquide influe aussi sur le développement et la nature des organismes, l'apport des eaux affluentes, introduites en plus ou moins grande quantité, pouvant faire varier d'une manière notable la proportion du plancton. Cette action nocive est déterminée simultanément par l'abaissement de température, provoqué par les affluents qui proviennent de bassins plus élevés et plus froids, et par l'activité donnée au débit des émissaires des

lacs qui transportent dans les stations inférieures une quantité souvent considérable de matière flottante organisée. Ces conditions particulières se montrent d'une manière plus sensible dans les lacs à forme allongée que dans les lacs à forme arrondie et sont aussi modifiées par la position des affluents et des émissaires. Il en résulte que les lacs peu profonds et présentant un mouvement peu intense dans le renouvellement de l'eau sont plus riches en plancton au point de vue du volume et du nombre d'espèces.

L'action mécanique peut de plus amener des variations sensibles dans la morphologie des Algues. Gomont¹ a ainsi montré que la structure de certains *Phormidium* s'expliquerait d'après la nature physique des stations dans lesquelles ils ont végété. Ces plantes, qui ont un aspect laminaire dans les eaux tranquilles, développent un thalle rameux lorsqu'elles se trouvent dans des eaux agitées par les courants. Ces variations peuvent modifier à tel point l'aspect de certaines formes que l'on peut être amené à les confondre avec des espèces appartenant à des genres voisins.

Dans les lacs présentant une très grande superficie, on remarque aussi la présence de formes adaptées d'une manière toute particulière à la vie flottante et montrant des moyens spéciaux de support : appendices, prolongements, réunion en longs filaments, en chaînes, etc. Ces espèces, qui ne se rencontrent que dans de pareilles conditions, appartiennent à des genres encore beaucoup plus abondamment représentés dans la flore planctonique des eaux marines. La structure des organismes pélagiques est ainsi en rapport direct avec l'étendue des formations lacustres et avec l'action mécanique particulière résultant de la plus vaste superficie soumise aux agents extérieurs.

b. Eaux troubles. — La présence des particules inertes solides transportées par les eaux courantes ou soulevées par la chute des eaux météoriques produit une perturbation très grande dans la végétation des Algues, car la moindre altération phy-

1. GOMONT (M.), *Sur quelques Phormidium à thalle rameux* (Bull. Soc. bot. Fr., t. XI, 1893, p. LXXXVI).

sique survenue dans la transparence des milieux détermine des modifications sensibles dans leur biologie, surtout dans celle des formes planctoniques. Ce facteur est très important et en rapport principal avec les particularités géologiques des terrains aquatiques.

Dans les eaux troubles provenant du ruissellement sur des terrains de nature pélique et pélopsammique, une partie de la matière en suspension est à l'état colloïdal. La précipitation de l'argile est par suite impossible dans ces conditions et, d'après Langeron¹, les sels de chaux, de magnésie et de soude sont impuissants à amener la flocculation dans les proportions où ils existent dans les eaux. Il en est de même des acides humiques et ulmique qui n'agissent pas, même à doses élevées. Si les Characées et certaines Phanérogames affectionnent les eaux limoneuses, les Algues, comme les Muscinées et les *Sphagnum*, ne prospèrent pas dans les eaux troubles.

Dans les milieux de nature plus limpide, le dépôt des particules solides s'effectue d'une manière plus ou moins rapide, et le degré de transparence de l'eau, qui se trouve en relation directe avec l'action mécanique, joue un rôle très déterminé dans l'évolution des Algues. J'ai eu, pour ma part, l'occasion de vérifier cette influence au cours d'études suivies sur la flore du canal du Midi dans la région toulousaine². A la suite du rachat de cette voie d'eau par l'État, l'augmentation du trafic commercial nécessitant une manœuvre beaucoup plus fréquente des écluses, a amené des perturbations sensibles dans le régime hydraulique et modifié particulièrement le degré de limpidité. Les eaux de ce vaste réservoir étaient auparavant à peu près stagnantes et d'une grande transparence dans les conditions atmosphériques normales. Le nouveau régime a amené, avec le trouble de la masse liquide, provoqué par le passage fréquent de nombreux bateaux, la disparition de la plus grande partie des Algues antérieurement des plus abondantes³. Les causes de

1. LANGERON (M.), *Note sur le rôle phytostatique et la flocculation naturelle des eaux limoneuses* (Bull. Soc. bot. Fr., t. XLIX, 1902, p. XXVIII à XI).

2. COMÈRE (J.), *La Flore du Canal du Midi dans la région toulousaine* (Compt. rend. du Congrès des Soc. sav., Paris, 1901, p. 256).

3. COMÈRE (J.), *Observations sur la périodicité du développement de la flore algologique dans la région toulousaine* (Bull. Soc. bot. Fr., t. LIII, 1906, p. 397).

cette modification doivent être rapportées à l'action mécanique directe résultant du changement survenu dans le régime des eaux et aussi à la variation brusque du degré de transparence qui, modifié par les nouvelles conditions vitales, a exercé dans le cas qui nous occupe une influence très prépondérante.

Dans les lacs, indépendamment des causes analogues qui peuvent amener le trouble des eaux, la quantité variable des organismes planctoniques peut également exercer son action sur le degré de transparence.

La limpidité des cuvettes lacustres peut être aussi modifiée, dans certaines régions, en outre de l'apport, souvent abondant, de particules minérales en suspension, surtout de particules calcaires, par l'eau provenant de terrains tourbeux. Les couches tourbeuses atteignant souvent une épaisseur considérable, l'eau des affluents se trouve nécessairement très riche en acides humiques et se colore en jaune brun plus ou moins intense. Dans d'autre cas, l'apport des matières minérales ou la proportion des organismes vivants peut être si intense que pour déterminer le degré colorimétrique de l'eau, on soit obligé de la filtrer.

Dans cet ordre d'idées, Huitfeldt-Kaas ¹ a divisé les nombreux lacs de la Norvège, par rapport à leur degré de transparence, en quatre groupes : 1° Lacs troublés par la vase, dérivés des glaciers, riches en particules minérales en suspension, coloration verte, ou verte azurée; 2° Lacs riches en acide humique, troubles malgré leur pauvreté en plancton et en matières minérales suspendues, coloration brune; 3° Lacs riches en plancton, transparence rare, pour la plupart peu profonds, avec un renouvellement d'eau lent relativement à leur superficie; 4° Lacs pauvres en plancton, non troublés par les matières en suspension, profonds avec renouvellement peu fréquent : ce sont les plus transparents. Ces divisions, s'appliquant à une région déterminée, peuvent être modifiées dans une partie de leurs caractéristiques dans les autres contrées sous l'influence des divers facteurs écologiques, et surtout par le facteur température. Le degré thermique exerce, comme nous l'avons vu plus haut, une action très marquée sur le degré de transparence des lacs

1. HUITFELDT-KAAS (H.), *Planktonundersogelser i Norske Vande*, p. 196, Cristiania, 1906.

qui est plus grand durant la saison chaude que pendant les mois d'été. Dans les stations exposées à la congélation hivernale, les détritiques et les organismes en suspension sont précipités au fond durant les mois d'hiver.

Dans les formations passagères, l'afflux des précipitations atmosphériques amène facilement, en raison de la faible profondeur, le trouble de l'eau; et il est à constater que, dans ce cas particulier, la végétation des Algues est contrariée dans son développement par la modification du degré de limpidité du milieu. Au début de leur constitution, les formations passagères ne sont pas ordinairement d'une transparence suffisante et les Algues n'apparaissent que lorsque la flocculation s'est opérée. Dans les terrains très argileux, le dépôt des particules terreuses est assez lent: aussi la végétation algologique s'y montre peu abondante.

§ 2°. — ACTION CHIMIQUE DU MILIEU.

La proportion et la nature des matières dissoutes dans les diverses catégories des formations influent aussi d'une manière prépondérante sur la composition des diverses florules des Algues d'eau douce. L'étude des rapports de la végétation de ces microphytes avec la nature chimique des eaux est loin d'être complète, mais les documents que l'on possède déjà sur ce point particulier permettent d'apprécier l'importance du facteur chimique. Dans certains cas, il est peu aisé de déterminer l'influence spéciale de cette action écologique en présence des autres facteurs qui peuvent agir simultanément. Le milieu aquatique tient, en effet, lieu de sol pour les microphytes d'eau douce, puisque le végétal y puise sa nourriture, utilisant directement les aliments carbonés et azotés en dissolution, décomposant le bicarbonate de chaux et s'emparant de l'acide carbonique, mais souvent les facteurs physiques, biotiques et climatiques modifient ou l'emportent sur l'influence chimique.

D'une manière générale, un certain nombre d'Algues peuvent s'adapter à des milieux de composition différente, mais il importe toujours que cette adaptation soit progressive, les changements brusques dans la proportion et la nature des matières dissoutes amenant fatalement la mort des organismes.

J'ai vu ainsi, pour ma part, des Algues stagnicoles cesser de vivre peu de temps après leur immersion dans de l'eau de rivière. Si l'action de la composition chimique du milieu sur la végétation des diverses espèces n'est pas encore parfaitement déterminée, en ce qui concerne l'influence particulière des différents matériaux nutritifs, il est à peu près établi que bien que beaucoup d'Algues soient indifférentes ou d'une adaptation facile, certaines paraissent préférer certaines conditions spéciales.

a. Matériaux salins et organiques. — La proportion de la salinité et la nature des matières dissoutes varient avec les diverses stations aquatiques. Les eaux douces ne sont souvent que des solutions diluées de substances salines.

C'est ainsi que l'eau des torrents et des lacs d'altitude alimentés par la fonte des neiges est pauvre en matériaux dissous, surtout en matériaux organiques; aussi, dans ces stations, on ne rencontre pas, en général, beaucoup d'espèces. Les lacs-étangs, les étangs, offrent, au contraire et en général, une abondante végétation déterminée par la nature plus nutritive du milieu. Dans les ruisseaux, les cours d'eau de la plaine, sous la condition que le courant ne soit pas trop rapide, on trouve un petit nombre de formes. L'eau des rivières ne renferme cependant pas, le plus souvent, une proportion aussi grande de sels dissous que l'eau stagnante.

J'ai, à ce sujet, pu remarquer, à Toulouse, l'absence presque absolue des Algues dans les eaux de la Garonne, qui ne contiennent qu'une faible teneur de matières salines en dissolution. Cette particularité pourrait être attribuée à l'action mécanique du courant, mais il importe de remarquer que dans le Canal latéral à la Garonne, qui est alimenté par une prise d'eau de ce fleuve faite dans notre ville même et dont les conditions sont plus stagnantes, les Algues font aussi presque absolument défaut, tandis qu'elles se montraient très abondantes à la même époque dans le Canal du Midi, qui était autrefois très riche en espèces avant que l'augmentation du trafic n'ait modifié, comme nous l'avons dit plus haut, les conditions physico-chimiques de ce vaste réservoir¹.

1. COMÈRE (J.), *Diatomées de la Montagne Noire*, Bull. Soc. bot. Fr., t. LI, 1904, p. 344.

L'abondance et la variété beaucoup plus grande des diverses formes dans les formations stagnantes doivent être attribuées à la présence plus considérable des matériaux en dissolution et surtout des matériaux organiques. Cette proportion, plus grande dans les étangs peu profonds que dans les lacs-étangs, est encore plus élevée dans les formations de moindre étendue. Certaines eaux, très riches en matières organiques, comme celles des tourbières et des marais tourbeux, les bords marécageux des étangs, et qui contiennent une proportion élevée de matériaux humiques, constituent, en particulier, des milieux très favorables au développement des Desmidiacées et d'un grand nombre de Protococcoïdées. Ces conditions sont aussi favorisées dans d'autres catégories de formations par la décomposition des végétaux phanérogames aquatiques et la chute annuelle automnale des feuilles des arbres riverains.

L'apport des eaux ménagères et des eaux résiduaires des agglomérations urbaines peut aussi amener, sous la condition qu'elles ne soient pas déversées en trop grande abondance et surtout qu'elles ne renferment pas de matières toxiques, soit une augmentation de l'intensité végétative de certaines espèces, soit des modifications dans la composition des florules. Les Oscillatoriées, en particulier, affectionnent les eaux riches en matériaux organiques. Certaines de ces plantes offrent même une résistance remarquable à l'action des matières organiques en excès et dans certains milieux, où la végétation des autres Algues n'est pas possible, on les voit se développer en abondance, même dans des eaux renfermant des résidus d'égout et d'autres matières putrescibles. Les fossés de déversement des blanchisseries, dont le contenu est chargé de substances grasses et savonneuses, donnent même asile à certaines espèces du genre *Oscillatoria*.

b. Action particulière des eaux salées. — Les eaux renfermant une proportion plus ou moins élevée de sels marins présentent un milieu favorable à la végétation d'un certain nombre de formes qui peuvent se retrouver dans les eaux douces, et l'on peut observer dans les étangs qui avoisinent la mer, ainsi que dans les fossés littoraux, une flore qui se développe dans des conditions biologiques offrant un intérêt particulier.

L'adaptation des Algues à l'eau salée doit être considérée sous plusieurs points de vue. L'action du milieu peut être continue, comme dans le cas des étangs qui communiquent plus ou moins directement avec la mer, et dont la teneur en composés salins est relativement fixe; elle peut être alternative, lorsque sous l'influence du flux et du reflux, dans le voisinage de l'embouchure des fleuves, par exemple, les Algues sont soumises à l'action d'un milieu présentant une composition variable avec les proportions d'eau douce et d'eau de mer. De plus, il importe de considérer que le plus souvent les Algues d'eau douce s'adaptent à l'eau salée; dans d'autres cas, plus rares, l'on se trouve en présence d'espèces marines adaptées à l'eau douce.

1. Adaptation des Algues d'eau douce à l'eau salée. — Variation de densité des milieux salins. — L'immersion brusque des Algues d'eau douce dans l'eau salée et, réciproquement, celle des espèces marines dans l'eau douce amènent leur destruction immédiate. La modification rapide de la turgescence, qui se produit dans les deux cas, détermine la désorganisation du contenu cellulaire et fréquemment la rupture de la membrane. Les Algues d'eau douce que l'on rencontre dans les étangs saumâtres sont des espèces qui s'accommodent de ces conditions spéciales de milieu. La flore des eaux soumises à des variations dans la proportion des sels marins comprend un mélange de formes d'eau douce adaptées et de formes marines, en proportion variable avec la prédominance plus ou moins grande de l'eau de mer. Ces plantes, très résistantes aux variations des diverses influences physico-chimiques, très ubiquistes, présentent une membrane ferme plus ou moins épaisse et appartiennent surtout à des genres représentés à la fois dans les eaux douces et les eaux salées, comme, par exemple, les *Cladophora*, *Rhizoclonium*, *Ulothrix*, *Vaucheria*, *Ulva*, etc. Les Conjuguées sont très rares dans les eaux saumâtres, exception faite par un grand nombre de Diatomées ubiquistes; les Myxophycées s'y montrent assez abondantes.

Certaines Algues s'adaptent également aux variations dans la concentration du milieu provoquées par l'évaporation et présentent une résistance remarquable aux pressions osmo-

tiques. Le *Microleus chnoplastes* Thur. a ainsi fourni à Cavarra¹ le sujet d'intéressantes observations. Cette Algue, qui se trouve aussi dans les eaux douces, constitue une sorte de feutre organisé au fond des bassins des salines et présente une résistance végétative, dont le minimum correspond à 1/10^e d'eau de mer et dont le maximum est représenté par une solution titrant 8° Baumé, l'eau de la mer marquant 3° 6. Les solutions hypotoniques ont une action destructive sur l'Algue en déterminant une tension énorme qui va jusqu'à faire rompre la membrane cellulaire. Le *Microleus* résiste à l'action des solutions hypertoniques en s'entourant de gaines mucilagineuses et en formant des hypnocytes. A l'état de vie latente, la plante peut supporter les concentrations les plus fortes des eaux mères des salines, qui peuvent amener des pressions supérieures à 200 atmosphères.

Des variations de densité, moins élevées que celles que nous venons de citer, s'observent aussi à l'embouchure des fleuves où, suivant l'heure de la marée, les proportions de l'eau salée et de l'eau douce sont modifiées d'une manière très sensible. Les Diatomées, en particulier, s'adaptent remarquablement à ces variations.

A Saint-Jean-de-Luz, sur les rives d'un petit fleuve côtier, la Nivelle, j'ai pu ainsi récolter des formes unicellulaires sili-ceuses d'eau douce, mêlées à des espèces marines, sur les bords et dans les fossés littoraux, dont la teneur de l'eau en sels marins varie avec l'importance du flux et le débit plus ou moins considérable du cours d'eau. Loin de l'embouchure, les Diatomées d'eau douce prédominent et finissent par constituer la totalité de la florule, tandis que, en se dirigeant vers la mer, la proportion des formes marines augmente en proportion inverse². Non seulement, dans ces conditions, il est donné de remarquer des faits d'adaptation remarquables; mais l'on peut constater que lorsque, dans une région côtière, il se produit un abaissement de la densité des eaux marines déterminé par l'introduction de l'eau douce, que celle-ci provienne des fleuves

1. CAVARRA (F.), *Resistenza fisiologica del « Microleus chnoplastes Thuret » a soluzioni anisotoniche* (N. Giorn. bot. ital., vol. IX, 1902, p. 59-80).

2. COMÈRE (J.), *Note sur quelques Diatomées récoltées à Saint-Jean-de-Luz* (Bull. Soc. bot. Fr., t. XLVIII, 1901, p. 17).

ou de la fusion des glaces côtières, il se produit un accroissement remarquable de la végétation des Diatomées.

Oltmanns¹ a constaté cependant que les variations de salure fréquentes et considérables sont une condition défavorable à la végétation des Algues. D'un autre côté, Gomont², à la suite d'observations sur l'action exercée par le changement de teneur saline du milieu dans la composition de la flore marine océanique, a trouvé que celle-ci varie avec l'apport plus ou moins considérable de l'eau douce. Tandis qu'une proportion plus grande d'eau douce favorise la végétation abondante d'espèces saumâtres vertes : Ulvacées et Cladophoracées, une proportion moins abondante détermine une végétation moins intense de celles-ci, et, en plus, celle des *Ceramium* et des *Porphyra*, enfin une adduction encore moins considérable amène la présence d'autres formes, comme des Gigartinées, accusant un caractère plus nettement marin. Gomont croit que la théorie d'Oltmanns peut expliquer la diminution de la vitalité de certaines espèces, mais d'une autre part, le développement surabondant d'autres Algues, plutôt septentrionales, lui paraît dû à l'action continue d'une basse température provoquée par l'afflux de l'eau douce qui contre-balancerait largement l'action nuisible des fréquentes modifications dans l'état de concentration du milieu.

L'adaptation facile des Algues d'eau douce a été constatée aussi d'une manière sensible dans les sources salées de Lorraine, qui montrent une flore analogue à celle des fossés et des étangs littoraux. Lemaire³ a pu reconnaître dans ces eaux riches en chlorure de sodium, et qui proviennent de l'exploitation des dépôts de sel gemme des couches secondaires ou mésozoïques, la présence d'une grande quantité de Diatomées marines, d'eau douce, et d'Algues filamenteuses (*Vaucheria*, *Rhizoclonium*, *Lyngbya*, etc.). Gomont⁴ a également

1. LEMAIRE (A.), *Les Diatomées des eaux salées de Lorraine* (Le Diatomiste, vol. II, n° 7, Paris, 1894).

2. GOMONT (M.), *Les Algues marines de la Lorraine* (Bull. Soc. bot. Fr., t. LV, 1908, p. XXIX).

3. OLTMANNS (F.), *Ueber die Bedeutung der Concentrations-änderungen des Meerwassers für das Leben der Algen* (Sitzungsberichte der K. preuss. Akad. d. Wiss. z. Berlin, 1891, p. 193-203).

4. GOMONT (M.), *Sur la végétation de quelques sources sous-marines de la Seine-Inférieure* (Bull. Soc. bot. Fr., t. LI, 1904, p. 36).

récolté dans ces mêmes localités un grand nombre d'Algues qui couvrent les marais et les mares salées ou saumâtres, dont les eaux proviennent des sources naturelles de la région ou des usines à sel, comme résidu de fabrication. Toute cette végétation cryptogamique, comprend des espèces saumâtres ou dulciquicoles adaptées et analogues à celles que l'on ne trouve habituellement que sur les bords de la mer. Parmi celles-ci, des Ulvacées, des Ulothricacées, des Cladophoracées, des Vaucheriacees et des Myxophycées en assez grand nombre, en particulier, le *Microleus chnoplastes* Thuret et le *Lyngbya æstuarii* Liebm., très fréquentes et très caractéristiques des marais salants, ainsi que de nombreux *Oscillatoria*.

Dans ses études sur les Diatomées saumâtres du Médoc, Peragallo¹ signale aussi des mélanges intéressants d'espèces d'eau douce pouvant vivre dans les eaux légèrement salées et de Diatomées saumâtres, pouvant s'accommoder d'une eau relativement douce, se développant en société de nombreuses Algues filamenteuses dans des fossés communiquant avec la Gironde, au voisinage de l'Océan. Peragallo fait ainsi remarquer, avec juste raison, qu'en général les Algues d'eau douce s'adaptent assez facilement aux milieux salins, tandis que les Algues qui se développent dans les eaux saumâtres sont en minorité dans les eaux douces. On peut rapprocher de ces diverses observations le fait assez curieux, signalé par Prudent², de l'introduction d'une Diatomée marine, le *Grammatophora marina* Kütz, dans les eaux d'un lac du Jura à la suite du déversement d'ordures ménagères auxquelles se trouvaient mêlées des écailles d'huîtres provenant d'un hôtel situé dans le voisinage du lac.

2. Adaptation des Algues marines aux milieux d'eau douce. — Les faits relatifs à l'adaptation des espèces marines à l'eau douce sont plus rares à constater, car dans ce cas spécial, il importe de remarquer que le développement des Algues marines, dont les dimensions sont souvent assez considérables et la consti-

1. PERAGALLO (H.), *Note sur quelques Diatomées saumâtres du Médoc* (Bull. Soc. hist. nat. Toulouse, 1887, p. 52-57).

2. PRUDENT (P.), *Flore diatomique des lacs du Jura* Ann. Soc. bot. de Lyon, t. XXXI, 1906, p. 54-55).

tution morphologique spéciale, exige des conditions particulières qui ne sont présentées qu'à un degré insuffisant par la majorité des formations d'eau douce. Tandis que les Conjuguées, les Confervoidées, les Protococcoïdées prédominent dans ces derniers milieux, les Floridées et les Fucoïdées sont, pour la plus grande majorité, des espèces marines et leurs formes dulciaquicoles, très peu nombreuses, se montrent de préférence dans les torrents et les cours d'eau, plus rarement dans les eaux stagnantes.

Les Floridées qui se montrent dans les eaux douces sont des espèces des genres *Hildenbrandtia*, *Delesseria*, *Bostrychia*, *Batrachospermum*, *Bangia* et aussi, comme le fait en a été signalé par plusieurs auteurs, en particulier et plus récemment par Schiller¹, le *Ceramium radiculosum* Grun, se trouverait dans plusieurs fleuves des côtes lagunaires italiennes de l'Adriatique. Cette Algue pourrait être considérée comme ayant accompli le second stade pour devenir une forme d'eau douce, alors que le premier stade est celui qu'accomplit une plante marine qui commence à végéter dans une eau continuellement saumâtre. Karstern² a également signalé une espèce de *Delesseria* dans des ruisseaux d'eau courante parfaitement douce de l'île d'Amboina (Moluques). La composition géologique de cette île montre qu'elle a émergé peu à peu pendant la période actuelle et que le sol a dû retenir du sel marin pendant longtemps. La présence du *Delesseria* sera ainsi le résultat d'une adaptation lente à de nouvelles conditions de milieu.

c. Eaux thermales et minérales. — Les Algues d'eau douce se montrent abondantes, comme nous l'avons vu plus haut, dans les sources thermales de composition variée, sulfureuses ou alcalines. Elles s'accommodent dans ces cas particuliers des conditions de température et de concentration. Les eaux minérales froides, ferrugineuses, carbonatées, etc., contenant souvent des proportions relativement considérables de matériaux salins, présentent également des florules d'espèces appartenant aux genres les plus divers. Il est donc permis de déduire

1. SCHILLER (I.), *Zur Morphologie und Biologie von Ceramium radiculosum* Grun. (Oesterreich. Bot. Zeitsch., 1908, n° 2).

2. KARSTERN (G.), in Bot. Zeit., 1891, n° 17.

des observations précédentes relatives à l'adaptation des Algues à l'action chimique du milieu que si certains de ces organismes exigent pour leur développement des conditions particulières, une catégorie assez nombreuse paraît indifférente, tandis que certaines formes ne se propagent que dans les stations aquatiques de composition chimique déterminée.

d. Nature géologique des terrains aquatiques. — Il résulte de l'influence particulière de la composition chimique du milieu que la distribution géographique des Algues est en rapport assez direct avec la nature géologique des terrains. De plus, dans les sols calcaires, plus perméables, les formations aquatiques sont plus rares que dans les sols siliceux, dont la structure, plus compacte, s'oppose plus efficacement à l'infiltration des eaux. Les régions montagneuses, formées de terrains primitifs, sont plus riches, à ce point de vue, que les régions montagneuses calcaires, et l'abondance et la variété de leur flore sont accrues par la présence de nombreuses formes unicellulaires et surtout de Desmidiacées. Les grandes espèces filamenteuses sont cependant peu nombreuses dans les districts élevés où elles sont remplacées par des espèces à filaments étroits. Dans la plaine, les formes à larges filaments sont plus nombreuses et les eaux qui renferment le plus d'espèces sont aussi celles qui sont le moins chargées de sels calcaires. Les Algues des tourbières à *Sphagnum*, les Desmidiacées en particulier, si abondantes dans ces milieux en raison de leur richesse en matériaux humiques, ne sont pas aussi nombreuses dans ces mêmes stations, lorsque les eaux sont trop riches en carbonate de chaux. La flore des terrains argilo-siliceux est de même plus riche que celle des terrains argilo-calcaires. De plus, la présence des sels calciques ne paraît pas toujours absolument nécessaire au développement des Algues d'eau douce puisque l'on peut rencontrer ces organismes dans des milieux presque dépourvus de carbonate de chaux.

Les Diatomacées se propagent activement dans les eaux qui renferment des matériaux argileux. Murray et Irvine¹ ont démontré expérimentalement que les êtres à squelette siliceux

1. MURRAY (J.) and IRVINE (R.), *On silica and the siliceous Remains of organisms in modern Seas* (Proc. R. Soc. Edinb., XVIII, pp. 229-250, 1892).

sont capables d'emprunter la silice au silicate d'alumine, à l'argile contenue dans le milieu où ils vivent. Cette particularité expliquerait ainsi, d'après Lauby¹, l'abondance remarquable des Diatomées dans les anciens lacs du Massif Central dont les sédiments sont en général fortement siliceux.

C'est aussi à la diminution dans la teneur saline des eaux qu'il faut attribuer, d'après le même auteur, la disparition des espèces qui n'ont plus trouvé des conditions de milieu favorables à leur abondante végétation. Les modifications dans la forme et la striation des valves des Diatomées qui ont pu s'adapter aux conditions actuelles résultent aussi de l'influence exercée par les produits minéralisateurs. La présence de sources minérales dans les anciens lacs du Massif Central a déterminé la présence de formes saumâtres dans les sédiments déposés par les eaux douces pendant les diverses périodes géologiques.

§ 3^e. — ACTION DU MILIEU SUR LA REPRODUCTION SEXUÉE.

Les fonctions reproductrices des Algues, les plus essentielles de toutes, sont soumises aux influences extérieures, et l'action des agents physico-chimiques peut non seulement activer ou ralentir ces phénomènes, mais encore les modifier. Il résulte des expériences de culture et des observations faites dans la nature qu'en général la reproduction sexuée des Algues ne s'effectue pas, ou du moins s'opère d'une manière moins active, lorsque les conditions d'existence sont favorables et la nourriture abondante. Dans les cas contraires, on voit apparaître la reproduction sexuée.

Klein² a publié sur ce sujet un travail intéressant basé non sur des expériences directes, mais sur la comparaison attentive des faits observés dans la nature, dont les conclusions démontrent que les conditions de température et de lumière et quelques autres exerceraient une action spéciale sur les phéno-

1. LAUBY (A.), *Nouvelle Méthode technique pour l'étude paléophytologique des formations sédimentaires anciennes* (Bull. Soc. bot. Fr., t. LVI, 1909, Mémoire 15). — *Recherches paléophytologiques dans le Massif Central* (Bull. d. services de la carte géologique de France et des topographies souterraines, n° 125, t. XX, 1909-1910).

2. KLEIN (L.), in Ber. d. Naturf. Ges. zu Freiburg i. Br., p. 29-120; Hedwigia, 1890, p. 35-43.

mènes reproducteurs. G. Klebs¹ a démontré, d'un autre côté, que l'alternance des générations sexuée et asexuée n'était pas nécessaire dans l'évolution physiologique des Algues et que toute cellule de leur thalle pouvait, à toute époque de sa vie, être apte à produire des œufs ou des spores, suivant la manière dont les conditions extérieures agissaient sur elle. En faisant varier la nature de la composition chimique du milieu, il a pu obtenir à volonté les divers modes de reproduction, indépendamment des conditions de l'éclairement.

Comme l'a observé Montemartini² et ainsi que je l'ai constaté fréquemment de mon côté³, la formation des organes reproducteurs est aussi provoquée par l'évaporation rapide des milieux passagers constitués dans les pays méridionaux par les fossés et les mares soumis à la dessiccation estivale. A ce moment, les Conjuguées filamenteuses, qui affectent ces stations spéciales, entrent en conjugaison active, et cette particularité s'accorde avec la théorie de Klebs, que nous venons de citer, d'après laquelle les phénomènes reproducteurs interviennent lorsque les conditions extérieures deviennent contraires à l'accroissement végétatif. Dans ces cas particuliers de réchauffement rapide des milieux, l'on constate, chez les *Spirogyra* plus particulièrement, la formation fréquente de tubes copulateurs se formant dans des directions opposées, des conjugaisons entre trois cellules, des productions anormales de parthénospores et de cellules stériles provoquées par une reproduction irrégulière et comme tumultueuse qui abandonne le caractère de l'état sexuel tel qu'il se présente dans les cas normaux. Il est ainsi notoire que les phénomènes particuliers de parthénogenèse, de polygamie, de polyandrie et d'hermaphrodisme deviennent plus fréquents chez les Conjugués filamenteuses, lorsque les circonstances extérieures sont favorables à une conjugaison active. Ce dernier processus est en effet nécessité par le mode de reproduction de ces plantes qui ne forment pas de zoospores, ni

1. KLEBS (G.), *Einige Ergebnisse der Fortpflanzungsphysiologie* (Ber. d. deutsch. bot. Gesell., Bd XVIII, 1900).

2. MONTEMARTINI (L.), *Appunti di ficobiologia* (Nuova Notarisia, oct. 1901, p. 129).

3. COMÈRE (J.), *Observations sur la Périodicité de la flore algologique* (loco cit., p. 403).

d'hypnocystes, mais dont les œufs supportent facilement les périodes de dessiccation d'une longue durée. Dans les milieux permanents, la reproduction sexuelle des Conjuguées se produit, au contraire, d'une manière régulière et dans les conditions d'évolution périodique dont nous nous occuperons plus loin. Sous les mêmes influences biologiques, et au moment où le milieu va faire défaut, les Algues des autres groupes se préparent à la vie latente en formant des hypnocystes et des hypnospores dans les circonstances que nous avons examinées à propos de l'action de la température.

Le mode de reproduction des Algues, comme leur distribution biologique, est ainsi toujours en rapport avec leur nature morphologique et les particularités physiques, et plus intimement avec le degré de température, des milieux dans lesquels elles vivent. Les Conjuguées et une grande partie des autres formes confervoïdes ne se montrent pas dans les eaux trop courantes, du moins dans les endroits exposés à l'action mécanique violente du milieu, car leur mode de reproduction implique un rapprochement intime des cellules indispensable à la formation de la zygospore et, par suite, à la conservation de l'espèce. Chez les formes potamophiles des Diatomées, Protococcoïdées, etc., les phénomènes de multiplication s'accomplissent à l'abri de l'enveloppe de gelée plus ou moins ferme qui les maintient à la surface des pierres et des rochers soumis à l'influence des courants. Les *Ædogoniacées*, les *Vauchériacées* qui se reproduisent au moyen de zoospores, mais qui forment aussi des œufs résultant de l'action d'anthérozoïdes sur une oosphère, habitent toujours les milieux stagnants, tandis que dans les eaux courantes, mais peu rapides, ou dans leurs parties abritées, nous rencontrons quelques formes qui ne se reproduisent ordinairement que par zoospores ou zoogamètes adaptés aux conditions biologiques de ces plantes : *Cladophora*, *Ulothrix*, etc. Les formes subaériennes, et en particulier les *Schizogonium*, les *Stichococcus*, les *Pleurococcus*, se propagent le plus fréquemment au moyen d'acinètes, cellules immobiles, formées sans réjuvenescence, qui assurent la conservation des espèces dans les circonstances plus particulières de dessiccation et de leur mode d'évolution. Il est intéressant de remarquer à ce sujet que

chez les *Pithophora*, qui appartiennent cependant à la famille des Cladophoracées, l'on ne constate que la présence d'acinètes ou d'agamospores, spores dormantes et jamais d'organes sexués. Ces Algues sont ainsi adaptées à vivre dans les petits étangs de la zone tropicale soumis à de longues dessiccations et temporairement pourvus d'eau très réchauffée. Les acinètes des *Pithophora*, munis d'une membrane très épaisse, conservent ainsi leur faculté germinative durant un temps très long¹.

§ 4°. — EXPÉRIENCES DE LABORATOIRE.

Les résultats fournis par les expériences de laboratoire, que nous ne rapportons qu'à titre documentaire, nous démontrent que les Algues d'eau douce peuvent évoluer dans des milieux de culture renfermant des substances très diverses, minérales ou organiques. Mais, dans ces conditions spéciales, en présence des résultats contradictoires obtenus, il est à remarquer que les données fournies par la méthode expérimentale sont souvent peu en rapport avec les résultats présentés par l'observation dans les milieux naturels. Si certaines formes protococcoïdes s'accommodent d'une manière assez remarquable de solutions renfermant des substances nutritives en excès ou des matériaux salins qui n'entrent pas dans la composition des milieux naturels, les espèces plus élevées en organisation sont beaucoup plus sensibles, et leur adaptation ne peut être obtenue qu'en opérant progressivement et par une addition prudemment et convenablement graduée des composés dont on veut étudier l'action. Malgré ces précautions, les Algues supérieures ne résistent pas, cessent de vivre, ou subissent des altérations ou des modifications dans leur structure, car les conditions biologiques obtenues ainsi artificiellement sont bien différentes de celles présentées par l'évolution normale.

A ce point de vue spécial, j'ai pu observer que le degré d'adaptation des espèces à l'action des divers composés chimiques est essentiellement variable avec le degré de structure². Les

1. Cfr. ERNST (A.), *Beiträge zur morphologie und Physiologie von Pithophora* (Ann. Jard. bot. de Buitenzorg, 2^e s., vol. VII, 1908, p. 18-55).

2. COMÈRE (J.), *De l'Influence de la Composition chimique du milieu sur la végétation de quelques Algues chlorophycées* (Bull. Soc. bot. Fr., t. LII, 1905, p. 147).

formes protococcoïdes s'adaptent toujours incomparablement mieux que les formes filamenteuses supérieures aux variations de composition des milieux de culture. Ces dernières montrent de leur côté un degré de résistance plus ou moins grand à l'égard des substances actives. Les espèces les plus sensibles sont celles du genre *Spirogyra*, qui servent cependant assez fréquemment de sujets d'expérimentation, et parmi celles-ci, les formes à chromatophores ténus sont beaucoup plus sensibles que les espèces à grosses spires; car il est à remarquer que le degré d'adaptation paraît s'établir en raison inverse de la complication dans la structure des chromatophores. Les *Zygnema* sont ainsi plus résistants que les *Spirogyra* et à un degré supérieur se montrent les *Oedogoniacées* et les *Cladophoracées*. Les Algues à membrane ferme et épaisse semblent, en effet, s'adapter plus facilement aux modifications survenant dans la composition chimique des milieux; mais, avec l'augmentation du degré de concentration, elles présentent des déformations souvent singulières et dues aux variations de la tension osmotique. Les Confervacées et les Ulothricacées sont aussi très résistantes à l'action des solutions salines. Ces résultats sont d'accord avec ceux qui nous sont fournis par l'observation de la flore des divers milieux naturels, car les Algues qui s'adaptent le mieux à l'action des eaux minérales, salines ou saumâtres, sont celles qui, dans les cultures en milieux artificiels, résistent le mieux aux substances actives.

Parmi les composés que l'on fait ainsi agir sur les Algues, les uns sont nutritifs, les autres sont toxiques, certains plus ou moins favorables à la végétation. Les matériaux nutritifs en excès sont toujours nuisibles, et les insuccès survenant dans la pratique des cultures proviennent le plus souvent de la proportion anormale des aliments introduits.

Les résultats expérimentaux fournis par les méthodes de culture ont déjà produit des indications utiles pour la solution de divers problèmes de biologie. Des observations suivies permettront de déterminer la limitation de certaines espèces inférieures et, en particulier, celle des formes dont les stades d'évolution ont fourni, sous l'influence des conditions du milieu, des arguments aux théories erronées des polymor-

phistes. Chez les organismes les plus simples, la distinction spécifique est, en effet, quelquefois difficile et, d'un autre côté, certaines Algues subaériennes peuvent présenter des particularités morphologiques transitoires ou accidentelles qui ont pu amener la création d'espèces distinctes se rapportant à la même plante. Mais, il ne faut pas oublier que les données fournies par l'expérimentation doivent être toujours contrôlées par l'observation dans la nature. « Le Laboratoire », comme l'a fort bien dit Ch. Flahault, « c'est l'observation de la Nature endiguée, régularisée, dirigée; mais, il ne faut pas l'oublier, quoiqu'on en fasse, la nature ne se laisse pas emprisonner et contraindre. Bon gré, mal gré, il faut y revenir ou mieux commencer par elle et lui demander tout ce qu'elle peut donner directement... » (*Introduction*, in *Éléments de biologie végétale*, par J. Pavillard, Montpellier, 1901.)

III. — FACTEURS BIOTIQUES

Nous examinerons successivement sous ce titre l'influence que les Algues exercent les unes sur les autres et qui détermine la formation des Associations algologiques et aussi l'action moins importante des animaux aquatiques. En nous occupant du facteur Lumière, nous avons étudié l'action exercée par les arbres riverains et nous ne reviendrons pas sur l'examen de ce facteur biotique.

§ 1^{er}. — ASSOCIATIONS ALGOLOGIQUES.

La présence de certaines espèces dominantes dans les diverses formations aquatiques, en particulier dans les formations stagnantes, permet d'établir la formation de groupes déterminés par les relations qui existent entre les plantes principales, ou formes caractéristiques, et les espèces qui leur paraissent subordonnées. Il est possible de distinguer ainsi certaines associations correspondant à des catégories spéciales de formations. Bien que des récoltes périodiques et des observations suivies aient permis de réunir sur ce point quelques documents provi-

soires, il n'est pas cependant encore possible de définir d'une manière absolument précise les divers groupements des Algues d'eau douce.

Pendant longtemps, en effet, les botanistes algologues ont surtout établi des listes d'espèces sans fournir des indications se rapportant à l'abondance relative des diverses formes. Au point de vue phytogéographique, ces flores ont une importance assez considérable; mais elles auraient présenté une valeur écologique importante si, en plus du tableau de la végétation du district choisi, elles avaient indiqué avec précision, pendant les années écoulées, les formes importantes et caractéristiques des diverses stations et leurs rapports avec l'habitat. Ces données ne peuvent être établies que par des observations faites à diverses époques de l'année et même mieux encore durant plusieurs années consécutives.

Dans cet ordre d'idées, comme l'a fait observer Fritsch¹, il est aisé de remarquer que certaines eaux renferment des *Cladophoracées*, tandis que d'autres n'en contiennent pas. Ces plantes, qui nécessitent une certaine aération du milieu, et qui ne se montrent pas dans les formations absolument stagnantes, constituent un des plus importants substrata, en raison de leur membrane très peu mucilagineuse, pour la végétation d'un grand nombre d'épiphytes : Diatomées et *Protococcoidées*. Chez les *Cladophora*, la couche de mucus est très mince, lorsqu'elle existe, et ces plantes se présentent rudes au toucher et crispées. Le revêtement muqueux des *Œdogonium* est d'une très légère épaisseur, et aussi les filaments, quoique à un degré moindre cependant que chez les *Cladophora*, ont pour hôtes des épiphytes variés et surtout des formes fixées par une base étroite. Les *Vaucheria* sont aussi couverts parfois d'épiphytes nombreux, mais surtout de Diatomées discoïdes du genre *Cocconeis*. Au contraire, les Conjuguées et les espèces filamenteuses qui présentent une enveloppe mucilagineuse plus ou moins consistante ne donnent ordinairement pas asile aux Algues épiphytes. Cette distinction, qui peut être considérée comme bien fondée, est liée au degré d'aération de l'eau, les milieux à aération faible

1. FRITSCH (F.-E.), *Problems in aquatic biology* (The new Phytologist, vol. V, July 1906, n° 7, p. 153).

excluant les formes qui, comme les *Cladophora*, ont une enveloppe épaisse et consistante.

On peut remarquer aussi que certaines formations bien aérées renferment un nombre considérable de grandes espèces, tandis que dans d'autres, à température plus élevée, et par suite moins riches en air dissous, le type dominant est constituée par des formes à filament étroit, exception faite cependant pour les *Spirogyra*.

Les autres Algues, comme les *Vaucheria*, les *Conferva*, les *Ædogonium*, les Myxophycées, peuvent être considérées comme caractéristiques d'autres catégories de formations. En particulier, le processus d'assimilation des *Vaucheria* et des *Conferva* rend très probablement aussi ces plantes plus sensibles aux variations des facteurs écologiques que beaucoup d'autres Algues vertes et en font des espèces qui, comme plantes caractéristiques dominantes des formations aquatiques, peuvent être placées au second rang après les *Cladophora*.

Bien que nous ne possédions pas encore des documents plus précis sur la question qui nous occupe, les Conjuguées et les Diatomées paraissent jouer également un rôle prépondérant dans les diverses associations. Les Myxophycées sont aussi caractéristiques des eaux à température élevée : on ne les rencontre pas dans les milieux profonds, insuffisamment réchauffés par les rayons solaires, et elles sont particulièrement spéciales aux formations d'eau douce de profondeur limitée.

Dans les petits étangs, il existe également une sorte d'association entre les *Pediastrum*, les *Scenedesmus* et les *Cælastrum*. Dans les tourbières, l'*Eremosphera viridis* de Bary se montre en société de certaines Desmidiées, etc., etc.

La flore des milieux passagers de faible profondeur fréquents dans les contrées méridionales et dont le réchauffement est très rapide, se compose surtout de *Zygnema* et de *Spirogyra* qui sont aussi, parmi les Algues filamenteuses, prédominants dans la flore des tropiques.

Les Phanérogames caractériseraient aussi diverses formations et il y aurait à réunir sur ce point des observations plus complètes. Les *Myriophyllum* sembleraient se montrer dans les eaux fréquentées par les *Cladophora*, tandis que le *Ranunculus aqua-*

tilis L. paraît indiquer la présence des Conjuguées. Les *Volvox* se développent de préférence au milieu des *Lemna*. Dans tous les cas, les formes flottantes et littorales des végétaux supérieurs contribuent à déterminer d'une manière plus ou moins active la distribution et le groupement biologique des Algues lacustres et stagnophiles.

§ 2°. — ACTION DES ANIMAUX AQUATIQUES.

Nous examinerons plus loin, en nous occupant des moyens de dispersion, l'action exercée par les Oiseaux aquatiques et les Coléoptères nageurs dans la distribution phytogéographique des Algues. Le rôle joué par les animaux, comme facteurs biotiques, est cependant moins important dans ce cas que celui qu'ils remplissent à l'égard des Phanérogames terrestres.

Le *Chlorella vulgaris* Beyerinck se montre en symbiose avec l'*Hydra viridis* et diverses espèces d'*Amœba*, *Paramecium*, *Ophrydium*. Weber van Bosse¹ a fait connaître des cas de relation symbiotique entre des Algues d'eau douce et des éponges.

Le degré de complication dans l'ornementation extérieure de certaines Desmidiacées paraît déterminé par la nécessité dans laquelle se trouvent ces organismes non seulement d'acquies des moyens de soutien à la surface des grands lacs, où elles entrent dans la composition du plancton, mais aussi de se défendre dans certains cas contre l'attaque des petits animaux aquatiques. Comme le fait observer West², il est en effet à remarquer que les formes de ces Algues qui vivent sur les rochers mouillés et d'où les Amibes, les Oligochètes, les Tardigrades, les Crustacés, etc., sont absents, sont recouvertes d'une couche de mucus et présentent des contours assez simples, alors que dans les étangs profonds, sur le bord des lacs, dans la matière pélagique flottante, là où leurs ennemis abondent, elles sont pourvues de défenses extérieures d'un aspect compliqué et quelquefois formidable.

Les animaux domestiques peuvent exercer une action défa-

1. WEBER VAN BOSSE (M^{me} A.), *Études sur les Algues de l'Archipel malais* (Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg, VIII, p. 79-94).

2. WEST (G.-S.), *British Freshwater Algæ*. Cambridge, 1904, p. 145.

vorable sur la végétation des Algues. Les oiseaux aquatiques, comme les canards, les oies, les cygnes, etc., qui fréquentent les étangs et les marais voisins des fermes, dévorent ces plantes, et amènent aussi par leurs ébats le trouble de l'eau de ces réservoirs, lorsque ceux-ci sont de faible profondeur, et empêchent par suite le développement des microphytes. Les bovidés et ovidés, en venant s'abreuver dans ces mêmes stations, pénètrent plus ou moins en avant dans le liquide et déterminent ainsi des conditions de trouble défavorables.

Les Algues filamenteuses, tout en offrant une protection efficace contre les rayons solaires et en empêchant l'échauffement excessif de l'eau des formations stagnantes, procurent aussi à leurs habitants des abris à l'ombre et servent de support aux œufs collants de beaucoup d'espèces de Poissons et de refuge à leurs alevins. Les Protococcoïdées, les Volvocinées, les Diatomées, etc., présentent une importance toute particulière pour la nourriture d'une immense quantité d'animaux de petite taille qui, à leur tour, sont absorbés par d'autres plus gros. Ceux-ci à leur tour sont dévorés par les Poissons. Les Algues constituent ainsi un des moyens les plus puissants dont dispose la nature pour préparer la vie supérieure.

Si les Poissons sont en majorité carnivores, certains se nourrissent de végétaux ; mais il est démontré que beaucoup ont une alimentation mixte, surtout parmi les espèces d'eau douce. En faisant la chasse aux animalcules microscopiques qui se trouvent dans les amas d'Algues flottantes, ces animaux absorbent inévitablement, en tout cas, les microphytes unicellulaires épiphytes et des fragments des formes confervoïdes. Pour ma part, j'ai constaté que les Cyprinides, en particulier, absorbent avec avidité les petites Algues nageant à la surface de l'eau¹.

IV. — ACTION DE L'HOMME SOUS SES DIVERSES FORMES

Une action toute spéciale est exercée par l'homme sur la végétation des Algues. Ce facteur artificiel est très varié et très

1. Cf. COMÈRE (J.), *De l'Utilité des Algues dans l'élevage et l'alimentation des Poissons à propos de la Florule de l'étang de la Pujade* (Bull. Soc. hist. nat. d. Toulouse, t. XXXVII, 1904, p. 61).

complexe. L'influence progressive de la civilisation agit, en général, d'une manière défavorable sur le développement des espèces, soit en supprimant successivement les stations aquatiques, soit en modifiant leurs conditions écologiques.

Les travaux entrepris pour le développement du périmètre des villes, le dessèchement des étangs et des marais, dans le but d'améliorer les conditions hygiéniques des localités insalubres, et en même temps de rendre à la culture le maximum des terres disponibles, amènent la disparition d'un grand nombre de stations aquatiques; la construction de digues et de barrages pour l'amélioration des voies navigables ou une meilleure utilisation des forces motrices, déterminent une perturbation profonde dans les conditions mécaniques qui règlent la distribution biologique des Algues.

Ces modifications artificielles de la nature des milieux sont le plus souvent nuisibles en substituant aux facteurs naturels de nouvelles conditions de régime. L'édification des barrages peut cependant modifier dans certains cas le régime des eaux à cours plus ou moins rapide et permettre le développement des espèces plus nombreuses qui caractérisent les formations lacustres et stagnales. L'établissement d'écluses ou de réservoirs destinés à faciliter l'écoulement des eaux, en vue de l'utilisation de leur force motrice, peut faciliter la présence de quelques formes potamophiles. Mais, d'une manière générale, tous ces changements dans les conditions biologiques naturelles sont plus nuisibles qu'utiles à la végétation des microphytes. L'emploi des machines à draguer est aussi absolument nuisible par suite de la perturbation qu'apporte leur fonctionnement dans la limpidité des milieux.

L'action de l'homme se manifeste aussi d'une manière très importante par le déversement des eaux d'égout et des eaux résiduaires des usines dans les rivières et les autres grands réservoirs aquatiques. La végétation des Algues est impossible en présence des matières toxiques industrielles; mais, en ce qui concerne les eaux d'égout, la présence des substances organiques en dissolution peut être utile pour certaines espèces, les Oscillatoriées et certaines Protococcoidées inférieures, lorsque ces matières se trouvent convenablement diluées.

III

DISTRIBUTION BIOLOGIQUE

I. Répartition générale. — II. Moyens de dispersion. — III. Distribution des diverses familles. § 1^{er}. Distribution générale. § 2^e. Distribution particulière des principaux groupes. — IV. Population algologique des diverses formations. — V. Périodicité du développement de la flore algologique.

I. — RÉPARTITION GÉNÉRALE

Nous avons examiné précédemment l'action des diverses conditions écologiques sur la végétation des Algues d'eau douce et pu constater que, si ces plantes se trouvent assez uniformément répandues à la surface du globe, elles exigent cependant pour leur développement le concours simultané de facteurs définis. Aux diverses influences que nous avons étudiées, et qui déterminent la distribution phytogéographique de ces microphytes, nous ajouterons l'action des moyens de dispersion utilisés par les organismes pour leur diffusion dans les formations aquatiques. Nous nous occuperons donc en premier lieu des procédés qui contribuent à la répartition des espèces; nous étudierons ensuite la composition des florules en ce qui concerne leurs rapports avec les différentes catégories de formations et leur évolution périodique.

Il serait peut-être possible, tout en tenant compte toujours de l'extrême diffusion des nombreuses espèces, d'admettre la présence de zones dans chacune desquelles certains facteurs écologiques seraient présentés à un plus haut degré. D'une manière générale, chacune des zones polaire, tempérée ou tropicale, paraît montrer une flore d'un aspect plus spécial déterminé par la présence prédominante de certaines plantes s'adaptant plus facilement à des conditions plus particulières. A ce point de vue, nos connaissances sont encore assez incomplètes; car, si nous possédons un certain nombre de travaux sur la biologie des Algues des contrées tempérées, il reste encore à acquérir des documents plus nombreux sur des régions plus incomplètement explorées.

II. — MOYENS DE DISPERSION

Les principaux facteurs qui déterminent la dispersion des Algues et de leurs organes reproducteurs sont :

- a.* L'eau;
- b.* Les courants aériens;
- c.* Les animaux aquatiques.

a. Action de l'eau. — L'eau est le facteur principal de la diffusion d'un grand nombre d'Algues des milieux permanents et de leurs organes de reproduction. Des glaciers ou des torrents d'altitude, elles peuvent être ainsi transportées, ainsi que leurs spores, dans les ruisseaux, puis dans les rivières, les lacs et les fleuves. Ces conditions de transport sont évidemment en rapport direct avec la nature des organismes, leurs modes de flottaison ou de fixation et aussi avec le caractère biologique des divers milieux.

Le plancton lacustre peut ainsi émigrer, en quantité plus ou moins grande et proportionnelle aux variations survenant dans l'action mécanique du milieu, d'un lac dans un autre; ou dans les milieux voisins, rapides ou stagnants; les réservoirs aquatiques communiquant habituellement entre eux par des cours d'eau ou des ruisseaux d'une importance plus ou moins grande. Mais, dans ces cas, l'adaptation des microphytes émigrés ne peut s'opérer que si les plantules trouvent dans leurs nouveaux habitats toutes les conditions biologiques nécessaires à leur évolution.

b. Action des courants aériens. — Lorsque les formations passagères, mares, fossés, etc., ont disparu sous l'action des chaleurs estivales, les hypnocytes, les hypnospores et les œufs enkystés des Algues qui les peuplaient sont disséminés par les courants-aériens à des distances souvent considérables, dans d'immenses étendues de pays et souvent même d'un continent à l'autre. Ces organes de propagation se comportent ainsi à la manière des spores des Fougères et des autres Cryptogames ubiquistes. L'air devenu calme, les kystes, les spores et les œufs retombent. S'ils rencontrent une formation aquatique et si les conditions sont favorables, ils peuvent commencer leur

évolution. Si, au contraire, leur chute s'opère sur le sol, ils sont le plus souvent disséminés à nouveau par les courants atmosphériques; une autre partie des poussières organisées, entraînées par l'eau de la pluie, qui délaye aussi les corpuscules flottant dans l'air, peut être enfin ramenée par les petits ruisseaux dans les marais, les tourbières, les étangs, les lacs et les cours d'eau. Les analyses microscopiques de l'air démontrent d'une manière évidente la présence dans l'atmosphère d'un nombre prodigieux de spores et de microphytes. D'après Miquel¹, un mètre cube d'air renfermerait 500 à 120 000 corpuscules organisés, abstraction faite des corps bactérioides trop petits pour que l'on puisse en déterminer la nature. Parmi ces corpuscules, l'on trouve des végétaux microscopiques et, en particulier, des Algues innombrables, parmi celles-ci : des Diatomées, des Protococcoidées, des fragments de formes confervoïdes, etc., etc. La neige retient aussi une grande quantité d'organismes et entraîne ceux-ci plus complètement que les eaux pluviales.

c. Action des animaux aquatiques. — Les Oiseaux aquatiques migrateurs transportent avec la vase, qui adhère à leur plumage et à leurs pattes, les Algues d'eau douce et leurs spores d'une station à l'autre et contribuent ainsi à la diffusion des espèces.

Les Poissons doivent aussi concourir à cette dissémination. L'on a constaté, en effet, la présence des Algues dans les organes digestifs de plusieurs espèces et dans un bon état de conservation. Piccone², Hochreutiner³ et Gadeceau⁴ ont, en particulier, démontré le rôle intéressant que peuvent jouer ces animaux dans la propagation des végétaux aquatiques.

Comme l'a montré Migula⁵, les Coléoptères nageurs rempliraient le même rôle, car l'on trouve souvent au sommet des montagnes isolées des cavités accidentelles qui se peuplent rapi-

1. MIQUEL (C. R. Ac. Scienc. Paris, 24 juin 1879).

2. PICCONE (A.), *Ulteriori osservazioni intorno agli animali ficosagi*, etc. (Nuovo Giornale bot. ital., vol. XIX, n° 1, 1887).

3. HOCHREUTINER, *Dissémination des graines par les Poissons* (Bull. Herb. Boissier, t. VII, n° 6, 1899).

4. GADECEAU (Em.), *Les Poissons et les Plantes* (La Nature, 15 mai 1909).

5. MIGULA in Biolog. Centralblatt, VIII, n° 17, p. 514-517.

dement de diverses Algues. Ces plantes n'ont pu être apportées par les Oiseaux de marais qui n'arrivent pas à ces hauteurs. Migula a trouvé dans les articulations du corps et des pattes des Insectes aquatiques, qui en sont parfois tout couverts, un certain nombre d'espèces à l'état végétatif, ou à l'état de spores. Parmi celles-ci, des Diatomées, des Protococcoïdées, des Myxophycées et quelquefois aussi des Algues plus complexes, comme des *Aphanochæte* et des *Draparnaldia*.

III. — DISTRIBUTION DES PRINCIPALES FAMILLES

§ 1^{er}. — DISTRIBUTION GÉNÉRALE.

Si l'on considère l'ensemble des groupes dans lesquels se trouvent distribuées les Algues d'eau douce, il est permis de constater que la grande majorité de ces plantes appartient à des familles chez lesquelles la chlorophylle constitue le pigment prédominant. Plusieurs groupes, comme les Conjuguées, les Protococcoïdées, sont presque exclusivement constituées par des formes habitant l'eau douce. Les Confervoïdées vivent aussi, pour leur majorité, dans le même habitat et ne comptent qu'un petit nombre d'espèces marines ou saumâtres.

Au contraire, les Fucacées et les Floridées, très nombreuses en espèces marines, ne présentent qu'un très petit nombre de formes d'eau douce, pour la plupart potamophiles.

Au point de vue du nombre des espèces, le groupe des Conjuguées, avec ses trois grandes familles : Zygnémacées, Desmidiacées, Bacillariacées, est le plus important. Les deux premières familles sont exclusivement dulciaquicoles, mais les Bacillariacées présentent aussi un grand nombre d'espèces marines. Les Œdogoniacées et les Vauchériacées comptent un assez grand nombre de formes; surtout le genre *Œdogonium*. Les Protococcacées, ou Autospোরacées, constituent la famille la plus importante des Protococcoïdées; les autres divisions de ce groupe sont moins nombreuses en espèces; certaines d'entre elles, qui montrent cependant des particularités biologiques intéressantes, ne forment qu'un seul genre ne comprenant qu'un petit nombre de formes, quelquefois même une seule.

Les Myxophycées ne sont pas aussi nombreuses que les Algues vertes, mais un grand nombre de familles de ce groupe renferment des genres, dont certains relativement riches en espèces qui se développent abondamment sous l'influence de conditions biologiques déterminées, et montrent un intérêt marqué en raison des particularités de leur distribution considérable et de leur large adaptation.

Dans le but de présenter d'une manière aussi intéressante que possible l'état des connaissances que nous possédons sur la distribution des Algues dans les diverses formations aquatiques, nous énumérerons les principales familles en indiquant la nature des formations dans lesquelles leurs espèces vivent de préférence. Nous examinerons ensuite la constitution de la population des diverses catégories de formations.

L'examen des rapports qui existent entre les diverses florules et la nature de leur habitat nous permettra de considérer que certaines familles sont composées de plantes qui ne se rencontrent que dans des conditions écologiques déterminées; mais nous remarquerons aussi que, d'un autre côté, certains groupements comprennent des formes qui s'adaptent d'une manière ubiquiste aux conditions les plus variées.

§ 2^e. — DISTRIBUTION PARTICULIÈRE DES PRINCIPAUX GROUPES.

a. Floridées. — Comme nous l'avons déjà vu, les Floridées d'eau douce sont peu nombreuses, et les espèces des genres *Batrachospermum*, *Lemanea*, *Chantransia*, etc., sont des potamophiles qui se montrent surtout dans les torrents et les cours d'eau, plus rarement dans les eaux des lacs et des étangs.

b. Confervoïdées. — Les *Ædogoniacées* et leurs deux genres *Ædogonium* et *Bulbochæte* sont presque exclusivement des plantes fixées au début de leur développement et flottant plus tard à la surface des formations stagnantes. La florule des pays tropicaux présente d'assez nombreux *Ædogonium*, mais qui appartiennent à des formes à filaments étroits.

Chez les *Ulothricacées*, les *Ulothrix* sont largement distribués et indifféremment stagnophiles ou potamophiles, surtout dans les petits ruisseaux, tandis que certaines formes fréquentent les

eaux marines ou saumâtres. Dans les stations où l'eau est agitée, ils sont fixés par des moyens d'attache spéciaux. Le genre *Stichococcus* comprend des formes subaériennes végétant sur les murs, les rochers humides, la terre mouillée.

Le genre *Conferva* comprend des plantes en grande partie stagnophiles et aussi quelques espèces potamophiles dans les petits cours d'eau.

Nous remarquons ensuite, dans la famille très ubiquiste des Cladophoracées, des Algues habitant indifféremment les eaux tranquilles, mais aérées, les eaux courantes et les rivages des formations stagnantes, lacs et lacs-étangs, dans les endroits où l'eau est soumise à l'action du vent et des vagues. Le plus grand nombre des espèces du genre *Cladophora* sont marines, et les *Rhizoclonium*, moins nombreux, affectent les mêmes stations et, de plus, présentent quelques formes subaériennes sur la terre mouillée. Les Cladophoracées sont plus rares dans les eaux stagnantes à température élevée et en conséquence faiblement aérées. Elles sont remplacées presque exclusivement dans les contrées tropicales par des plantes de la même famille, appartenant au genre *Pithophora*, qui se propagent au moyen d'acinètes dans des formations de dimension réduite et soumises à de brusques dessiccations. De plus, la membrane de ces Algues, plus mince que celle des *Cladophora*, les rend plus aptes à s'accommoder de la température élevée et de la pauvreté consécutive en air dissous des milieux où elles vivent.

Toutes les plantes de la famille des Trentepohliacées sont subaériennes. Les *Chroolepus* se développent surtout sur les rochers calcaires ou siluriens des districts montagneux. Ces plantes se propagent ainsi abondamment dans des stations exposées à une lumière très vive, elles sont pourvues d'un pigment coloré qui imprègne leurs chromatophores et les protège contre l'ardeur trop intense des rayons solaires. Cette particularité de leur organisation explique le rôle important qu'elles jouent aussi de concert avec les Myxophycées, dans la flore tropicale, qui est relativement pauvre en espèces vertes subaériennes. D'un autre côté, les genres voisins, *Cephaleuros* et *Phycopellis* sont parasites ou demi-parasites dans les intercellulaires des feuilles des *Magnolia*, des *Camelia* et d'autres Phanéro-

games des pays chauds et abondent dans les serres chaudes et humides où l'on cultive les plantes exotiques. Les *Phycopeltis* se développent également sur les Conifères et le Houx de nos contrées européennes et ont été signalés dans les Alpes et les montagnes du Jura. Dans les Indes anglaises, la *Rouille rouge*, qui attaque les feuilles et les jeunes tiges de l'arbre à thé, est produite par le *Cephaleuros virescens*.

c. Protococcoidées. — En raison de leurs rapports phylogéniques très étroits avec les Confervoidées et en dehors de toute considération systématique sur la valeur des deux groupes, nous nous occuperons maintenant des Protococcoidées dont les nombreuses espèces se font souvent remarquer par leur adaptation facile aux diverses conditions biologiques.

Nous voyons ainsi que chez les Endosphæracées, les *Chlorochytrium* sont endophylles dans les feuilles de *Lemna*; les *Phyllobium* endophytes aériens sur les *Lemna*, *Lysimachia*, et aussi endophytes sur les *Sphagnum* des tourbières.

Les Pleurococcacées sont pour la plupart aériennes, sauf les *Trochiscia*, et chez les Cénobiées, les *Pediastrum* caractéristiques de la flore stagnophile néritique se montrent aussi accidentellement dans le plancton.

En majeure partie, la famille des Protococcacées est formée de plantes qui, comme les *Scenedesmus*, *Rhaphidium*, *Pediastrum*, affectent les eaux chaudes et riches en matières organiques. Dans la région pélagique des grands lacs, elles sont plus rares et doivent être considérées comme erratiques; elles proviennent dans ce cas des bords marécageux tourbeux ou bien sont introduites par les cours d'eau. D'autres formes spéciales, moins nombreuses, comme les *Golenkinia*, *Richtelleria*, *Lagerheimia* et *Chodatella* sont des planctonobiens caractéristiques.

A part le genre *Palmella*, dont quelques formes sont subaériennes, les autres Palmellacées sont en grande partie des plantes limnophiles, telles les *Tetraspora*, *Glaucocystis* et *Apiocystis* épiphytes. Les *Sphaerocystis* sont caractéristiques, d'un autre côté, de la flore planctonique.

d. Volvocinées. — Le groupe des Volvocinées présente des organismes libres, ciliés, mobiles pendant la plus grande partie

de leur vie active qui habitent, de préférence, les formations stagnantes de faible étendue et plus particulièrement celles alimentées par les eaux météoriques. C'est ainsi que les *Chlamydomonas*, les *Sphærella*, les *Stephanosphæra*, les *Volvox*, quoique aussi stagnophiles et lacustres néritiques, se rencontrent fréquemment dans le creux des rochers, les petits réservoirs et les flaques alimentées par les eaux météoriques. Le *Pteronemas nivalis* Chodat et le *Sphærella nivalis* Somm. entrent dans la composition du cryoplancton des glaciers. Les *Pandorina* et *Eudorina*, le plus souvent stagnophiles ou sphagnophiles, entrent quelquefois dans la composition du plancton littoral lacustre.

e. Siphonées. — Pour la plupart, les Siphonées habitent la mer; les espèces d'eau douce appartiennent à la famille des Vauchériacées et à celle bien moins nombreuse des Botrydiacées. Le genre *Vaucheria* comprend des espèces pour la plupart stagnophiles, quelques formes sont épigées. Le *Botrydium granulatatum* Linn. est subaérien terrestre. Les *Phyllosiphon* sont des parasites tropicaux, mais le *Phyllosiphon Arisari* Kunh a été observé dans le Midi de la France et en Italie dans les intercellulaires de l'*Arisarum vulgare*.

f. Conjuguées. — Les Conjuguées forment le groupe le plus nombreux des Algues d'eau douce et comprennent les trois grandes familles des Zygnémacées, des Desmidiacées et des Bacillariacées. Les deux premières familles sont constituées par des plantes qui vivent presque exclusivement dans les eaux stagnantes des diverses formations passagères et permanentes; la troisième, les Bacillariacées ou Diatomacées, renferme de nombreuses formes dulciaquicoles, mais les espèces marines de cette dernière famille sont aussi très largement représentées.

Les Conjuguées présentent une distribution biologique très inégale. Les Desmidiacées sont ainsi plus abondantes dans les parties montagneuses des pays tempérés; tandis qu'elles sont moins nombreuses dans la région des plaines et dans les contrées à température plus élevée où dominent les Zygnémacées : Zygnémées et Mésocarpées. Cette inégalité marquée dans la répartition des deux familles concorde avec le climat et le

régime hydrographique des stations. Les Desmidiacées affectent ainsi les eaux fraîches et permanentes, tandis que les Zygnémacées, abondantes dans les étangs et les marais, peuvent s'accommoder de tous les climats et de tous les sols, utilisant même les conditions de brève existence que leur présentent les fossés et les autres formations passagères. Il importe de faire remarquer que la plus grande partie des Zygnémacées affecte les milieux où la température atteint un degré assez élevé. Les *Spirogyra* sont particulièrement nombreux dans les formations soumises à la dessiccation estivale et dont l'eau se réchauffe facilement. Dans les formations stagnantes des pays tropicaux, comme nous le verrons plus loin, ces dernières plantes prédominent absolument sur les autres Algues filamenteuses. Leurs formes à larges filaments et à nombreuses spires sont même, dans ces régions à température élevée, plus abondantes que les espèces à une seule spire et à filaments étroits. Les *Mougeotia* paraissent, au contraire, plus nombreux dans les districts d'altitude.

En règle générale, les Zygnémacées et les Desmidiacées ne se rencontrent pas dans les eaux courantes, et cette particularité est en rapport avec leurs conditions d'évolution et leur mode de reproduction. Il est ainsi facile d'expliquer que les Desmidiacées à cellules libres seraient entraînées par l'action mécanique de l'eau et qu'il serait, de plus, difficile à leurs cellules de se rapprocher pour opérer leur conjugaison. Les formes filamenteuses des Conjuguées se trouvent parfois dans les eaux à cours très lent, parce qu'elles sont fixées au début de leur développement et que, plus tard, elles forment des masses enchevêtrées plus difficiles à entraîner.

Chez les Desmidiacées, la plus grande partie des plantes habite les lacs-étangs, les étangs, les marais et de préférence les marais tourbeux et les tourbières, formations riches en matériaux humiques, qui constituent d'une manière générale leur séjour de prédilection. Elles affectionnent les eaux claires et froides des régions nordiques ou d'altitude, exemptes de calcaire. Les montagnes granitiques et basaltiques, dont le sol est imperméable, leur offrent à ce point de vue des milieux très favorables, tandis que les régions argilo-sablonneuses sont très pauvres. Dans

la plaine, surtout dans les contrées méridionales, elles sont moins fréquentes et représentées le plus souvent par des formes à contours simples, *Closterium*, *Cosmarium* et *Staurastrum* mutiques. Les pays plus froids ou plus élevés sont plus riches en formes ornementées, *Euastrum*, *Micrasterias*, etc., et l'on peut remarquer à ce sujet l'analogie de rapports morphologiques qui existe entre la flore des montagnes des pays tempérés et la flore des contrées septentrionales. Dans les grands lacs, des formes munies de prolongements, d'épines ou d'appendices bien développés entrent dans la composition du plancton, comme par exemple : les *Staurastrum*, *Arthrodesmus*, *Xanthidium*, etc.

Certaines Desmidiacées paraissent être confinées dans des régions particulières. Les formes filamenteuses sont plus abondantes dans les contrées chaudes, et les genres *Ichthyocercus*, *Triploceras*, *Phytamodocis* et *Streptonema* sont exclusivement tropicaux. L'*Ancylonema Nordenskioldii* Berggr. habite la surface glacée des neiges polaires. L'*Euastrum tetralobum* Nordst. et le *Cosmarium spetsbergense* Nordst. paraissent exclusifs aux contrées arctiques : Spitzberg, Nouvelle-Zemble, Groenland, etc.

La grande famille des Bacillariacées renferme parmi ses formes d'eau douce des espèces dont la nature de l'habitat varie avec les différents genres. Certaines subdivisions renferment aussi des formes adaptées aux conditions biologiques les plus diverses, se développant à la fois dans les eaux courantes ou stagnantes, et ne permettant pas de les placer dans des catégories définies de milieu. D'une manière générale, les Bacillariacées sont plus répandues et plus abondantes dans les milieux à basse température que dans les eaux chaudes, ce qui explique leur grande diffusion dans les régions élevées et dans les mers polaires, ainsi que leur développement maximum au cours de la première période vernale.

Une très grande partie des Bacillariacées d'eau douce, comme celles de l'importante tribu des Naviculées et des Nitzchiées, sont cependant en majeure partie répandues dans les formations stagnophiles. Les *Pleurosigma* se développent sur la vase et plus particulièrement à l'embouchure des fleuves. Les Gompho-

némées et les Achnanthées sont toutes épiphytes stagnophiles et s'accommodent, ainsi que les Cocconéidées, d'un degré de température plus élevé que celui utilisé par les autres espèces. Les Cymbellées sont ubiquistes, en partie potamophiles, et certains genres, *Asterionella*, *Stephanodiscus*, *Fragilaria*, *Cyclotella*, *Rhizolenia*, etc., renferment des formes remarquablement adaptées à la vie pélagique dans les grands lacs. Les *Ceratoneis*, *Odontidium* et certains *Diatoma* sont caractéristiques de la flore alpine.

g. Myxophycées. — Le groupe des Myxophycées renferme un grand nombre d'espèces, et ses formes d'eau douce sont beaucoup plus nombreuses que les formes marines. Ces plantes, avec leurs hétérocystes, leurs hormogones et leurs autres particularités cytologiques présentent un caractère archaïque spécial et, bien que les documents relatifs aux algues fossiles soient très incomplets, elles paraissent s'être développées dès les premières périodes géologiques, alors que les conditions de milieu présentaient une grande analogie avec les conditions actuelles de la zone tropicale.

Ces plantes, dont une grande partie présente un habitat subaérien, sont caractérisées par leur abondance dans les localités humides et à température égale, où elles forment des couches et des masses gélatineuses couvrant de grandes surfaces. Un grand nombre de formes, appartenant principalement à la tribu des Oscillariées, s'adaptent aussi aux milieux à température élevée. La florule des eaux thermales se trouve composée pour la plus grande partie de Myxophycées, *Hapalosiphon*, *Oscillatoria*, *Phormidium*, etc., qui se propagent aussi bien dans les eaux chaudes à peine minéralisées que dans les sources sulfureuses. Les parois des thermes montrent de nombreux *Calothrix*, *Symploca*, *Chroococcus*, *Schizothrix*, *Glaucapsa*, etc. Dans la flore des eaux douces tropicales, ces Algues constituent un élément important, moins prépondérant que dans la flore subaérienne, mais dont le rôle est très actif, plus spécialement dans la constitution du Plancton. Les serres chaudes et humides donnent aussi asile à de nombreuses Myxophycées subaériennes et aquatiques, et ces milieux particuliers présentent ainsi une florule qui montre une grande analogie avec les

florules des sources thermales et des pays chauds. Durant la saison d'été, le plancton des formations lacustres des pays tempérés est aussi souvent constitué par des Myxophycées telles que les *Anabaena*, *Aphanizomenon*, etc., qui se développent en proportion considérable (*Wasserblüthe*).

Certaines plantes de la même famille comme les *Schizothrix*, quelques *Phormidium*, forment des masses stalactiformes à structure lamelleuse concentrique dans les sources chaudes, les Geysers en particulier. Ces stratifications, de dimensions souvent considérables, sont constituées par les dépôts du carbonate de chaux que renferment les eaux calcaires et sont disposées autour des filaments des Algues à la faveur de l'activité que présentent les formes incrustantes pour l'acide carbonique. Dans les sources siliceuses, ces végétaux servent aussi de support aux dépôts minéraux en offrant une grande surface à l'évaporation.

La plupart des Myxophycées exigent pour leur développement abondant d'abord un excès d'humidité, en second lieu une température moyenne assez élevée. Aussi sont-elles particulièrement abondantes dans les contrées tropicales. Dans ces régions, les genres *Scytonema*, *Stigonema*, etc., dont les espèces aériennes trouvent dans l'épaisseur, la consistance et la coloration de leurs gaines une protection contre la sécheresse et l'intensité de la lumière, sont très largement représentées et l'emportent de beaucoup par leur fréquence et leur nombre sur les genres qui, comme les *Oscillatoria*, *Lyngbya*, *Phormidium*, etc., ne présentent point les mêmes moyens de résistance à l'action du milieu. Sous les climats tempérés, les Myxophycées affectionnent les contrées humides et à température uniforme et sont moins abondantes que dans les régions plus méridionales. En effet, comme le fait observer Fritsch¹, ces plantes subaériennes doivent être considérées comme étant semi-aquatiques. Elles demandent une saturation atmosphérique plus ou moins fréquente et ne jouent un rôle important que dans les contrées où le substratum est périodiquement très humide et l'état hygrométrique très élevé. Dans nos pays, exception faite pour cer-

1. FRITSCH (F.-E.), *The Role of Algal growth in the colonisation of new ground and determination of scenery* (Geographical Journal, november 1907, p. 543).

taines localités, il est difficile de retrouver ces conditions particulières. Aussi la flore des régions tempérées est bien moins riche et, dans nos contrées, beaucoup d'espèces du groupe des Myxophycées, en l'absence d'humidité suffisante et pour mieux résister à la dessiccation, s'associent à certains champignons pour former des Lichens, tels sont les *Nostoc*, *Stigonema*, *Scytonema*, etc.

La Flore des contrées tropicales est déjà assez complètement étudiée et des documents nombreux, que nous ne pouvons énumérer, nous montrent qu'il existe des différences sensibles dans la distribution biologique des espèces vivant dans les pays chauds et humides et celles des espèces qui habitent nos contrées tempérées.

Les Floridées d'eau douce ne sont pas communes dans les régions tropicales.

Le genre *Œdogonium* est très abondant, mais représenté par des formes à filaments étroits. Les Vauchériacées, Confervacées et les Ulothricacées sont bien moins abondantes que dans les régions tempérées. Il en est de même des genres *Cladophora* et *Rhizoclonium* qui sont très pauvrement représentés et remplacés par les *Pithophora*, plantes particulières à ces climats. Le peu d'abondance des Cladophoracées explique aussi la rareté d'un grand nombre de petites Algues épiphytes caractéristiques qui, dans les stations de nos régions tempérées, trouvent un substratum sur les formes filamenteuses.

Parmi les Conjuguées, le genre *Spirogyra* est abondant en espèces et le plus fréquentes sont celles à filaments larges et à spires nombreuses. Les autres Zygnémées sont beaucoup plus rares. Les Desmidiées appartiennent le plus souvent aux formes filamenteuses.

Il est aussi à remarquer qu'en raison de la faible aération des milieux tropicaux, les formes à filaments étroits, exception faite pour les *Spirogyra* et les *Pithophora*, s'y montrent beaucoup plus abondantes que les formes à larges filaments. Ce qui démontrerait que, chez les *Spirogyra*, le facteur température l'emporte sur le facteur aération.

Les Myxophycées jouent, comme nous l'avons déjà vu, un rôle très important dans la flore tropicale et surtout dans la flore subaérienne qui, les Trentepohliacées à part, est pauvre en espèces vertes.

Les contrées arctiques et antarctiques sont bien moins connues, et les matériaux qui ont servi à étudier la flore des régions voisines des cercles polaires ont été recueillis par des expéditions temporaires qui, bien qu'assez nombreuses, surtout dans ces dernières années, ne permettent que d'avoir des notions encore incomplètes sur la végétation algologique de ces contrées.

En résumé, les diverses espèces d'Algues et plus en particulier les Diatomées et les Desmidiées sont bien représentées dans les régions polaires, tandis que les Myxophycées seraient, d'une manière appréciable, moins abondantes. Cependant, d'après de récentes observations faites dans des régions polaires situées au delà du cercle antarctique, les Myxophycées ont été trouvées en extrême abondance, ainsi qu'un certain nombre de Protococcacées, alors que les Conjuguées et les autres Algues vertes étaient très rares. Ces différences sont très probablement accidentelles et doivent être attribuées à la position géographique de ces régions situées plus près encore du pôle sud et à leurs conditions climatiques moins favorables. De plus, il est peut-être possible que la période de développement de certaines formes n'ait qu'une durée de temps relativement très limitée.

IV. — POPULATION ALGOLOGIQUE DES DIVERSES FORMATIONS

En nous basant sur l'étude que nous venons de faire des rapports qui existent entre les Algues des diverses familles et les formations aquatiques, nous pourrions établir la composition algologique des divers milieux. Ces rapports sont assez étroits pour que l'on puisse le plus souvent déduire dans une certaine mesure, en l'absence de toute autre donnée matérielle et à la suite de l'examen de récoltes diverses, la nature des conditions écologiques dans lesquelles se sont développées les plantes observées. Car s'il existe des espèces communes à diverses caté-

gories de formations, la présence de certaines d'entre elles, nécessitant des conditions plus spéciales, peut fournir des indications assez précises sur leur distribution.

Nous examinerons en premier lieu, et d'après l'ordre adopté pour la division des formations, les florules des milieux permanents en commençant par celle des cours d'eau.

a. Florule des Cours d'eau. — Dans les fleuves, les rivières, les torrents, le nombre des espèces est assez restreint et limité, comme nous l'avons vu en nous occupant de l'action mécanique, aux formes d'une structure robuste et normalement pourvues de crampons ou des rhizoïdes, comme un certain nombre de Floridées et d'autres Algues qui peuvent développer facultativement ces mêmes appareils de fixation.

Parmi les formes potamophiles, il convient de citer les genres *Lemanea*, *Chamtransia*, *Batrachospermum*, quelques espèces des genres *Cladophora* et *Ulothrix*, et un assez grand nombre de Diatomées, fixées par un substratum mucilagineux, appartenant aux genres *Melosira*, *Meridion*, *Ceratoneis*, *Cymbella*, *Synedra*, etc. Les rochers et les pierres mouillées donnent asile à des formes subaériennes spéciales dont nous nous occuperons plus loin.

Dans les milieux à cours plus lent, les ruisseaux, les petits canaux d'irrigation, etc., l'on voit se développer, avec une partie des plantes que nous venons d'énumérer, des Chætophoracées : *Stigeoclonium*, *Chætophora*; des Confervacées et quelques Zygnémacées et Vauchériacées qui peuvent se montrer aussi dans les cours d'eau, à la condition que le courant soit d'une intensité très modérée ou sur les points abrités où son action se fait encore moins sentir.

Certains fleuves, surtout dans la partie qui est voisine de leur embouchure, présentent, en raison du renouvellement très lent de la masse liquide, une flore d'un caractère stagnant très marqué. Le Pô et le Douro, par exemple, peuvent être considérés comme de vrais lacs¹. Cependant, au moment des crues anormales, ces conditions de stagnation sont profondément troublées pendant une période de temps variable, durant laquelle

1. FORTI (A.), in *Nuova Notarisia*, ottobre 1907, p. 222.

la végétation algologique se montre peu abondante. Au cours des périodes normales se développent les espèces filamenteuses littorales. La florule planctonique, qui présente un caractère spécial, se compose en majeure partie de Diatomées pélagiques et de quelques Protococcoidées et Desmidiées adaptées à la vie flottante. La nature des rives influe, du reste, d'une manière toute spéciale sur la composition de la florule potamique. Le potamoplancton se distingue du plancton lacustre par la présence plus abondante de formes ticolimnétiques.

b. Florule des formations stagnantes. — Dans la catégorie des formations stagnantes se développe la plus grande partie des Algues d'eau douce. Il importe cependant de remarquer que la richesse de la flore algologique de ces stations est en rapport direct de l'action des divers facteurs dont nous avons étudié l'influence écologique dans le Chapitre précédent.

1. Florule des Lacs. — Dans les vrais lacs, c'est-à-dire dans les cuvettes lacustres de grande profondeur, formées souvent par des montagnes qui descendent presque verticalement dans l'eau et dont les bords sont par suite nettement escarpés, les Phanérogames et les Algues littorales ne peuvent se développer et, par suite, la flore, surtout celle des Algues vertes, est, en général, très pauvre et très peu variée. En ce qui concerne les Algues de ce groupe, Chodat¹ fait observer que la grande majorité des petites formes vertes sont des plantes d'eau chaude, habitant les petits étangs et surtout les eaux riches en matières organiques. Elles sont rares dans la région pélagique des grands lacs où elles doivent être considérées comme erratiques, introduites par les cours d'eau, et elles cessent de vivre dans ces conditions au bout d'un certain temps.

Parmi les espèces lacustres de la famille des Protococcacées, nous pouvons signaler un certain nombre de Cœlastrées, des Crucigénies, des Sélénastées, des Oocystidées, des Phytéliées et des Dictyosphæriées qui sont de vrais planctonobies. Nous ajouterons les *Tetraspora lacustris* Lemm. et *Sphærocystis Schræterii* Chodat de la famille des Palmellacées. Un certain nombre de

1. CHODAT (R.), *Études de biologie lacustre* (Bull. Herb. Boissier, 1898, I et II).

Desmidiées peuvent aussi se montrer dans le plancton lacustre et en particulier divers *Closterium*, *Arthrodesmus*, *Xanthidium* et surtout *Staurastrum*. Les Diatomées fournissent aussi au plancton des grands lacs des formes toutes spéciales, particulièrement adaptées à la vie flottante de la sous-famille des Centriques : *Coscinodiscus*, *Stephanodiscus*, *Rhizolenia* et *Attheya*. D'autres espèces, quoiqu'en partie ubiquistes, sont aussi caractéristiques du plancton lacustre, et parmi elles des *Melosira*, *Tabellaria*, *Fragillaria* et *Asterionella*. Sur les parois rocheuses, se montrent aussi fréquemment des Diatomées épilithes et de petites Palmellacées qui forment une bordure muqueuse au niveau de la surface de la nappe liquide.

2. Florule des Lacs-étangs. — Les lacs-étangs offrent les conditions les plus favorables à la végétation des Algues en raison du développement, plus ou moins abondant et facilité par l'inclinaison plus ou moins progressive des rivages, des diverses zones de Phanérogames fixées ou flottantes. A la florule planctonique, qui ne présente pas le caractère de la flore des vrais lacs, viennent s'ajouter les organismes qui vivent dans la zone littorale et qui peuvent fournir une abondante contribution au nombre total des espèces peuplant les formations stagno-lacustres.

Dans ces conditions biologiques, les formes qui se développent dans les diverses zones littorales, et dont l'évolution est favorisée par la nature marécageuse ou tourbeuse du milieu, sont transportées en grand nombre dans la région pélagique des formations par les courants ou par l'action du vent; elles s'adaptent à la vie flottante et augmentent ainsi le volume de la matière organisée. Ces Algues, qui doivent être considérées comme accidentelles dans le plancton, ne constituent pas moins un apport additionnel souvent considérable pour la flore limnétique à laquelle elles donnent un aspect particulier.

Il est aussi à remarquer que, dans les grands lacs-étangs, le plancton est toujours plus abondant sur les bords que vers le milieu de la nappe lacustre. Ce fait constant peut s'expliquer par la proportion plus grande de matériaux détritiques organiques contenus dans l'eau des rives, qui est très favorable à la multiplication des organismes.

Parmi ces derniers, l'on rencontre accidentellement des fragments de formes confervoïdes, qui sont absolument adventices. Les Desmidiées s'appliquent bien à la vie flottante, mais elles proviennent aussi en grand nombre du littoral, lorsque celui-ci est marécageux ou tourbeux et sont ainsi plus spéciales aux lacs-étangs. Parmi les Volvocacées, un certain nombre de formes, bien que stagnophiles et affectant d'ordinaire la région littorale des dépressions lacustres, se montrent aussi fréquemment dans le plancton. Dans certaines circonstances de température, les Myxophycées sont abondantes dans la matière pélagique. Les *Anabæna* couvrent souvent une grande étendue des nappes aquatiques et, parmi les Chroococcacées : les *Aphanothece*, *Merismopedia*, *Gomphosphæria*, *Celosphærium*, *Microcystis* et *Chroococcus* sont fréquentes dans la composition de la flore flottante.

Divers planctonobiens, et parmi ceux-ci certaines Diatomées, présenteraient, comme les Desmidiées et alternativement, une période littorale fixée et une période de flottaison libre, et ces deux périodes seraient limitées par les influences saisonnières. Les formes des organismes durant le stade littoral différeraient aussi dans certaines de leurs caractéristiques des formes présentées durant le stade pélagique. De plus, dans le même ordre d'idées, Wesenberg-Lund ¹ a montré que les planctonobiens présenteraient des variations morphologiques correspondant aux diverses phases saisonnières. La formation des appareils de flottaison, épines, appendices, etc., est plus marquée chez les formes estivales. Ces variations structurales doivent être attribuées aux variations de densité de l'eau déterminées par les modifications thermiques et nécessitant la formation d'organes qui réduisent le poids spécifique des Algues flottantes.

Dans les lacs peu profonds et dont l'eau se réchauffe facilement, et surtout dans les contrées tropicales, la température élevée de l'eau des réservoirs naturels, le vif éclaircissement et la faible proportion d'air dissous déterminent le développement des Algues Myxophycées qui, dans ces circonstances, prédominent sur les Chlorophycées et constituent le plus souvent la totalité des formes planctoniques.

On a pu établir sur ces données une sorte de division entre

1. WESENBERG-LUND (C.), *Loco cit.*, p. 427.

les Lacs à Chlorophycées et les Lacs à Myxophycées. Les premiers, situés dans des régions où la température moyenne est peu élevée et qui se réchauffent plus difficilement, présentent une flore planctonique presque entièrement constituée par des Algues vertes, surtout par certaines formes unicellulaires qui, comme les *Botryococcus*, par exemple, semblent avoir une distribution plutôt boréale. Les seconds, au contraire, lacs de plaine, le plus souvent peu profonds et dont les eaux se réchauffent facilement, sont en général riches en Myxophycées, surtout en été. Dans les lacs de plaine, il existe aussi toujours une plus grande variété dans le nombre des espèces et une proportion plus grande de plancton. La matière organisée flottante des lacs très petits est le plus souvent monotone, mais très volumineuse en général.

La zone littorale des lacs-étangs peut donner asile, lorsqu'elle est rocheuse ou caillouteuse, à des formes filamenteuses épilithes soumises à l'action des vagues, comme *Cladophora*, *Ulothrix*, *Chaetophora*, *Stigeoclonium*, etc. Dans les parties marécageuses des rives se développent les espèces stagnophiles habituelles : *Edogoniacées*, *Confervacées*, *Vauchériacées* et *Zygnémacées*. Les *Diatomées* et les *Protococcacées* épiphytes, caractéristiques de la flore stagnale, se propagent sur les Algues confervoïdes et les *Phanérogames* aquatiques.

Les parois inclinées des cuvettes lacustres sont souvent entièrement recouvertes jusqu'à la limite de la zone d'éclairement par un dépôt abondant de *Diatomées* : *Navicula*, *Nitzschia*, *Cymatopleura*, *Surirella*, *Campylodiscus*, etc. Sous l'influence de certaines conditions écologiques, ce revêtement de matière organisée peut être aussi constitué par des *Palmellacées* qui englobent dans leur réseau feutré de petites *Diatomées* et des *Myxophycées* de petites dimensions. Le premier mode de végétation se présente ordinairement sur les parois de nature vaseuse; le second sur les parois de nature rocheuse. Des zones analogues de feutre organisé se montrent aussi sur les pierres du littoral au niveau de la surface de l'eau.

Les pierres calcaires de la zone littorale submergée sont souvent creusées de petits canaux ou couvertes de sculptures irrégulières qui sont produits par des Algues de la catégorie des

formes perforantes et cariantes, appartenant aux genres *Gongrosira*, *Foreliella*, *Hyella*, *Schizothrix* et *Plectonema*. Les coquilles des Mollusques terrestres, les *Anodontes* et les *Unio*, sont rongées par des *Plectonema*. Le *Foreliella perforans* Chod. attaque les valves calcaires de l'*Anodonte* du lac de Genève, sans produire de carie, mais en les perforant de telle sorte que les coquilles attaquées restent apparemment intactes ¹.

3. **Florule des Étangs.** — Les Étangs proprement dits diffèrent des Lacs-étangs par leur profondeur moins grande et leur superficie moins étendue. La population algologique de cette catégorie de formations montre une certaine analogie avec celle des lacs-étangs, mais les espèces présentent un faciès palustre encore plus marqué et les formes constituant la florule planctonique sont des organismes stagnophiles adaptés à la vie flottante et non de vrais planctonobiens. Ce caractère palustre s'accroît avec la diminution de la superficie aquatique. Les Algues filamenteuses, (Edogoniacées, Confervacées, Zygnémacées et Siphonées) prédominent dans ces milieux et donnent asile ou servent de support à des espèces épiphytes parmi lesquelles les *Coleochæte*, *Aphanochæte*, *Chætophora*, *Draparnaldia* et *Characium* et aussi d'une manière caractéristique les Diatomées des genres *Cocconeis*, *Achnanthes*, *Gomphonema*, *Epi-themia* et *Amphora*. Les *Apiocystis*, *Pediastrum*, *Scenedesmus*, *Rhaphidium* et *Cœlastrum* du groupe des Protococcoïdées se montrent en consortium au milieu des autres Algues, surtout dans les formations stagnales de faible étendue.

c. **Formations diverses.** — Sous ce titre, nous examinerons successivement et d'une manière concise la composition de la flore des formations aquatiques de nature plus spéciale et n'appartenant pas aux grandes catégories biologiques dont nous venons de nous occuper.

1. **Formations de dimension réduite.** — Dans les formations de dimension très restreinte, la flore est bien moins nombreuse en

1. Cf. BORNET et FLAHAULT, in *Revue gén. Bot.*, II, 1890, p. 43, et *Bull. Soc. bot. Fr.*, XXVI, 1889 et in-8°, 31 p. avec pl. — CHODAT (R.), in *Arch. sc. phys. et nat.*, 4^e période, t. III, Genève, 1897, et *Bull. Herb. Boissier*, VI, 1898, n° 6, p. 44.

espèces et il arrive fréquemment que les bassins très petits ne sont habités que par une seule plante dominante qui peut faire place, son évolution accomplie, à une autre espèce qui prédomine à son tour. Les *Protococcoidées*, les *Diatomées* et les *Chroococcacées* de petite taille constituent le plus ordinairement la population aquatique de ces réservoirs de faible capacité, ce qui semblerait démontrer que, dans une certaine mesure, la dimension des espèces se trouve en rapport avec l'étendue des formations dans lesquelles les microphytes accomplissent leur évolution.

2. **Tourbières.** — Nous avons donné plus haut l'énumération des Algues qui se développent dans les tourbières et les formations tourbeuses. Les *Desmidiées* en général et un certain nombre de *Protococcoidées* affectionnent plus particulièrement ces milieux dont les eaux, souvent colorées en brun, sont riches en matériaux humiques. Dans les lacs-étangs, les rives peuvent être constituées par de vraies tourbières; elles montrent aussi dans certains cas, comme nous l'avons fait remarquer, un caractère tourbeux particulier déterminé par la décomposition lente des *Phanérogames* aquatiques et donnent ainsi, par l'apport des formes plus spéciales, un aspect caractéristique à la flore de ces formations.

3. **Formations mixtes.** — La florule des formations mixtes, fontaines, bassins à jet d'eau, abreuvoirs, etc., présente un caractère intermédiaire et comprend des formes potamophiles au voisinage du point où l'eau jaillissante amène un mouvement continu et le renouvellement constant du milieu, et des formes crénophiles dans les parties plus calmes des bassins. Les formes potamophiles sont le plus souvent des *Diatomées* filamenteuses, surtout des *Melosira* et *Fragilaria*; les formes crénophiles, des *Protococcacées* : *Rhaphidium*, *Pediastrum*, *Scenedesmus* avec de petites *Diatomées* : *Encyonema*, *Synedra*, *Diatoma*, etc.

4. **Gourgs.** — La florule des Gourgs présente les mêmes particularités que celle des formations mixtes, mais se montre plus variée en raison de leur étendue plus considérable. Elle comprend les espèces caractéristiques de la flore des étangs aux-

quelles viennent s'ajouter un certain nombre de formes potamophiles provenant du cours d'eau qui alimente ces formations. La nature et la proportion biologique des formes qui peuplent les Gourgs varient nécessairement avec la quantité plus ou moins considérable de l'eau amenée et la distance plus ou moins grande qui sépare ces réservoirs du cours d'eau adjacent. En général, les Algues stagnophiles s'y montrent cependant plus nombreuses que les Algues potamophiles.

5. **Eaux thermales.** — La population algologique des eaux thermales offre un caractère spécial à toutes les eaux dont la température est élevée et se montre d'une manière générale assez indépendante de leur composition chimique. Si nous mettons à part certains organismes qui, comme par exemple les *Beggiatoa*, plus spéciaux aux sources sulfureuses et qui ne doivent pas être considérés comme appartenant à la classe des Algues, nous trouvons parmi les formes thermales caractéristiques, qui appartiennent surtout au groupe des Myxophycées, des espèces aquatiques : *Oscillatoria*, *Lyngbya*, *Phormidium*, *Spirulina*, *Anabæna*, *Nodularia* et *Hapalosiphon*; et des espèces subaériennes : *Scytonema*, *Microleus*, *Symploca*, *Calothrix*, etc., qui se développent sur les parois des thermes; *Schizothrix*, *Phormidium*, *Glæocapsa*, etc., qui entrent aussi dans la constitution des masses stalactiformes et des travertins dans les sources chaudes calcaires ou siliceuses. Certaines Oscillatoriacées paraissent même plus particulières aux milieux d'un degré thermique élevé et, dans tous les cas, leur végétation est favorisée par leurs conditions écologiques spéciales.

On rencontre aussi dans les eaux thermales des Algues que nous pouvons dénommer *Algues thermophiles* et qui s'adaptent ainsi à des températures élevées. Parmi celles-ci, se montrent des espèces, dites *Eurythermes*, qui prospèrent dans les milieux d'eau douce normaux, comme dans les eaux saumâtres, les eaux salines et les sources chaudes, telles sont un certain nombre de formes appartenant aux genres *Cladophora*, *Conferva*, *Ulothrix* et plusieurs Diatomées et Palmellacées.

6. **Florule des formations passagères.** — Dans les formations passagères, dont la durée est limitée par les circonstances cli-

matériques, la flore ne comprend le plus souvent qu'un petit nombre d'espèces, quelquefois une seule à laquelle d'autres espèces peuvent succéder successivement. Les fossés, en bordure des champs cultivés ou des routes et soumis à la dessiccation estivale, renferment ainsi des espèces filamenteuses appartenant plus spécialement aux familles dont les plantes se reproduisent par zygospores ou par oospores. Les Zygnémacées prédominent dans ces formations spéciales, ainsi que les Œdogniacées, les Vauchériacées, les Desmidiacées à contours simples et les Confervacées à filaments étroits. Les Protococcoidées et les Diatomées épiphytes y sont assez rares, car les *Zygnema* et les *Spirogyra* ne leur offrent en raison du revêtement muqueux de leur enveloppe, que des substrata peu favorables. Les Diatomées sont surtout représentées par des formes filamenteuses ou de taille réduite.

On pourrait établir, en se basant sur ces particularités, un certain parallèle entre la flore des milieux passagers et celle des contrées tropicales. Le réchauffement facile de l'eau, facilité par la faible profondeur, et la diminution consécutive de la proportion d'air dissous permettraient d'expliquer l'abondance des Zygnémacées dans ces deux cas, ces plantes paraissant s'accommoder de pareilles conditions, et l'exclusion d'espèces qui, comme les *Cladophora*, par exemple, exigent une aération plus considérable du milieu. Mais il est à remarquer, d'un autre côté, que dans les formations passagères de nos régions, les Myxophycées, qui affectionnent les eaux chaudes, font presque absolument défaut, sauf dans les fossés et les mares renfermant de l'eau souillée et impropre à la végétation des autres Algues.

Dans la même catégorie écologique, les formations de très petite dimension, d'une durée souvent éphémère, renferment aussi le plus souvent une seule espèce et, en particulier, des formes appartenant au groupe des Protococcoidées. Dans les flaques d'eau de pluie, les Volvocacées : *Chlamydomonas*, *Sphaerella*, *Stephanosphaera*, sont souvent fréquentes, et les *Volvox* se propagent en particulier dans les petits bassins alimentés par les eaux météoriques.

d. Flore des milieux subaériens. — Les Algues qui vivent dans les stations subaériennes, quoique moins nom-

breuses que les Algues aquatiques, comprennent des formes intéressantes par les particularités de leur évolution et le rôle important qu'elles remplissent dans l'ensemble de la végétation de certaines contrées dont les conditions favorisent leur évolution intensive.

Les milieux qui peuvent donner asile aux plantes de cette catégorie biologique sont de nature variée. Les diverses espèces de *Chroolepus* forment sur les rochers des régions d'altitude des tapis colorés couvrant de très grandes étendues. Quelques *Vaucheria* et *Zygogonium* se développent sur la terre humide dans les endroits marécageux, et il en est de même du *Botrydium granulatum* Grév. et de divers *Nostoc*. Les *Stichococcus*, *Prasiola*, *Pleurococcus*, etc., se montrent sur les pierres, les rochers, les murs humides et les troncs d'arbres. Un grand nombre de Myxophycées, *Scytonema*, *Symploca*, *Lyngbya*, *Phormidium*, *Oscillatoria*, *Glæocapsa*, *Chroococcus*, etc., se propagent dans les mêmes conditions et prennent un très grand développement qui donne un aspect particulier aux contrées dont la température uniforme, suffisamment chaude, et l'état hygrométrique élevé favorisent l'extension considérable de la végétation de ces Algues. Sur les rochers mouillés des torrents et des cascades, l'on trouve, au milieu des Mousses, des Desmidiées des genres *Mesotænium*, *Cylindrocystis*, etc., quelques Diatomées, *Melosira*, *Denticula*, de petits *Navicula* et aussi des Myxophycées, *Stigonema*, *Glæocapsa*, *Glæothece*, etc.

D'autres formes subaériennes, demi-parasites, ou pour mieux dire endophytes, habitent les intercellulaires de certaines plantes. Les *Phycopeltis*, qui abondent dans les pays tropicaux, envahissent dans nos régions les feuilles des Conifères et des Houx des forêts des Alpes et du Jura. Les *Phyllobium* vivent sur les *Ajuga* et les *Lysimachia*. Les Algues des genres *Cephaleuros* et *Phyllosiphon* sont des demi-parasites tropicaux. Les *Cephaleuros* se développent principalement sur les *Magnolia* et les *Camelia* et sont pourvus de sortes de suçoirs qui mortifient les feuilles envahies.

V. — PÉRIODICITÉ DU DÉVELOPPEMENT DE LA FLORE ALGOLOGIQUE

Nous ne possédons sur la Périodicité du développement des Algues d'eau douce que quelques connaissances encore incomplètes, et l'action des divers facteurs qui règlent la succession annuelle des diverses formes est à déterminer d'une manière plus précise. Le développement de ces organismes dépend, en effet, de causes bien différentes de celles qui déterminent l'évolution annuelle des plantes phanérogames. Il doit cependant exister pour chaque espèce un minimum, un optimum et un maximum de circonstances utiles fournis par les variations des diverses particularités biologiques des divers milieux et influant d'une façon très sensible sur le cycle évolutif. L'époque à laquelle commence et se termine le développement de chaque forme est difficile à préciser d'une manière absolue, les dates variant nécessairement pour chaque plante avec les circonstances climatiques régionales et les diverses formations.

La flore des pays tropicaux et des serres chaudes est ainsi d'une composition sensiblement égale durant toute l'année, les conditions dans lesquelles elle se développe restant à peu près uniformes; mais les différentes espèces de la flore algologique des autres régions et des autres formations aquatiques présentent une évolution de plus ou moins longue durée au cours du cycle annuel. Il existe toujours une période de prédominance durant laquelle les Algues atteignent leur développement maximum et le plus souvent leur végétation se termine lorsque les conditions écologiques nécessaires vont faire défaut. Ces modifications dans l'abondance relative des diverses espèces sont intimement en corrélation avec leur processus de reproduction; leur diminution ou leur disparition suivant le plus souvent la formation des organes reproductifs.

J'ai proposé, dans un travail antérieur¹, de diviser les diverses phases annuelles de la végétation des Algues de la manière suivante : a. *Première et deuxième périodes vernales*, partageant la saison qui va de la fin des froids de l'hiver au

1. COMÈRE (I.), *Observations sur la Périodicité...* (loco cit., p. 394).

début des fortes chaleurs de l'été. Ces deux phases sont les périodes de végétation abondante et aussi de la formation des appareils reproducteurs. On peut considérer que cette intensité végétative est alors favorisée par les conditions écologiques qui se trouvent portées au maximum de leur degré utile; b. *Période estivale*, caractérisée par l'inactivité de la végétation, de la fin de la deuxième période vernale au commencement de l'automne; c. *Période automnale*, allant de la fin de la période estivale aux premières gelées, et durant laquelle se produit généralement une reprise de l'activité biologique; d. *Période hyémale*, terminant le cycle annuel végétatif. Ces divisions saisonnières, applicables à nos régions tempérées, m'ont servi à faciliter l'exposé de quelques observations faites sur l'évolution périodique des Algues d'eau douce.

Il m'a été donné ainsi de remarquer que, dans nos formations permanentes, la végétation de la plupart des Protococcoidées non épiphytes durait pendant tout le cycle annuel, bien que présentant, au cours des périodes vernales, une phase végétative plus intense. Les Diatomées, au contraire, ont une durée d'évolution assez limitée, les formes se succédant à des intervalles rapprochés et les périodes relativement courtes de multiplication intense étant suivies de phases consécutives de mortalité. Les espèces qui apparaissent durant la première période vernale sont caractéristiques des formations à basse température, *Encyonema*, *Ceratoneis*, *Odontidium*, etc. Ces plantes, plus particulières à la flore des régions d'altitude, disparaissent dans la plaine dès que la température commence à s'élever. Les autres formes se succèdent ensuite, les épiphytes se montrant en dernier lieu et lorsque les plantes qui leur servent de support, Algues filamenteuses et Phanérogames aquatiques, se sont développées.

Cette succession évolutive des Diatomées est une des particularités les plus intéressantes de leur biologie. Dans les milieux de grande étendue, lacs et étangs, certaines espèces pélagiques prédominent, puis disparaissent après une phase maximum, pour faire place à d'autres espèces qui, pendant la durée de leur évolution, constituent à leur tour la presque totalité de la matière organisée flottante. A certaines époques de l'année, le plancton

cette florule peut faire défaut. Souvent, jusqu'à la limite de l'action des rayons lumineux, les parois des cuvettes lacustres sont tapissées par une couche d'organismes végétaux, à laquelle Forel a donné le nom de *Pentre organique* et qui est le plus ordinairement constituée par de petites Palmellacées, avec des Pleurococcacées et d'abondantes Diatomacées¹.

Florules stagnales. — La Florule Littorale des Étangs, correspondant à la Région Littorale, est constituée par les mêmes groupes que dans les lacs; mais, dans ces formations, ce sont les formes palustres qui dominent.

La Florule Planctonique Stagnale, correspondant à la région Planctonique et la Florule Profonde sont les analogues des florules correspondantes lacustres, sauf en ce qui concerne les groupes établis d'après la position des planctonobiens.

Florules fluviales. — Les Florules fluviales, littorales, planctoniques et profondes, correspondent aussi à celles des milieux lacustres et stagnants. Certains organismes fluviaux, très peu nombreux, il est vrai, les *Eupotamiques*, peuvent ne se rencontrer que dans le plancton fluvial. Mais, en général, les formes fluviales sont identiques, ou ne constituent que de simples variétés des espèces stagnales.

Dans certaines conditions biologiques, la Florule Fluviale peut prendre un très grand développement et présenter ainsi des particularités intéressantes. Certains grands fleuves, dans le voisinage de leur embouchure, et même dans certaines parties de leur cours, ont une allure des plus lentes et le renouvellement presque insensible de la masse liquide permet l'évolution de nombreuses formes. Il en est autrement dans les cours d'eau à allure rapide. Dans ces formations, la végétation de quelques Algues fixées est seule possible. Certaines espèces peuvent se montrer aussi cependant dans les anfractuosités plus tranquilles qui leur offrent un abri contre l'action mécanique du courant.

Florule des formations de faible étendue. — Dans les formations d'importance moindre que celles dont nous venons

1. BRUN (J.), *Végétations pélagiques et microscopiques du lac de Genève* (Bull. Soc. bot. Genève, juin 1884, p. 32).

Les Œdogoniacées apparaissent plus tardivement et plus tard encore les Zygnémacées, en particulier les *Spirogyra*, qui sont plus sensibles aux variations thermiques et caractérisent l'apparition de la deuxième période vernale.

Durant la période estivale, phase de repos, la multiplication cellulaire se ralentit très sensiblement, et les Myxophycées, à la faveur de la température plus élevée du milieu, sont alors plus abondantes. Ces plantes ont aussi leur évolution favorisée, durant cette période, par l'augmentation de la proportion de matière organique dissoute résultant de la décomposition des Phanérogames aquatiques et des feuilles des arbres riverains.

Durant la période automnale, l'activité biologique de la végétation des Algues peut reprendre avec une certaine intensité sous l'influence de facteurs favorables, puis elle va en diminuant jusqu'à la terminaison du cycle végétatif annuel. Les *Spirogyra*, en particulier, qui sont abondants durant la deuxième période vernale, rares pendant la période estivale, se montrent de nouveau, quoiqu'en moins grande proportion, durant la phase d'automne, pour disparaître ensuite dès le début de la phase hivernale.

Dans les formations passagères, la durée de l'évolution est plus réduite, et l'apparition des espèces, en majorité filamenteuses, du groupe des Conjuguées, est plus hâtive que dans les stations permanentes et aussi plus simultanée. La formation des organes reproducteurs s'opère aussi à une date plus rapprochée dans ces milieux, sous l'influence active de la température; car le réchauffement de l'eau au degré utile, précédant l'évaporation, s'y produit facilement en raison de leur faible profondeur. Les Algues unicellulaires, dont le processus de végétation n'est pas en rapport avec les conditions biologiques de ces formations plus ou moins éphémères, affectent de préférence les formations permanentes.

Les phases végétatives annuelles ne correspondent pas non plus dans les formations passagères à celles qui caractérisent l'évolution des Algues dans les milieux permanents et leur période de végétation ne dure que pendant les deux phases vernales : la première caractérisée par l'apparition des Diatomées, dès le début; la deuxième, par celle des Confervoïdes et plus tard

par le développement des Conjuguées filamenteuses. J'ai pu ainsi¹ établir quatre phases au cours de la végétation annuelle des Algues des formations passagères : première phase, fin de la période hyémale, température moyenne au-dessous de 10°, avec de petites Diatomées épigées naviculoïdes; deuxième phase, première période vernale, température 10 à 12°, d'abord Diatomées filamenteuses, puis *Conferva*, *Ulothrix*, *Œdogonium* et quelques Desmidiacées mutiques; troisième phase, deuxième période vernale, température 12 à 20° et au-dessus, Conjuguées filamenteuses, disparition des Diatomées; enfin, quatrième phase, période estivale, dès le début, évaporation progressive de l'eau des formations et par suite terminaison du cycle évolutif.

Les observations régulières faites dans les stations de biologie lacustre, établies pour l'étude des grands lacs de l'Europe, nous montrent que le plancton de ces formations de vaste étendue présente une diminution marquée en janvier-février. Un lent accroissement se produit ensuite vers la fin de mars. Cette augmentation devient rapide et atteint son maximum en juin, juillet et août. L'intensité de la végétation décroît ensuite d'une façon marquée en septembre et octobre, et la période de rareté se renouvelle d'octobre à avril. D'une manière générale, l'évolution des Diatomées, qui constituent avec les Myxophycées, dans la plupart des grands lacs, les éléments prédominants de la flore planctonique, commence au printemps dans les régions tempérées. Leur développement est alors intense et elles utilisent activement durant cette période les matières azotées restées sans emploi durant l'hiver. La température estivale contrarie leur évolution, tandis qu'elle favorise celle des Myxophycées, qui prédominent durant la saison chaude. Une deuxième apparition des Diatomées se produit généralement durant la saison chaude, mais se montre moins abondante. Le maximum de développement des Diatomées, qui diffère pour chaque espèce d'une manière assez fixe, paraît se produire dans les grands lacs de l'Europe à la température de 10°, mais pas au-dessus de 16°. Le volume du plancton peut ainsi présenter des variations énormes d'un lac à un autre

1. Cf. COMÈRE (J.), *De l'évolution périodique des Algues dans les formations passagères* (loco cit., p. 562).

et d'une saison à une autre, en raison des diverses conditions écologiques qu'ils peuvent présenter.

Fritsch et Miss Rich¹ ont publié une étude très intéressante sur l'évolution périodique des Algues, résultant d'une série d'observations faites pendant cinq années consécutives sur la flore d'un lac voisin de la ville de Bristol. Ces auteurs distinguent quatre périodes ou phases dans le cycle normal annuel : a, Phase hivernale, avec abondance de Diatomées libres; b, Phase vernale, avec prédominance des *Spirogyra*; c, Phase estivale, avec *Cladophora* et épiphytes abondants; d, Phase automnale, spécialement caractérisée par un renouvellement d'activité après la période estivale inactive.

Ces divisions du cycle annuel de la végétation algologique paraissent être en rapport assez direct avec celles que j'ai établies antérieurement et exposées plus haut. Mais il importe de remarquer que les conditions climatiques du Pays toulousain, caractérisées par des variations météorologiques assez brusques, diffèrent des conditions climatiques beaucoup plus constantes et beaucoup plus uniformes des Îles britanniques. La végétation des Algues m'a paru se terminer dans nos régions après les premières gelées de la période hyémale, et le cycle annuel ne reprendre ensuite son évolution qu'après une période de repos caractérisée. La distinction des deux périodes vernales en deux phases caractéristiques m'a semblé aussi être déterminée par l'apparition des Diatomées libres dès le début de la première phase et par celle des *Spirogyra* au commencement de la seconde.

Il nous est possible de déduire de ce qui précède que, si la distribution phytogéographique des Algues d'eau douce est déterminée par la nature des diverses formations et l'action mécanique du milieu, leur évolution périodique est réglée par des facteurs climatiques plus ou moins importants. Ces divers facteurs, qui peuvent être réguliers ou irréguliers et dont nous avons étudié l'action générale, sont soumis dans leur ensemble à des variations correspondant aux conditions météorologiques locales régulières et irrégulières.

1. FRITSCH (F.-E.) et RICH (Miss F.), *Biology and Ecology of the Algal flora of Abbot's Pool* (The Bristol Naturalist's Society's Proceedings, Fourth Series, vol. II, part. 2, 1909).

La température et l'action lumineuse sont les facteurs qui agissent le plus directement sur la périodicité évolutive des Algues. Les autres influences actives, dont certaines sont corrélatives de ces facteurs principaux, exercent aussi une action utile. La proportion de l'oxygène dissous, si nécessaire au développement des Thallophytes aquatiques, est ainsi en fonction du degré thermique. Il en est de même de la variation du niveau de l'eau produite par l'évaporation, qui détermine des modifications dans la constitution chimique du milieu par la concentration des matières salines. La décomposition des feuilles mortes des végétaux terrestres littoraux et celle des végétaux aquatiques amènent une augmentation de la proportion de matière organique dissoute. L'ombre des arbres riverains modifie aussi, durant les périodes vernale et estivale, la composition de la flore, en réduisant l'intensité de la lumière solaire.

D'autres facteurs plus irréguliers peuvent également troubler la périodicité saisonnière. Les variations anormales de la température, les périodes exceptionnelles de sécheresse qui amènent la concentration du milieu, les pluies abondantes qui, au contraire, produisent une dilution des substances dissoutes, influent d'une manière marquée sur l'évolution périodique.

Il résulte, enfin, des particularités écologiques que nous venons d'exposer, que les années qui montrent un plus grand développement de la végétation algologique dans les grands réservoirs aquatiques sont celles qui sont caractérisées par l'uniformité de la température et par une plus grande pénurie de pluies.

La concurrence vitale des diverses espèces exerce aussi une action assez sensible sur leur évolution. Cette influence paraît s'exercer plus particulièrement dans les milieux de dimensions réduites où l'on ne rencontre le plus souvent qu'une forme dominante qui disparaît, après une période végétative maximum, pour faire place à une autre espèce, qui accomplit à son tour son évolution. Ces phases successives se montrent en particulier chez les Algues filamenteuses dans les formations passagères, surtout dans les longs fossés bordant les routes et les champs cultivés. Dans ces formations de dimensions réduites, l'apparition des Phanérogames amène de même la disparition des Algues et

contribue à activer la dessiccation de ces milieux de nature particulière.

L'évolution périodique des Algues subaériennes est soumise, en raison des conditions particulières de leur vie, aux variations de l'état hygrométrique de l'atmosphère. Ces végétaux, pourvus de moyens spéciaux de reproduction et de résistance à l'action des agents extérieurs, sont cependant, beaucoup plus que les Algues aquatiques, influencés dans leur développement par les irrégularités qui peuvent survenir dans l'action des facteurs climatiques. Nous avons vu que ces plantes jouent un rôle beaucoup plus important dans les régions chaudes et humides, où, en raison de l'uniformité des conditions écologiques, leur végétation peut se maintenir durant toute l'année, que dans nos contrées tempérées et à climat plus variable. Mais nos connaissances sur les conditions de leur développement sont encore trop incomplètes pour permettre de déterminer les caractères particuliers de leur périodicité. L'étude de l'évolution annuelle des Algues subaériennes pourra être ultérieurement le sujet d'utiles et intéressantes observations.

INDEX

	Pages.		Pages.
Action chimique.	42	Algues perforantes	12
— de la chaleur.	29	— potamophiles	38, 66, 76
— de l'eau	63	— sphagnophiles.	50, 82
— de l'homme	60	— symbiotiques.	12
— des animaux aquatiques.	59, 64	— urophiles	6
— des courants aériens	63	Associations algologiques	56
— des courants aquatiques	38	<i>Backwaters</i>	8
— des eaux salées.	44	Beine.	14
— des mouvements provo-		Coefficient d'altitude	50, 69, 70
qués du milieu	38	Considérations sur la distribu-	
— du froid	34	tion biologique	65
— du milieu sur la reproduc-		Courants aériens	36
tion sexuée.	51	Cours d'eau	6, 15
— mécanique du milieu.	37	Cryoplanton	21
Adaptation des Algues d'eau		Déclivité	14
douce à l'eau salée	45	Distribution biologique des	
— des Algues marines à l'eau		Bacillariacées.	71
douce	48	— — des Confervoidées	66
Agagropiles.	37	— — des Conjuguées	69
Algues crénophiles.	82	— — des Desmidiacées	70
— cryophiles.	21, 69, 75	— — des Diatomacées	71
— de la neige.	21	— — des Floridées	66
— endophytes	12	— — des Myxophycées	72
— épigées	12	— — des Protococcoidées	68
— épilithes	12	— — des Siphonées.	69
— épiphytes	11, 12	— — des Volvocinées	68
— épixylites	12	— — des Zygnémacées	70
— épizoïques	6	— des diverses familles	65
— fixées	11	— générale des divers groupes.	65
— géophiles	12	— particulière — —	66
— incrustantes	12	Eaux minérales	49
— libres	11	— thermales	49
— limnophiles	78, 81	— troubles	39
— lithophiles	17, 36	Étangs	15
— parasites.	12	Expériences de laboratoire.	54

	Pages.		Pages.
Facteurs biotiques	22, 56	Formes thermophiles	9, 49, 83
— climatiques	22	— tympanoïdes	18
— physiques et chimiques.	22, 37	— zonolimnétiques	17
Feutre organique	20	Glairine	10
Flore du fond	16	Gourgs	8
— flottante	16	Gourges	8
— nageante	16, 17, 23, 37	Grève	14, 15
Florule des cours d'eau	76	— exondée	14
— des eaux thermales	83	— inondable	14
— des étangs	81	— inondée	14
— des formations de faible étendue	20, 81	Hématochromine	25
— des formations diverses	81	Lacs	14
— des formations mixtes	82	Laisses	9
— des formations passagères	83	Lumière	22
— des formations stagnantes	77	Macroplancton	17
— des gourgs	82	Matériaux organiques	43
— des lacs	77	— salins	43
— des lacs-étangs	78	Milieux aquatiques	5
— des milieux subaériens	84	— passagers	10
— des tourbières	82	— subaériens	5
— fluviale	20	Mont	14
— lacustre	15	Moyens de dispersion	63
— limnétique	17	Nature géologique des terrains aquatiques	50
— littorale	16	<i>Nenuphetum</i>	16
— planctonique	17	Période automnale	87
— profonde	16, 19	— estivale	87
— stagnale	20	— hyemale	87
Formations de nature spéciale.	8	— vernale	86
— lacustres	7	<i>Phragmitetum</i>	16
— passagères	5, 10	<i>Phytobentos</i>	16
— permanentes	5	Phytoplancton	27
Formes accidentelles	18	<i>Phytopleuston</i>	16
— allocinétiques	18	Plage submergée	14, 15
— allolimnétiques	17	— submersible	14, 15
— astéroïdes	19	Plancton	11, 13
— attractoïdes	19	— fluvial	13
— autocinétiques	18	— lacustre	13
— bathylimnétiques	18	— monotone	19
— chimolimnétiques	17	— polymixte	19
— desmoïdes	18	— prévalent	19
— discoïdes	19	— stagnal	13
— épilimnétiques	17	— uniforme	19
— erratiques	18	Pluviosité	36
— eulimnétiques	18	Population algologique des diverses formations	75
— hydrocinétiques	19	<i>Potamogetonetum</i>	16
— morphocinétiques	18	Région bentonique	13, 15
— nyctilimnétiques	17	— limnétique	13, 14
— sphéroïdes	19	— littorale	13, 14, 15, 16
— thermales	9, 33, 49		

	Pages.		Pages.
Région nérétique	13, 14	Variation de densité des mi-	
— planctonique	13, 14	lieux salins	45
— profonde	13, 15	<i>Wasserbluthe</i>	73
Répartition générale	62	Zone bathylinnétique	15
<i>Scirpetum</i>	16	— épilinnétique	15
Sulfo-bactéries	9	— mésolinnétique	15
Talus littoral	14	— moyenne	15
Température	22	— superficielle	15

Ce Mémoire a paru fin décembre 1913.