

RECHERCHES
SUR LES EAUX SAUMÂTRES
DES ENVIRONS DE LILLOO

III
QUELQUES CONSIDÉRATIONS ÉTHOLOGIQUES
À PROPOS DES TRAVAUX
DE W. CONRAD SUR LES EAUX SAUMÂTRES DE LILLOO

« La taxonomie, la morphologie et la physiologie des organes ne constituent pas toute la zoologie. Et, à côté de ces trois disciplines; il en reste une dernière qui considère la vie de l'individu entier et étudie son comportement dans son milieu naturel, au point de vue de toutes ses activités : c'est l'Ethologie » (P. PELSENEER, 1935).

I. — INTRODUCTION.

La description des Protistes et Algues des milieux saumâtres de Lillo, telle qu'elle avait été esquissée par W. CONRAD (1941 et 1954), comportait, à côté de diagnoses et de renseignements morphologiques, un relevé aussi complet que possible des conditions ambiantes et, à défaut, une mention des milieux où les organismes avaient été découverts ou cultivés. L'appoint fourni par quelques essais de laboratoire, par exemple les travaux de T. HOF et P. FREMY (1932-1933), ceux de E. G. PRINGSHEIM (1913, 1914, 1921, 1929), de W. RODHE (1948), éclaire les faits constatés dans la nature.

Les renseignements multiples réunis, suivant les idées de W. CONRAD, ne pouvaient être abandonnés. Nous avons tenté de les grouper. Si des questions devront être posées pour beaucoup de points, elles ne seront pas forcément résolues.

Les mémoires de W. CONRAD sur Lillo (I et II) sont le fruit d'enquêtes minutieuses, très localisées. Elles pourraient entrer dans le cadre d'études plus étendues, telle celle esquissée par L. VAN MEEL (1949), sans se confondre avec elles. S'il est utile d'avoir une vue d'ensemble d'une région donnée, il est indispensable d'étudier le microclimat des divers biotopes qui la composent. Il faut donc entrer dans les détails, ce qui exige du chercheur une présence constante sur les lieux durant toute l'année. Pour réaliser l'étude éthologique complète d'une région, il convient d'envisager un travail coordonné de plusieurs chercheurs; ce n'est qu'au bout d'un temps suffisant qu'on obtiendra des résultats intéressants. Nous sommes encore loin de tels projets.

Nous examinerons successivement les unités saumâtres, les principes à suivre pour l'étude des facteurs qui interviennent dans les eaux saumâtres. Quelques espèces d'Algues et de Protistes de Lillo seront passées en revue avec tentative de distinguer les facteurs principaux présidant à leur distribution.

II. — LES UNITÉS SAUMÂTRES.

On est bien embarrassé si l'on cherche à connaître la signification précise de l'adjectif saumâtre. Sa seule acceptation pratique et littéraire est d'être d'un goût approchant celui de l'eau de mer (¹).

Cette définition de dictionnaire, dans son expression vague, est pourtant couramment employée en hydrologie et en écologie, c'est un attribut qui s'applique aux eaux, aux terres, aux plantes et aux animaux. Son emploi évoque pour le biologiste un milieu curieux et des conditions très particulières. Si la présence de sel est le caractère le plus remarqué et le plus remarquable, sa concentration a une importance biologique prépondérante. Cette concentration oscille entre des limites très grandes, entre la teneur en Na Cl de l'eau de mer océanique et celle des eaux douces qui contiennent toujours des quantités assez faibles de sel.

W. CONRAD (Lilloo I) a fait remarquer que des eaux saumâtres, telles que celles du Put et du Fort, ne peuvent être considérées comme de l'eau de mer diluée ou de l'eau douce concentrée. De telles eaux saumâtres, riches en sels, sont caractérisées par la variation de leur composition et par les rapports entre cations et anions. Ces rapports diffèrent de ceux de l'eau douce et de l'eau de mer. Ces variations ont lieu, non seulement dans les couches superficielles, mais s'observent aussi en profondeur. On note, par exemple, des variations verticales dans une pièce d'eau aussi peu étendue et peu profonde que celle du Put de Lilloo. Elles sont également saisonnières. Intrigué par ces faits, W. CONRAD (1941) insiste sur les causes de ces variations continues et en tous sens des eaux saumâtres. Le sujet est loin d'être épuisé rien qu'au point de vue analytique. Cela pour une raison très simple car, sauf les quelques analyses fournies par W. CONRAD, on ne possède pas de données chimiques complètes pour les eaux saumâtres. On est à peine plus renseigné pour l'eau de mer : l'analyse classique effectuée lors de l'Expédition du CHALLENGER, est à peu près la seule connue.

On dit bien que la composition de l'eau de mer est semblable en tous points du globe. Encore faudrait-il s'en assurer à nouveau. Peut-être y trouverait-on des différences quantitatives faibles, mais suffisantes pour expliquer la répartition des organismes planctoniques.

En réalité, on s'est borné, pour l'appréciation analytique des eaux marines, à quelques opérations faciles à réaliser : le dosage du Cl, la densité, la température, plus récemment, les dosages de P, N, comme éléments nutritifs, parfois d'autres corps chimiques ou le pH. Mais ce ne sont là que des dosages isolés, ayant leur signification pour l'interprétation, en séries comparatives, de phénomènes particuliers. J. JACQUET (1949) a donné quelques analyses partielles d'eaux saumâtres du littoral de la Manche.

On comprend donc que, si l'on veut tenter un classement des unités saumâtres, on ne puisse s'appuyer que sur des points de vue géographiques, auxquels on rattachera quelques notions chimiques indispensables.

(¹) Du latin *salmancidis* : qui a un goût d'eau de mer (L. VAN MEEL).

III. — EAUX SAUMÂTRES ÉTENDUES DE CARACTÈRE OCÉANIQUE OU MARIN.

Notons d'abord les grandes masses d'eau saumâtre : la Baltique et, à une moindre échelle, l'ancien Zuiderzee. Dans l'une et l'autre, on trouve toute une gamme de salures séparées en bandes parallèles.

Le Zuiderzee (H. C. REDEKE, G. M. DELINT et A. C. J. VAN GOOR, 1920-1924) a fait l'objet d'un inventaire minutieux. Les savants hollandais en ont tracé les isohalines. D'un côté, la mer du Nord avec une salure normale de 3,3 % en moyenne, est séparée par un goulet, des hauts fonds du Zuiderzee. Au Sud de cette ligne, les masses d'eau importantes du Rhin et de la Meuse amènent, en abondance, de l'eau douce dans le bassin mi-clos, peu profond, où les eaux se mélangent et forment des zones successivement plus riches en sel. Il en est résulté l'existence de régions, d'abord oligohalines puis finalement polyhalines, pour lesquelles l'inventaire faunique et floristique a été soigneusement dressé, notamment par A. C. J. VAN GOOR (1922). Le Zuiderzee n'étant pas profond, il n'y a pas de stratification d'après la densité, les eaux sont en effet brassées et mélangées par les vents. L'étude du sol vient compléter ce beau travail.

La Baltique présente, depuis le golfe de Bothnie jusqu'à l'archipel danois, des zones superficielles de salinités croissantes de 3 ‰ en Na Cl jusqu'à 8 ‰ à hauteur de Rügen-Malmö. Dans les détroits danois, on passe de 9, 10, 15 et 20 ‰ pour atteindre, à la mer du Nord, par le Kattegat et le Skagerak, des salures de 32-33 ‰.

On passe donc par des zones superficielles oligohalines (golfe de Bothnie) à β -mésohalines (archipel danois) puis polyhalines (Skagerak).

La flore et la faune baltiques ont fait l'objet de nombreuses études des savants riverains de cette mer. On trouvera beaucoup de données condensées chez K. LAKOWITZ (1929).

On sait que, dans la Baltique, il existe une stratification verticale des couches marines. L'eau de la mer du Nord entrant par le Skagerak, coule, par sa densité, le long des fonds et s'étend au loin dans la Baltique (A. REMANE, 1940). Ces eaux de fond peuvent entraîner vers l'intérieur le plancton et des organismes de la mer du Nord, ainsi que des régions boréales et arctiques. Elles constituent un problème qui depuis P. T. CLEVE, H. H. GRAN et C. H. OSTENFELD a exercé la sagacité des algologues scandinaves.

La Baltique présente encore d'autres régions moins étendues mais bien curieuses, étudiées par les Finlandais. C'est la baie de Pojo qui s'étend à l'Ouest d'Helsinki, de Tyärminne à Tammissari et à Skuru. Cette baie, longue d'environ 32 km, a fait récemment l'objet des études de toute une série d'hydrologues finlandais surtout K. MOLDER, E. HALME et T. KAARTOTIE, tant au point de vue géographique, physique et chimique qu'algologique. Elle présente une série de salinités variant, de l'embouchure à l'amont, de 6 à 1,7 ‰ en octobre et de 1,3 à 0,2 ‰ en mars.

Dans cette baie, tout comme dans la Baltique, la teneur en chlorures des couches profondes est plus élevée qu'à la surface. C'est ainsi qu'au milieu, près de la station VIII, elle est de 4,5 à 6 ‰ en Na Cl, alors qu'à la surface on note 2,8 ‰ en octobre et 1,2 ‰ en mars.

Si l'on tient compte que, par des relevés qualitatifs et quantitatifs méthodiques, les savants finlandais ont pu établir que la flore aquatique varie dans chaque station, on comprendra l'intérêt de ces travaux qui ont montré l'apparition et la disparition des espèces d'algues suivant les conditions du milieu. Leur classement comme espèces d'eau douce, d'eau saumâtre et d'eau marine est ainsi singulièrement facilité.

Vu leur extension, les unités saumâtres Zuiderzee et Baltique participent du domaine océanique et marin mais de faible profondeur relative. Les organismes y trouvent de larges zones d'eau horizontales superficielles de composition assez constante où ils peuvent s'adapter et prospérer. Le fait que des organismes marins soient en contact avec des régions de moins en moins salées, crée des conditions nouvelles d'existence se traduisant par des réactions cytologiques nouvelles. De là le grand intérêt des travaux de H. KYLIN sur les formes baltiques, leurs possibilités de réaction et de reproduction comparées avec celles des formes océaniques. Il est bien connu que les organismes animaux, les Mollusques marins adaptés au milieu baltique présentent des formes modifiées; c'est ce que signalait déjà P. PELSENEER (1905) pour certains districts à salinité diminuée (mer Noire, Baltique, archipel indo-malais).

IV. — EAUX SAUMÂTRES LIMITÉES.

A côté de ces grandes unités saumâtres, on groupera toute une série de régions qui, comme la baie de Pojo, dont nous venons de parler, ont leur débouché en mer et la partie amont éloignée dans les terres. L'amont amène des eaux douces, ce qui crée, vers le milieu de la baie ou du fjord, un milieu saumâtre plus ou moins étendu suivant que la marée pénètre fortement ou non dans les terres. Le plus souvent, dans les districts sans marées et suivant la longueur des baies, telle celle de Pojo, les mouvements de l'eau peuvent être peu importants, ces eaux sont calmes, tranquilles, leur flore commence à être bien connue. Au contraire, la Rance, près de Saint-Malo, ouverte et soumise à des marées vives, est un autre cas qui nous est familier, sa flore et sa faune sont étudiées depuis de nombreuses années par les chercheurs français du Muséum de Paris et présentent une grande variété.

Toutes différentes sont les stations qui se trouvent délimitées par des bandes sableuses, formant des lagunes comme le Stettiner Haff, le Frischer Haff, le Kurischer Haff, la baie de Dantzig, les mares bordant la côte polonaise de la Baltique, où il se produit un mélange d'eau fluviale avec les eaux marines à salinité diminuée. J. WOŁOSZYŃSKA (1928) a trouvé dans ces biotopes des espèces remarquables.

En réalité, le caractère saumâtre de ces eaux lagunaires est très atténué; il est comparable à ce que l'on trouve, d'après W. KLOCK (1930), entre Rostock et Warnemünde. Cette dernière localité, au bord de la Baltique, reçoit de celle-ci une eau à 5,7 ‰ de Na Cl; elle est reliée par un canal à Rostock où il n'arrive que de l'eau douce. Au milieu du canal, les eaux ont 2,9 ‰ de Na Cl. La flore, de caractère marin ou mieux baltique, à Warnemünde, est dulcicole à Rostock. Entre les deux localités on constate la disparition d'espèces d'eau douce, sauf quelques espèces indifférentes ou halotolérantes qui survivent. La flore de cette pièce d'eau est surtout diatomique (68,5 %) avec 16 % de Chlorophycées et de 15,5 de Cyanophycées; il n'y a que 8,5 % de Flagellés et Dinoflagellates. Cette eau sans mouvements est tranquille, oligo- à faiblement mésohaline et constitue une variété d'eau saumâtre dénuée de grand intérêt général. Un fait curieux est la disparition des algues d'eau douce pour une assez faible différence saline. Mais est-ce le seul facteur à invoquer? La ville de Rostock, par ses déchets, pourrait amener des perturbations profondes dans la flore et influencer la répartition des espèces.

Les estuaires et embouchures des fleuves et rivières se déversant dans la mer forment des milieux saumâtres de grand intérêt. Vu leur fréquence dans nos régions tempérées, ils ont fait l'objet de nombreuses études et monographies.

La vitesse du courant fluvial, l'amplitude des marées donnent à ces zones des caractères assez variés. H. W. HARVEY (1945) a étudié la salinité de la rivière Tees en rapport avec le

courant et les marées et l'importance du dépôt des matières organiques à 5-11 milles au large. L'influence des marées s'étend jusqu'à environ 25 à 30 km dans l'intérieur des terres. La limite de pénétration des eaux salées dans la Seine est à Quillebœuf, soit à environ 30 km de Honfleur-Le Havre, d'après les indications de B. RAJEVIC (1939); la chute de la salinité de l'embouchure vers l'amont se produit suivant une courbe logarithmique.

On trouvera dans la partie basse de la plupart de nos fleuves d'Europe occidentale, des stations saumâtres très variées. En réalité, elles ont des caractères multiples et variés; la station de Lillo (avec ses microstations saumâtres) en est un exemple. Celle de l'Yser en est un autre, classique depuis les recherches de J. MASSART et de ses élèves. Les eaux y subissent des changements brusques et continus, elles sont riches en matières organiques, en éléments détritiques variés. Leur flore et leur faune n'est connue que partiellement; les études de W. CONRAD sont les plus complètes, à notre connaissance, de ces biotopes belges à milieu de caractères extrêmes.

Des districts saumâtres analogues ont été fort étudiés en Angleterre tant au point de vue chimique que pour leur population animale et parfois végétale. Voici quelques-uns de ces travaux : canal de Bristol, l'embouchure de la Severn (R. BASSINDALE, 1943); Dovey Marsh, Convey Island et Ynyslas (N. CARTER, 1932, 1933); Aberlady Bay près du Firth of Forth (E. A. T. NICHOL, 1935); Avon Banks près de Bristol (R. BRACHER, 1929); Tamar Estuary (P. H. T. HARTLEY, 1938); V. J. CHAPMAN (1938 à 1941) a donné une carte des Salt Marshes de la Grande-Bretagne et de l'Europe et étudié diverses de ces formations. L'estuaire de la Dovey a été prospecté par R. H. YAPP, D. JOHNS et O. T. JONES (1917, 1922).

On voit, par ces quelques indications, que ces milieux estuariens sont en relation avec ce que les Anglais appellent « Salt Marsh », ce qui se traduit par marais salant, biotopes saumâtres dont l'intérêt ne cesse de grandir et que l'on doit rapprocher des slikke, schorre, polders de la Belgique définis par J. MASSART et dont le devenir est conditionné par les marées. Les estuaires et embouchures des fleuves et rivières de France ont été moins étudiés qu'en Angleterre. M. PRENANT (1929) a envisagé les conditions écologiques qui prévalent dans les estuaires; il avait étudié avec M. DUVAL (1926) les estuaires des environs de Roscoff.

V. — LES SALINES.

Nous venons de grouper un certain nombre d'unités saumâtres. Il faudra probablement faire une catégorie à part pour une série de pièces d'eau, de lagunes qui ont beaucoup d'analogie avec les salines, qu'elles soient naturelles ou artificielles, dont on extrait le sel marin. Ici les eaux, saumâtres au début, deviennent des saumures par évaporation de l'eau. On y retrouve des organismes bien spéciaux, hôtes habituels des eaux saumâtres, mais dont certains seulement se multiplient en quantité. Ce sont surtout des Cyanophycées, quelques Chlorophycées. Ces biotopes spéciaux ont été étudiés récemment par A. J. LANCELOT (1946), qui donne de nombreuses indications utiles. Notons que le terme marais salant, implique pour les Français la signification d'une exploitation commerciale avec installations particulières. La traduction anglaise de Salt Marsh désigne tout autre chose. Pour les Anglais, c'est là une formation naturelle bien caractérisée à laquelle on pourrait réserver le nom anglais de Salt Marsh. Il y aurait peut-être aussi à retenir le terme de Brackish pool, pour les petites pièces d'eau ou mares à eau saumâtre.

Nous avons passé en revue un certain nombre d'unités saumâtres trouvées en Europe depuis la Scandinavie jusqu'à l'Atlantique. On ne connaît que peu de chose au sujet de ces formations dans les autres régions du globe.

Autour de la Méditerranée se groupent de nombreuses unités saumâtres, l'étang de Thau en est un, qui pourraient être rattachées aux formations déjà envisagées. Mais il en est d'autres, moins connues ou mal connues, les formations du delta du Rhône, les étangs et les lagunes de l'Algérie, de la Tripolitaine, de l'Égypte, en communication avec la mer. En Grèce G. ATHANASSOPOULOS (1931) signale la lagune de Missolonghi avec des eaux de 28 à 33 Beaumé en juillet. On y trouve quelques Dinoflagellates et Diatomées. NASR et ALEEM (1949) ont étudié quelques lacs saumâtres des environs d'Alexandrie avec des salinités variant de 2,78 à 18,06 ‰ en Na Cl et ils ont décrit leur flore.

En Asie, N. K. DANIKKAR et R. G. ALGAR (1937) se sont surtout intéressés à des mares côtières de l'océan Indien, près de Madras. Ils en ont étudié la faune et les éléments chimiques (chlorures, pH) et constatent l'abondance de formes marines, qui, dans les tropiques, sont envahissantes; elles semblent y trouver des possibilités d'adaptation à des eaux plus douces. L'action de la chaleur détermine chez certains Gastéropodes un cycle vital raccourci. On se rappellera avec intérêt que P. PELSENER (1905) avait pensé à l'origine marine d'espèces dulcicoles et il prenait précisément ses exemples démonstratifs dans l'Inde. Il apparaît bien clairement que, dans les régions tropicales, les milieux saumâtres aient des caractères qui nous sont inconnus et que leur étude offrira des occasions de découvertes que nous ne pouvons soupçonner, d'après nos connaissances actuelles.

Le domaine indo-malais, les îles de la Sonde sont riches en pièces saumâtres. Il suffit de parcourir les travaux de F. HUSTEDT sur ces régions, pour trouver un grand nombre de Diatomées qualifiées saumâtres; mais on manque de précisions sur les stations: absence d'analyses chimiques complètes et suffisantes, sauf parfois indications de pH et teneur en Cl. Les milieux tropicaux doivent être bien variés. L'étude de la Mangrove a surtout intéressé les Phanérogamistes et on ne sait quasi rien, sauf quelques listes données il y a longtemps par E. LEMMERMANN, de la flore et des Protistes des atolls et de lagunes plus ou moins saumâtres du Pacifique.

En Afrique, certaines Algues, surtout des Diatomées, ont été signalées dans la région des grands lacs, où il existe des eaux qualifiées de saumâtres, ce qui est encore à démontrer chimiquement. Les lagunes côtières d'Afrique, les embouchures des fleuves ne sont guère connues, ni pour leur flore, ni pour leur faune, ni pour les conditions physico-chimiques qui y règnent.

En Australie et en Amérique, il n'existe que peu de travaux sur les eaux saumâtres, les Algues et les Protistes qui y vivent. T. E. HAZEN (1924-1925) a décrit quelques Algues de mares saumâtres près de l'Agassiz's Laboratory, en 1873. J. W. HARSHBERGER (1911) a montré l'action de la salinité sur la distribution de divers phanérogames. Il apparaît qu'en Amérique du Nord on pourra trouver des unités saumâtres répondant aux caractéristiques de celles que l'on connaît en Europe. Dans les régions arctiques, J. WALTON (1922) a étudié un Salt Marsh au Spitzberg dont la flore saumâtre ne diffère pas de celle observée en Europe.

VI. — EAUX SALINES INTÉRIEURES.

On pourrait rapprocher l'étude de ces eaux des eaux saumâtres que nous venons de voir, en distinguant les mers et lacs intérieurs des continents (Caspienne, Baïkal, Aral, Grand Lac Salé, etc.) qui, par leur salure, sont à comparer à des eaux saumâtres. Bien qu'ils renferment une flore et une faune spéciales, on y trouve pourtant des espèces saumâtres. G. M. SMITH (1933) signale Devils Lake (North Dakota) comme lac saumâtre avec 1 ‰ de sel, dont la flore ne diffère pas de celle des lacs voisins à eau douce. Dans les régions arides

de l'Amérique, G. M. SMITH signale des « Brine Lakes » à flore algale distincte. S. FLOWERS (1934) distingue les Salt Marshes des slough (bourbiers salés) de la région du Grand Lac Salé, où on trouva de nombreuses espèces saumâtres.

Les pièces d'eau de petites dimensions, des marais salins, des eaux intérieures peuvent présenter des caractères saumâtres accentués et renferment des Algues et Protistes tout à fait particuliers, que l'on a retrouvés précisément dans les eaux saumâtres côtières et proprement dites. Cette similitude de flore est vraiment remarquable. Elle indique la possibilité de relations directes entre ces divers milieux. M. GOMONT (1908) a trouvé dans les marais salés de la Seille et en Lorraine des Chlorophycées et des Cyanophycées marines et littorales. B. NAMYLOWSKI (1913, 1914) a décrit de nombreux Protistes et Algues d'eaux salées de Pologne. B. LIEBETANZ (1925), également en Pologne, a trouvé de ces organismes dont il a pu, par culture, déterminer la résistance à des solutions concentrées en sel. E. C. TEODORESCO (1906) trouva *Dunaliella salina*, Algue saumâtre typique, dans des eaux salées en Roumanie. Ces quelques exemples probants suffisent pour justifier l'inclusion des eaux salées intérieures dans les catégories des eaux saumâtres. A ce groupe de formations peuvent être rattachées les boues saumâtres ou salées, les limans russes, pour lesquels existe toute une littérature bien instructive pour ceux qui s'occupent d'eaux saumâtres.

Les eaux salées dont nous venons de parler renferment surtout du chlorure de sodium. Il existe dans la nature des eaux salines où prévalent d'autres sels que Na Cl, des eaux magnésiennes, calciques, sulfatées, sodiques, etc. Jusqu'à quel point, ces eaux peuvent-elles être rapprochées des eaux saumâtres ? Le manque de renseignements sur ces eaux, l'absence d'analyses circonstanciées, de catalogues d'organismes végétaux et animaux font que l'on ne peut prendre une décision. Un rapprochement est toutefois à tenter. L'intervention de facteurs nouveaux étendrait l'intérêt de telles recherches comparativement à celles des eaux saumâtres.

VII. — LE RÉGIME DU BAS-ESCAUT.

Faisons ici une parenthèse et voyons ce que nous apprend l'étude de nos eaux régionales.

Le régime du Bas-Escaut, dont dépend la répartition de la flore et de la faune, est loin d'être connu de façon suffisante. Toute cette région et celle des côtes avoisinantes belges et hollandaises a subi, depuis les temps historiques, des affaissements et des relèvements dont l'ampleur de 3,5 m en moyenne a été suffisante pour modifier plusieurs fois l'aspect du pays. Ces mouvements géologiques séculaires ont été analysés et décrits par R. HAENECOUR (1945) et G. HASSE (1947); ces auteurs ont montré l'intérêt de ces constatations pour les travaux portuaires et d'urbanisation des services des Ponts et Chaussées.

La répartition des alluvions marines, fluviales et les polders argileux que L. VAN MEEL (1949) a reproduits d'après J. MASSART avec la localisation des étangs le long de l'Escaut, sont la conséquence des oscillations lentes de toute la région. On sait qu'en dehors des phénomènes naturels, il y a eu, dans toute la région des Polders, une intervention très active de l'homme depuis le Moyen Âge, lutte contre les marées et conquête du sol pour la culture.

L'Escaut a un régime nécessitant, pour les services de la marine et du port d'Anvers, une surveillance constante. Le Service de balisage, la modification incessante des passes, la nécessité d'un pilotage averti indiquent bien que le fleuve, dans la partie dite du Bas-Escaut, est en état de changement continu. Cette situation extrême, cette instabilité des eaux fluviales est remarquable et ne se rencontre probablement pas dans les fleuves anglais et français, dont les cours sont creusés dans des terrains rocheux.

TABLEAU I.

Teneur en Na Cl en gr % d'après les travaux de G. POMA (1920), W. CONRAD (1941),
G. HASSE (1947) et L. VAN MEEL (1949).

Localité	W. CONRAD	G. HASSE	G. POMA	L. VAN MEEL	
				Marée	
				haute	basse
Pays-Bas :					
Breskens	20,87	..
Hansweert	12,0
Bath	10,0
Belgique :					
Frontière	13,2
Stoofgat et Zwanendijk	13,2
Liefkenshoek	9,2-13,2
Berendrecht	14,75	..
Fort Frederik	8,0	11,75
En aval de Doel	13,2
Doel	6,5-15,75	..	1,17
Lillo	1,09-1,66	0,96
Lillo	9,02-16,33	..
Lillo fortifications	3,02-13,30 6,49- 8,48
Kruisschans	4,0-6,0	0,55-0,77
Kallo	11,17	0,55
Fort Sainte-Marie	5,26
Austruweel	0,44-7,17 à 8,16	..
Tête de Flandre	2,80	2,50
Anvers	1,6-7,8
Burght	0,66-2,16
Hoboken-Kruibeke	0,72
Rupelmonde	0,55
Steendorp	0,54	..
Entre Rupelmonde et Tamise	0,175
Buitenland	0,85
Hingene	0,20	..
Tamise	0,22-0,56	..

Le peuplement de ces eaux changeantes par les végétaux et les animaux se fait dans des conditions de variations continues. C'est là un champ d'étude bien attrayant. Ce que l'on en connaît au point de vue botanique et protistologique a été exposé par L. VAN MEEL (1949). Rappelons que J. CHALON (1905) a donné une liste d'Algues de la région.

Malgré des recherches assez nombreuses, il reste encore beaucoup de points à éclaircir. Il en est de même pour les zoologistes (voir, par exemple, la note de M. POLL (1945) sur les espèces saumâtres de poissons du Bas-Escaut). Il serait évidemment désirable d'avoir des enquêtes semblables pour toutes les classes animales.

La première chose à réaliser serait de mieux connaître les conditions physico-chimiques des eaux du Bas-Escaut. Celles-ci se répartissent en trois tronçons : l'un, l'Escaut occidental dirigé de l'Ouest à l'Est jusqu'à la frontière belgo-hollandaise, ouvert à la mer de Knokke à Flessingue et à caractère marin polyhalin accentué; l'autre, dans les terres, s'étendant de l'Est vers l'Ouest, de Rupelmonde vers Tamise, reçoit les eaux douces de l'Escaut supérieur et du Rupel; la flore et la faune y sont dulcicoles. Entre ces deux tronçons, de Rupelmonde à la frontière, un peu au-dessus de Lilloo, s'étend une région, perpendiculaire aux deux précédentes, où la salinité augmente à mesure qu'on se rapproche de la mer. On y assiste à un mélange des eaux marines et douces : cette zone est saumâtre.

H. W. HARVEY (1945) a donné, à propos de la rivière Tees, de longues explications sur les changements plus ou moins rapides de la salinité dans les estuaires. L'eau de mer suit et remonte, en principe, le fond des rivières; l'eau douce venant de l'amont reste à la surface et s'écoule vers la mer. Entre ces deux courants opposés se produisent des contacts et des mélanges dont l'analyse a fait l'objet de travaux patients. En même temps que les modifications de salinité, on observe le dépôt d'une grande quantité de matière organique et celle des éléments sableux et argileux charriés par le fleuve.

Cette description générale s'applique à l'Escaut, mais, vu son cours en fer à cheval, ses méandres et courbes nombreuses, la succession des phénomènes doit être assez particulière. On sait, d'après H. W. HARVEY, que le mélange des eaux douces et marines varie suivant l'époque de l'année et suivant que la marée est haute ou basse. Dans l'Escaut les vents prépondérants de l'Ouest ont une influence sur les marées.

L. VAN MEEL (1949) a déjà donné quelques indications sur la salinité de l'Escaut. Nous complétons ses chiffres par quelques données trouvées dans des publications éparses (Tableau I).

Notons que tous les résultats consignés ci-dessus sont exprimés en gr Na Cl par litre; les chiffres d'après G. POMA ont été établis, faute de mieux, en Na Cl d'après les densités conformément aux tables de M. KNUDSEN. Les chiffres de L. VAN MEEL étaient exprimés en Cl. Si l'on prend les tables de M. KNUDSEN on obtient pour la salinité des chiffres un peu supérieurs, tenu compte des sels totaux.

Ce tableau montre que, dans l'ensemble, les eaux de l'Escaut occidental jusqu'à la frontière hollando-belge sont polyhalines. Elles sont β -mésahalines jusqu'à Kallo. De cette commune à Hoboken, au-delà d'Anvers, elles deviennent α -mésahalines. Au-delà de Hoboken, la teneur en Na Cl est inférieure à 1 ‰, et on se trouve là dans la zone oligohaline.

Si l'on va dans le détail des quelques chiffres réunis ci-dessus, on verra des variations considérables de salinité, pour une localité donnée, entre Doel et Austruweel. Il y a des différences marquées entre la chlorinité à marée haute et à marée basse, cette dernière étant généralement inférieure à celle de la marée haute.

L'influence de la salure marine se note jusqu'à 15 à 20 km de la frontière et correspond aux indications fournies par H. W. HARVEY.

La région de Lillo, choisie par W. CONRAD pour ses études, est un point critique du cours de l'Escaut. Les eaux y ont une instabilité excessive constituant, pour tous les organismes qui y vivent, un milieu d'un intérêt scientifique puissant. Malheureusement, comme le constate L. VAN MEEL (1949), on ne possède pas beaucoup de détails sur la distribution des Algues du fleuve. Il se demande : « Quelles sont les Algues caractéristiques ? Sont-elles amenées par le flux ou proviennent-elles de la décharge des eaux poldériennes ? ». En fait, sauf quelques listes de Diatomées marines, et les listes de J. CHALON (1905), on n'a aucune idée précise sur la flore des Algues et Protistes, ni sur la faune peuplant l'Escaut et sur les conditions exactes de leurs possibilités vitales (²).

VIII. — FACTEURS RÉGISSANT LA DISTRIBUTION DES ORGANISMES VIVANT EN EAUX SAUMÂTRES.

L'éthologie est une science d'interprétation des phénomènes observés dans la nature. Par elle, on peut arriver à comprendre pourquoi un ou des organismes, adaptés à un milieu donné, s'y maintiennent et prennent, à l'occasion, une prépondérance, culminent, en d'autres termes.

Cette étude éthologique est basée sur la connaissance du milieu ambiant et sur celle des organismes végétaux, Protistes et animaux qui le peuplent. Les réactions entre ces éléments constitutifs sont la résultante de facteurs que l'on cherche à dégager, soit par observations directes dans la nature, soit par l'expérimentation ou par des considérations physiologiques.

Ces recherches sont complexes. Elles doivent, en effet, être appuyées par des constatations multiples, se contrôlant l'une l'autre. Chaque station, en principe, a son climat ou mieux son ou ses microclimats dont l'analyse présente des difficultés réelles. Le problème n'en est que plus tentant.

C'est ce qui avait été décrit par W. CONRAD (1941) pour la source du Jardin expérimental J. MASSART à Audergem, pour laquelle il détailla neuf associations diverses d'Algues et de Protistes, situées côte à côte sur un espace couvrant un peu plus d'un mètre carré.

Un biotope de dimensions réduites peut présenter des variations considérables à divers moments de l'année. L. VAN MEEL (1947) cite pour une mare saumâtre des environs de Zandvliet (au Nord de Lillo) les variations de salinités suivantes pour un même mois pendant plusieurs années :

	Na Cl gr ‰	pH
4 novembre 1938	9,77	8,5
15 novembre 1940	10,33	9,0
19 novembre 1941	3,25	8,4
2 novembre 1945	0,51	8,2

(²) Il y a eu, depuis, un certain nombre de travaux sur le Bas-Escaut belge; cfr dans la « Bibliographie » les travaux de E. LELOUP et B. KONIETZKO (1956), L. VAN MEEL (1945, 1947, 1958, 1960, 1966).

Des microstations voisines de quelques mètres, peuvent, d'après L. VAN MEEL (1947), montrer des différences de salure considérables. Par exemple, le même jour (17 juin 1946) trois biotopes contigus dans la même région de Zandvliet donnent les valeurs suivantes :

	Na Cl gr ‰	pH
Biotope n° 1	0,16	7,2
Biotope n° 2	0,32	7,2
Biotope n° 3	5,13	8,8

Ces quelques exemples typiques sont une preuve de la variété des conditions que rencontrent tous les organismes saumâtres dans l'espace et dans le temps.

Aussi L. VAN MEEL (1949) écrit-il avec raison : « Nous avons acquis la certitude que les micro-climats diffèrent d'étang à étang et ont une influence considérable sur la composition des florules, la répartition géographique des espèces et aussi sur leur périodicité ». « L'étude chimique et physique », dit-il autre part, « n'est pas sans offrir de sérieuses difficultés au botaniste et M. GUINOCHET (1938) les a fort bien prévues, lorsqu'il écrit que les obstacles matériels s'opposent en matière de climatologie. » L'écologiste doit réunir une somme considérable de renseignements. En tirer parti, est son rôle.

Avant d'énumérer les facteurs écologiques et de chercher leur application aux constatations de W. CONRAD pour les eaux saumâtres de Lillo, examinons quelques considérations théoriques et pratiques concernant le mécanisme d'intervention des divers facteurs.

Ce mécanisme est basé généralement sur des observations dans la nature. Si elles sont exactes, bien faites, on y trouvera des éléments précieux. Corroborées par d'autres constatations, elle donneront une assurance réelle au raisonnement écologique. Quand c'est possible, il faudra procéder à des vérifications expérimentales, que ce soit par culture ou par essais biologiques ou physiologiques. Le champ de ces vérifications reste malheureusement encore très limité.

On sait, en effet, que l'on cultive un petit nombre d'Algues et de Protistes en milieux artificiels, mais il ne s'agit pas là d'organismes isolés d'eau saumâtre et dans cette voie, il y a encore bien des expériences à tenter. On a eu des renseignements plus intéressants par cultures brutes en milieux concentrés. B. LIEBETANZ (1925) a fixé pour diverses Chlorophycées, Cyanophycées, Diatomées, pour des Flagellates et des Protistes les limites de concentration compatibles avec le développement de ces organismes. Certains d'entre eux, retrouvés dans des eaux saumâtres, divers Flagellates incolores ou chlorophylliens supportent des doses aussi élevées que 10 et 12 % de sel. J. RUINEN (1938) a isolé une collection intéressante d'Algues saumâtres dans des milieux artificiels additionnés de Na Cl depuis 3 % presque à saturation. T. HOF et P. FREMY (1932-1933) ont observé des Cyanophycées dans des saumures salines et en décrit leurs réactions. S'il ne s'agit, dans la plupart de ces cas, que de cultures brutes, il n'en reste pas moins que l'expérimentation permet d'atteindre certains objectifs, relatifs aux facteurs qui règlent la distribution et la forme des organismes en milieux saumâtres. Si, comme B. LIEBETANZ l'a montré, la plupart des Chlorophycées (Protococcales) ne supportent pas 1 % de Na Cl, on constate dans la nature des chiffres analogues. Ainsi L. VAN MEEL (1949) indique les valeurs extrêmes entre lesquelles quelques espèces ont été observées. De tels renseignements sont précieux.

Il note par exemple (Tableau II) :

TABLEAU II.

	Na Cl gr ‰		pH		Température °C	
	Min.	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.
<i>Phacus longicauda</i>	0,22	10,32	7,0	9,0	0,0	22,5
<i>Phacus longicauda</i> var. <i>torta</i>	0,22	0,40	7,7	—	12,0	17,0
<i>Phacus pleuronectes</i>	0,22	5,74	7,7	8,5	0,0	22,5
<i>Peridinium cinctum</i>	0,21	7,81	7,2	9,0	10,0	27,0
<i>Ceratium hirundinella</i>	0,21	2,57	8,5	9,0	15,0	27,0
<i>Pandorina morum</i>	0,16	1,75	7,5	9,0	8,0	27,5
<i>Eudorina elegans</i>	0,16	1,75	7,5	9,0	8,0	27,5
<i>Volvox globator</i>	0,16	0,42	7,7	9,0	18,5	22,0
<i>Gonium pectorale</i>	0,21	0,44	8,0	8,5	22,0	—

On voit par ce tableau que chaque espèce a des exigences particulières et que par suite, les facteurs qui peuvent intervenir dans leur existence sont différents. C'est un indice à retenir.

Si nous quittons le domaine de l'algologie et que nous nous adressons aux zoologistes, nous aurons toute une série de renseignements sur le comportement naturel et expérimental des organismes marins et d'eau douce vis-à-vis de l'eau saumâtre. On reverra avec intérêt, la note de P. PELSENEER (1905) sur l'origine des animaux d'eau douce et son mémoire de 1935, dans lequel il détaille l'action des facteurs cosmiques et chimiques sur les cellules et organismes mollusques. La majorité des Mollusques d'eau saumâtre sont des espèces marines supportant facilement des variations de salinité (espèces euryhalines). Il y a, toutefois, des formes spéciales aux eaux saumâtres qui ne possèdent plus d'euryhalinité.

M. PRENANT (1929) et M. PRENANT et M. DUVAL (1926) ont, dans diverses publications, étudié les variations de la salure et de nombreux cas où les organismes (phyto- et zooplancton) agissent sur le milieu physique extérieur qu'ils modifient au point que la vie peut y devenir difficile ou impossible pour certaines espèces, c'est l'intervention de facteurs limitants. Dans son ouvrage de 1934, M. PRENANT reprend toute la question, en montre les réelles difficultés.

Il y a des expériences physiologiques qui peuvent éclairer sur les phénomènes qui se passent dans les eaux saumâtres. Tout naturellement nous penserons aux travaux et aux expériences de J. MASSART (1920) sur l'irritabilité, les réflexes de la cellule et des organismes; les ripostes aux excitants internes et externes. Tout cela se traduit par des lois, dont la loi de WEBER.

Les seuils d'excitation, la durée et l'intensité des réflexes en rapport avec la température, les réactions aérobies et anaérobies, l'action osmotique, le phototactisme, le rhéotactisme se retrouvent dans les réactions des Protistes et des Algues vis-à-vis de l'eau de mer et de l'eau saumâtre. Ce sont autant de facteurs qui interviennent dans la vie des organismes aquatiques. Il est nécessaire et utile de se rappeler de ces faits; on pourra les invoquer lorsqu'on analyse, par observations faites dans la nature, la réponse des organismes au milieu ambiant.

IX. — QUELQUES PRINCIPES D'ANALYSE
DES FACTEURS INTERVENANT EN ÉCOLOGIE.

M. PRENANT (1934) estimait que le problème d'interaction des facteurs physiologiques est, à la rigueur, expérimentalement soluble si l'on en considère deux ou trois. Si ce nombre de facteurs augmente, la solution est plus malaisée. Le cas simple évoqué par M. PRENANT se présente rarement, car, en plus des facteurs physiologiques propres à l'organisme, il y a les facteurs extérieurs. Le rôle du système nerveux complique les réactions pour le règne animal.

W. RODHE (1948), après avoir constaté que l'étude de l'écologie dans la nature doit être complétée par celle des organismes au laboratoire, donne des démonstrations précises de vérifications expérimentales. Il constate également que si, actuellement, nous sommes limités à apprécier, par probabilité ou par élimination, l'influence des facteurs écologiques déterminants d'un milieu, nous sommes cependant en droit d'entrevoir le moment où cette appréciation sera appuyée par des faits expérimentaux démonstratifs.

Il est symptomatique de voir des phyto- et zooécologistes cherchant dans des vérifications de laboratoire la confirmation de faits observés dans la nature. Mais ces démonstrations péremptoires, encore bien rares, sont à réserver pour l'avenir. En attendant, voyons comment on peut analyser les faits, débrouiller le faisceau des phénomènes. Quelques travaux nous donneront des indications précieuses exemplatives sur les moyens utilisés pour l'analyse des faits écologiques.

K. BEHRE et E. WEHRLE (1942) ont détaillé les facteurs ci-dessous qui interviennent dans les milieux d'eau douce.

A.

1. Température.
2. Lumière (intensité).
3. Lumière (couleur).
4. Mouvement de l'eau.
5. Constitution du substratum (sol).
6. Peuplement général.

B.

1. Acidité actuelle.
2. Teneur en ions nutritifs.
3. Concentration globale des ions dissous.
4. Rapports de concentration de tous les ions.
5. Matière organique dissoute.
6. Gaz dissous (O_2 -C O_2 - H_2S).

Théoriquement toute station, suivant sa situation topographique et géologique, peut être caractérisée d'après ces douze facteurs, qui se combinent de façons variées entre eux. Mais, en pratique, les cas se simplifient souvent. Tous les facteurs ne varient pas librement et indépendamment; il y a entre eux une certaine interdépendance. C'est ainsi que la saturation en $C O_2$ et O_2 est en relation avec l'agitation de l'eau, le pH est conditionné par la présence de sels inorganiques solubles.

Certains types de stations aquatiques peuvent être caractérisés par l'intensité des facteurs. Suivant la richesse en éléments nutritifs on distinguera, par exemple, des types oligo-, méso- et eutrophes, ou encore, d'après le pH, on aura des eaux très acides, moyennement acides, neutres en alcalines.

Faisons observer que la classification de K. BEHRE et E. WEHRLE des facteurs écologiques n'est pas limitative. On peut, en effet, invoquer l'intervention d'autres facteurs, tels que l'action du vent, l'évaporation. Il apparaît aussi que dans les eaux saumâtres, dans la mer, il pourra se présenter d'autres possibilités.

Les organismes répondent par un comportement typique à l'action des facteurs ambiants. Il convient donc, pour simplifier, de voir les réactions possibles d'un organisme à un facteur donné. On verra ultérieurement comment cet organisme répondra à plusieurs facteurs.

Tout être a sa courbe vitale propre, caractérisée par un minimum, un maximum et un optimum. Au-delà du minimum et du maximum se trouve un point mortel. L'ampleur de la courbe est plus ou moins étendue. Une espèce robuste pourra vivre entre 0 et 35-36 °C, tandis qu'une espèce frigo-sténotherme ne prospérera que de 0 à 15 °C au maximum.

Dans l'un et l'autre cas, l'optimum est intermédiaire entre ces extrêmes, mais il sera plus étendu pour la première espèce que pour la seconde. Ces exemples pourront être rencontrés respectivement chez *Chlorella* et chez *Synura*. A l'optimum correspond généralement la faculté de reproduction, de multiplication.

K. BEHRE et E. WEHRLE ont illustré leur exposé par une figure qui montre, à la fois, toutes les possibilités de l'influence d'un facteur sur le développement d'une Algue.

Dans leur figure, la courbe vitale d'une Algue est représentée par une ligne pointillée. Cette courbe est de grande amplitude. L'Algue arrive dans un milieu où les variations annuelles et journalières sont comprises entre des limites telles qu'elle trouve dans cette région toutes les conditions (de température, par exemple) favorables. Comme son optimum coïncide à cette région, on dira qu'elle s'y trouve dans son domaine, elle prospérera et fructifiera.

Dans un autre cas, l'Algue a une courbe de développement peu étendue. Lorsqu'elle se trouve dans la zone de variations du facteur, elle se développera parfaitement et complètement. Supposons que l'Algue sténotherme, *Synura*, à courbe vitale peu étendue se trouve dans une zone où règne une température de 0 à 15 °C, elle y trouvera les meilleures conditions et culminera.

Le printemps approchant, l'eau va se réchauffer et la zone en question se déplacera. La température de l'eau dépassant 15 °C, l'Algue qui, par ses possibilités d'existence ne peut vivre au-dessus, ne trouve plus dans le milieu les possibilités de subsister et disparaîtra.

Dans le cas d'un organisme à courbe vitale étendue, alors que la zone de variation des facteurs de la station est très limitée, l'Algue se maintiendra dans le milieu à l'état végétatif, mais son développement optimal sera toujours impossible. Elle ne fructifiera probablement pas. Ce cas pourra se rencontrer, par exemple, à haute altitude ou dans des régions arctiques où précisément cette zone est très étroite pour la température.

D'après K. BEHRE et E. WEHRLE, les ubiquistes réalisent les conditions définies par leur figure. Le maximum et le minimum de la courbe de croissance sont si éloignés que cette espèce se développe dans les limites de variation, même si elles sont très éloignées l'une de l'autre. Cette éventualité est très semblable à la figure mentionnée, mais elle se rapporte à une faculté d'adaptation beaucoup plus étendue.

Les valeurs limites à attribuer à cette zone peuvent être très grandes, suivant la nature des facteurs, les conditions géographiques. La courbe vitale des organismes peut être étendue ou très resserrée. Ces éléments doivent être établis pour chaque Algue ou organisme. Pour chaque station, elle fera l'objet d'études soigneuses.

L'application de ces schémas ne présente pas de difficultés essentielles à la pratique écologique. Reprenons les chiffres de L. VAN MEEL (1945) pour les valeurs extrêmes de diverses Algues dans la région du Bas-Escout. Nous voyons immédiatement tout le parti que nous pourrons en tirer, non seulement pour l'étude d'une Algue en présence d'un facteur (la température) mais même en présence de 2 ou 3 facteurs.

Ainsi *Phacus longicauda*, ayant une courbe de température allant de 0 à 22,5 °C, ne se trouvera plus à des températures supérieures. Entre ces limites, on le rencontrera dans des eaux de salure très étendue pour autant que le pH soit compris entre 7 et 9.

Volvox globator est, par contre, beaucoup plus exigeant, puisqu'on ne le rencontre que dans des eaux de 18,5 à 22 °C, dans des eaux oligohalines avec 0,16 à 0,42 ‰ de Na Cl pour que le pH ne s'écarte pas de 7,7 à 9,0. Les possibilités écologiques de cette Volvocacée sont, par conséquent, très limitées.

C'est dans le même esprit que l'on doit interpréter une constatation de K. MOLDER (1943) que certaines Diatomées sont, dans les milieux saumâtres des environs d'Helsinki, des réactifs extrêmement sensibles à des variations de salinité peu étendues, tandis que d'autres, qualifiées d'euryhalines, s'adaptent aisément à des teneurs très différentes en sel. Quand le facteur salinité interfère avec un autre, tel que la richesse en matières organiques provenant de la proximité d'une ville, on observera soit la disparition d'espèces eutrophes, soit l'apparition d'autres espèces qui préfèrent les milieux saprobes.

L'application des principes de K. BEHRE et E. WEHRLE autorise l'espoir de pouvoir débrouiller certaines conditions écologiques et d'analyser les facteurs intervenant dans la répartition des organismes dans un milieu aquatique donné. Il faut, pour cela, avoir les éléments du problème : d'une part une idée du cycle de développement de l'Algue avec les limites entre lesquelles sa vie est possible et, d'autre part, une analyse suffisamment poussée des facteurs externes. Le rôle de l'expérimentation sera important pour la vérification des faits; nous en donnerons d'ailleurs quelques exemples plus loin, d'après des essais physiologiques effectués par W. RODHE (1948).

Faute de démonstration expérimentale, les auteurs ont à leur disposition une foule d'observations faites dans la nature. Il suffira de glaner, dans la littérature, pour réunir des éléments de travail. On trouvera dans les mémoires de W. CONRAD sur un ruisseau d'Ardenne (1942) et sur Lillo (1941, 1945) des indications écologiques nombreuses pour des stations types belges. Les traités, les mémoires des hydrobiologistes et des algologues seront consultés avec fruit.

Rappelons les recherches de H. H. GRAN et C. H. OSTENFELD sur le plancton de la mer du Nord. On y voit que chaque Algue, chaque Protiste ou animal est signalé avec la température du milieu où il vivait, sa salinité, son aire géographique. Telle Diatomée est cataloguée comme arctique, boréale, atlantique ou néritique, etc. On connaît les dates de ses apparitions dans le plancton, sa disparition, souvent en relation avec les éléments alimentaires (N, P) comme cela a été démontré plus récemment par des auteurs anglais. Ce que l'on sait pour les Algues marines, on le sait aussi pour les Algues d'eau douce. Il suffit de parcourir des monographies comme celles de W. et G. S. WEST et N. CARTER pour les Desmidiées, de celles de F. HUSTEDT pour les Diatomées, des travaux de H. SKUJA, de A. A. KORSCHIKOFF, et d'autres encore, pour mesurer la somme de notions disponibles.

K. BEHRE et E. WEHRLE ont d'ailleurs appliqué les principes qu'ils ont exposés à leurs propres travaux et montré le parti à en tirer. Ils ont préconisé l'emploi de statistiques de masse. On détermine pour un grand nombre de pièces d'eau d'une région, dont on connaît les caractères physico-chimiques, les ressemblances et les différences de la population aquatique. Par comparaison et éliminations successives, on arrivera à fixer, pour chaque espèce, les besoins écologiques spécifiques. Cette étude demande beaucoup de doigté et de prudence, mais elle n'est point irréalisable.

On s'est vite aperçu que les facteurs écologiques sont de grandeurs différentes et l'on a adopté dès le début, pour eux, une échelle d'appréciation avec les grades successifs : oligo-, méso-, poly-. C'est ainsi que l'on dit : oligohalobe, mésohalobe, polyhalobe. D'autres qualifications sont aussi en vogue avec les préfixes eu-, eury-, sténo-, ou les suffixes -philes, -phobes, -probe, -trophe et la qualification indifférente. Il en est d'autres encore. Des définitions ont été données pour chaque cas, les unes limitatives, les autres extensives, sur lesquelles il n'y a pas lieu d'insister ici. Petit à petit, au fur et à mesure des discussions, on est arrivé à chiffrer toutes ces notions, à leur donner une précision chimique ou physique bien plus satisfaisante pour un esprit scientifique, elles ont d'ailleurs l'avantage de caractériser un milieu de façon impersonnelle.

Dans cet ordre d'idées, nous évoquerons le travail de K. HOLL (1928) sur l'écologie des Périidiens dulcicoles. Il illustre les principes d'application et de mise en évidence des facteurs qui interviennent dans la vie des Algues. Il mérite à ce titre une mention spéciale.

K. HOLL a établi dans le tableau, que nous reproduisons ci-dessous (Tableau III), les valeurs à attribuer à divers éléments chimiques rencontrés dans les eaux. Ces valeurs ont été mises en correspondance à la progression oligo-, méso- et poly- communément utilisée pour les eaux dans les régions tempérées.

TABLEAU III.

Intensité appréciative	Oligo-	Méso-	Poly-
Elements chimiques en mg ‰			
Ca O	0-25	25-100	100-env. 300
Matière organique en Mn O ₄ K	0-25	25-75	75-400
Fe ₂ O ₃	0-0,25	0,25-1,0	1,0-12
Sels d'N H ₄	0-0,3	0,3-1,2	2,0-15
Phosphates	0-10	10-50	50-env. 250
Chlorures	0-1,0	1,0-5,0	50-env. 250
Nitrates	0-1,0	1,0-5,0	5-50
Nitrites	0-0,5	0,5-5,0	5-15
Sulfates	0-10	10-50	50-env. 100
Carbonates	0-20	20-80	80-env. 200
Manganèse	0-0,1	0,1-0,5	plus de 0,5
C O ₂ libre	0-5	5-10	10-50
Si O ₂	0-5	5-25	25-50

Ces chiffres, établis d'après les données de la littérature, peuvent vraisemblablement prêter à discussion. On verra plus loin que les teneurs admises pour les chlorures ne sont pas identiques pour tous les auteurs qui n'acceptent pas tous les bases fixées par H. C. REDEKE généralement admises. D'autres facteurs peuvent être chiffrés ainsi : le pH, le rH, la température, l'intensité de la lumière et d'autres; parmi les facteurs chimiques : O₂, H₂S, l'acidité ou l'alcalinité, etc., la dureté, sont exprimés par des valeurs universellement connues et admises.

K. HOLL a donné, dans son mémoire, la composition des eaux douces de la plupart des lacs, étangs, pièces d'eau de l'Allemagne. L'examen des analyses l'a conduit à considérer quatre groupes de milieux aquatiques dont il a donné les caractéristiques chimiques et algologiques, reprises dans le tableau suivant (tableau IV).

En possession de ces éléments et de leur étude, K. HOLL a pu se rendre compte des relations entre la composition chimique des eaux, leurs caractères hydrobiologiques et la population algale dans la région de l'Europe centrale.

Ce qui nous intéresse plus spécialement, pour la recherche de la technique d'étude des facteurs écologiques, c'est d'apprendre comment K. HOLL est arrivé à débrouiller l'écologie des Périidiens d'eau douce. Il a commencé par vérifier les déterminations de ces Dinoflagellates.

TABLEAU IV.
Minima et maxima en mg/litre.

Groupe Caractéristiques des eaux	I Anorganotrophe	II Organotrophe	III Oligotrophe	IV Alloïotrophe
pH	7,2-7,7	3,9-5,6	6,55-6,76	7,2-8,85
Dureté totale (allemande)	6°-11°	0°6-1°5	0°6-1°1	10°6-19°3
Dureté (carbonates)	6°-9°	0°5-1°2	0°5-1°0	9°5-18°7
Matière organique	9-39 mg	105-270 mg	11-22 mg	65-90 (et 140 mg)
Ca O	36,6-80	2-9 (et 15)	5-8	66-148
Mg O	9,6-36,8	<1-3,7 (et 10)	0,7-22	—
Cl	1,2-4,5	1-10	2,5-10	1-12,5 et 48-70
S O ₄	14-48	2-10	6-12	6-11,5 et 48-134
C O ₂ libre	0,5-5	5-21	3-8	—
Fe ₂ O ₃	0,03-0,08	0,3-1,8	0,05-0,1	0,3-3,5
N ₂ O ₅	0-0,6 (et 5)	0-0	0-0	—
N H ₃	0-0,25	—	—	—
Phytoplancton	Cyanophycées Diatomées Fleurs d'eau estivales	Péridiniens <i>Trachelomonas</i> Chrysomonadines Diatomées	Plancton peu abondant Desmidiées Péridiniens Chlorophycées	Chlorophycées Flagellés Diatomées Cyanophycées <i>Closterium</i>
Caractérisant des eaux :	de lacs eutropes	humiques	Terrains silicieux	Eutropes à polysaprobies

K. HOLL part de l'idée que l'écologie péridinienne est dominée par quelques conditions ou facteurs chimiques. La première base choisie est celle de la réaction aux chlorures; suivant la teneur en Cl, il a établi des listes d'espèces oligo-, méso- et polyhalines. Une deuxième répartition est faite suivant la richesse des eaux en calcium, les autres ions inorganiques ne sont guère à prendre en considération pour l'écologie des Péridiniens. Il n'est pas dit que pour d'autres Algues et Protistes, d'autres ions ne soient pas à envisager.

Un nouveau classement des espèces péridiniennes les répartit suivant les réactions vis-à-vis des milieux acides et basiques. Enfin, d'après leurs préférences pour les matières organiques, on les sépare en oligo-, méso- et polytrophes. La nature de la matière organique (acides humiques, etc.) intervient également.

Les seuls Dinoflagellates cités par K. HOLL dans les eaux saumâtres sont *Heterocapsa triquetra* et *Glenodinium foliaceum*, spéciaux aux eaux côtières marines et non connues dans les eaux salines intérieures. Ces deux Flagellates ont toutefois été trouvés à Lillo par W. CONRAD. Les milieux spéciaux saumâtres, marins et le milieu très particulier constitué par les *Sphagnum* ont été laissés délibérément de côté par K. HOLL, qui ne s'est occupé que des 60 espèces de Péridiniens vivant dans les eaux douces de l'Europe centrale. Il a recherché et établi leur répartition dans les quatre groupes d'eaux intérieures anorganotrophes, organotrophes et alloïotrophes.

Ce qui est important pour nous, c'est la technique de classement des espèces suivant les divers facteurs en jeu. Ce principe est digne d'attention. K. HOLL a été plus loin; il a complété ses recherches en faisant intervenir divers facteurs écologiques, qui jouent en même temps que les chimiques. C'est ainsi que, dans les groupements auxquels il était arrivé, il envisage l'influence de la lumière, celle de la couleur des eaux, les réactions des Péridiniens à la température. Il distingue des espèces sténothermes d'eaux froides et d'eaux estivales, des espèces moins exigeantes, mais avec maximum d'été et, enfin, des espèces indifférentes à la température. Ces dernières que l'on rencontre toute l'année sont *Glenodinium cinctum*, *Peridinium bipes*, *Peridinium Willei*, *Ceratium cornutum*. Les deux premières espèces se rencontrent à Lillo (en eau saumâtre) où *Peridinium cinctum* est également présent. K. HOLL note parmi le petit groupe des espèces ubiquistes eurytrophes : *Peridinium bipes*, *Peridinium Willei*, *Peridinium cinctum* et *Ceratium hirundinella*. Sauf cette dernière, ces Dinoflagellates peuvent supporter des concentrations de 100 mg de Cl par litre.

Le mémoire de K. HOLL donne toutes les explications désirables pour les spécialistes péridinophiles. Ce qui nous importe ici, est le mécanisme d'analyse écologique, qui est applicable à d'autres classes ou familles d'Algues et d'organismes inférieurs. On imagine volontiers une telle étude pour les Desmidiées, pour les Diatomées. Par contre, de telles recherches ne paraissent pas à envisager du moins actuellement, par exemple, pour les Cyanophycées pour lesquelles la littérature (L. GEITLER, 1932) donne souvent peu de renseignements écologiques. Les lacunes sont encore plus grandes pour les Chorophycées, les Chrysophycées, les Xanthophycées, les Cryptophycées, les Flagellates. W. CONRAD dans ses travaux avait toujours pensé au point de vue écologique : il avait noté avec soin ses constatations; les nombreux renseignements relatifs aux eaux saumâtres éparpillés dans la littérature, et qu'il a réunis, viendront à point pour les chercheurs.

Pour les Diatomées marines et saumâtres on trouvera des renseignements multiples dans le mémoire de K. MOLDER (1943). Cet auteur a étudié la répartition écologique des Diatomées en se basant sur le facteur teneur en sel aux environs d'Helsinki. A la côte de la Finlande, la quantité de chlorure de sodium varie dans des proportions considérables au cours de l'année. Elle est inférieure à 1 ‰ au printemps (mars-avril) et monte brusquement jusqu'à un maximum de 4 à 5 ‰ d'avril à août-septembre. K. MOLDER a fait en 1936 des numérations mensuelles portant sur 170 espèces et variétés de Diatomées. Ce travail considérable lui a permis d'établir les courbes d'abondance de chaque espèce pendant toute une année. Ces courbes sont très variées, les Diatomées culminant à des moments différents de l'année. Les plus caractéristiques de ces courbes sont données par les diagrammes 1 et 2 du travail de K. MOLDER. Les Diatomées, distinguées suivant leur caractère marin, d'eau saumâtre ou d'eau douce, se classent en groupes homogènes qui apparaissent à des moments bien définis de l'année par la richesse saline. Sans vouloir reproduire toutes les conclusions du savant finlandais, signalons quelques constatations qu'il a faites et qui paraissent topiques. Notons en passant, que pour les auteurs finlandais, la mer indique les eaux baltiques baignant leur pays, c'est une eau saumâtre comparée à l'eau de l'Océan et de la mer du Nord.

Des Diatomées marines ne prospèrent que lorsque la teneur saline dépasse 3 g ‰; ce sont des espèces (Salzwasserformen) telles que *Amphora salina*, *Cocconeis placentula*, *Navicula placentula*, *Nitzschia Kutzingiana* qui culminent en juin, juillet et disparaissent les mois suivants. Par contre, au moment où les teneurs en sel sont maximales, en août-septembre, on note la prépondérance quantitative d'autres espèces, qui ne se retrouvent plus après; ce sont notamment : *Amphipleura rutilans*, *Navicula gothlandica*, *Navicula gregaria*, *Navicula salinarum*, *Navicula spicula*. En tout temps, on trouve des espèces indifférentes mais qui restent rares, parmi lesquelles il y a : *Cymbella prostrata*, *Peronia erinacea*, *Surirella ovata*,

Surirella ovalis, *Nitzschia apiculata*, *Nitzschia hybrida*. En plus, K. MOLDER donne le devenir écologique dans les environs d'Helsinki des espèces saumâtres et d'eau douce. On se reportera pour cela à son travail.

Nous nous trouvons, dans l'exemple que nous venons de donner, devant un cas assez simple, où un seul facteur, le sel, très variable, intervient dans la distribution des Algues. Ce facteur est prédominant. Il n'est pas interdit de penser que d'autres, moins apparents, ne puissent intervenir.

D'ailleurs, dans l'étude des eaux saumâtres, il y a des travaux tel celui de W. BUSCH (1916-1920), où l'interférence de plusieurs facteurs est évoquée pour la distribution des Péri-diniens et des Diatomées dans la baie de Kiel. Ces facteurs sont la salinité, la température, le rôle des courants, les éléments nutritifs (N, nitrates, P_2O_5 , Si O_2). Un facteur, celui de la température associée à la lumière, qui avait été envisagée par H. LOHMAN, pour expliquer la culmination de certains organismes planctoniques, est contesté par K. BRANDT dans l'introduction qu'il écrivit au travail de W. BUSCH. Ce dernier, en étudiant la florule de la baie de Kiel, a pu distinguer des formes autochtones de celles qui proviennent de l'extérieur (Baltique et mer du Nord). W. BUSCH insiste particulièrement sur les conditions locales dues aux courants, résultant de l'action des vents et des mouvements de déplacement d'eaux salines profondes de la mer du Nord ainsi que des eaux superficielles oligo- à mésahalines de la Baltique. Ces courants, surtout ceux du fond soulevant les boues, produisent localement un enrichissement en éléments nutritifs dont l'effet est de favoriser les possibilités de multiplication des organismes.

Suivant la nature des recherches, suivant la psychologie des savants, les techniques d'explication écologique varient. La nature des milieux étudiés, l'ambiance générale ont aussi leurs répercussions. C'est, par exemple, l'étude d'espèces planctoniques et le désir de pénétrer leur écologie et leur biologie, qui ont amené W. RODHE (1948) aux très intéressantes communications que nous allons parcourir rapidement.

W. RODHE, animé d'un esprit expérimental, a tenté des cultures d'Algues planctoniques dulcicoles dont il avait pu suivre dans la nature le développement au cours de l'année dans des lacs de Suède. On sait que la plupart des milieux servant aux cultures algales sont stérilisés au préalable par la chaleur. Or, W. RODHE a montré que le chauffage des milieux détruit des matières essentielles pour le développement normal d'Algues planctoniques. C'est là un problème capital qui peut faciliter l'étude cytologique de formes curieuses, qui ne sont pas cultivables dans les milieux synthétiques, stérilisés, communément utilisés. A ces difficultés s'en ajoute une autre : l'isolement d'organismes déterminés dans la nature. Ces travaux préliminaires indispensables pour une étude rationnelle demeurent encore dans leur enfance. Si l'on songe à l'intérêt qu'il y aurait à pouvoir cultiver non seulement des Algues planctoniques, mais celles de divers milieux d'eau douce, celles des eaux marines, saumâtres et salines ou de biotopes spéciaux, on mesurera les efforts à tenter, les difficultés à vaincre pour étudier les milieux naturels.

W. RODHE indique que *Synura uvella* ne peut être maintenue en culture qu'à +5 °C, autrement, elle meurt. C'est une espèce sténofrigotherme bien caractérisée. *Dinobryon divergens* et *Uroglana americana* ont d'autres exigences, leurs besoins en P sont très faibles et leur développement est entravé si on ajoute des doses de 5-10 mgr de P (en PO_4) par litre. Cela montre que, pour certaines Algues, une trop grande richesse en P des eaux peut être fatale et constituer un facteur d'élimination.

Ce n'est que par des analyses chimiques poussées que de pareils faits ont pu être confirmés.

C'est dans ce sens qu'il faut comprendre la vérification par étude de laboratoire de faits écologiques observés en plein air. Signalons, en passant, que E. NAUMANN (1929) avait installé

dans la station biologique d'Aneboda des bacs ou tonneaux enfouis en plein air et qui servent pour l'observation de planctons d'eau douce ou marine. De telles initiatives de cultures semi-naturelles montrent les ressources techniques auxquelles on peut faire appel.

W. РОДНЕ a obtenu en culture *Melosira islandica* subsp. *helvetica* qui préfère des températures basses. Elle pousse mieux à +5 et 10 °C qu'à 20 °C. Dans la nature, cette Diatomée présente dans le plancton une culmination au printemps et une autre à la fin de l'automne (novembre). Elle a pratiquement disparu en été et spécialement dans les étangs peu profonds. Par des cultures éclairées à 1.700 Lux, les essais à 5 °C montrent des cellules normales, elles résistent deux semaines. A 10 °C, les frustules se multiplient activement les premiers jours, mais leur développement a cessé après deux semaines. A 20 °C, *Melosira* dont les valves se sont allongées de 300 à 400 %, cesse de pousser après six jours et est mort, tandis qu'*Asterionella* résiste mieux à cette température. Cette observation montre le comportement différent d'espèces trouvées côte à côte dans le lac d'Erken (Uppland) en Suède.

Ces expériences concordent, avec les observations dans la nature, pour caractériser *Melosira* comme une espèce frigophile, sténotherme. Mais, ceci est intéressant, le facteur température n'est pas le seul qui règle la distribution annuelle de la Diatomée. Il est un autre, celui de la lumière.

W. РОДНЕ a observé que *Melosira* qui s'était fort développé dans les eaux froides au printemps, subit à partir d'avril-mai une illumination de plus en plus forte. L'intensité accrue de la lumière entrave son développement. En même temps, à l'approche de l'été, *Melosira* se trouve dans des eaux dont la température s'élève. Pour échapper à ces actions inhibitrices de température et de luminosité, *Melosira* descend vers les profondeurs des lacs où elle retrouve l'étiage vital qui lui convient. En automne, lorsque la lumière diminue, *Melosira* pourrait remonter à la surface du lac, mais à ce moment (en août) la température est encore trop élevée superficiellement et constitue un élément entravant la libre expansion de l'espèce. Ce n'est qu'en octobre, alors que les eaux n'ont plus que 12 °C, que *Melosira* pourra à nouveau se multiplier et culminer, mais cette culmination est moins forte qu'au printemps, vu la diminution progressive de l'intensité lumineuse. On saisit ainsi, très bien, le jeu alternatif de deux facteurs au cours de l'année. La lumière est un facteur écologique qui est loin d'être négligeable. W. РОДНЕ rappelle que c'est un fait connu que la couche d'Algues planctoniques par temps calme est moins riche en organismes près de la surface, fortement illuminée, que plus bas. Des biologistes (C. JUDAY e. a.) ont démontré aux Etats-Unis que l'activité photosynthétique du phytoplancton est inférieure immédiatement sous la surface de l'eau que plus bas. Il y a des Algues, telles les Cyanophycées, qui ne réagissent pas comme les autres, parce qu'elles flottent grâce à leur faible densité. H. UTERMÖHL (1925) a fait des observations analogues dans les lacs du Holstein.

On sait que la lumière agit sur *Euglena limosa* d'après les constatations de W. CONRAD (1940). En effet, cette Algue de milieu peu saumâtre forme un film vert qui ne se constitue qu'à marée basse et pendant le jour à la surface de la boue de l'estran; cet organisme se retire dans la vase à marée haute et à l'obscurité.

Il est probable que dans les pays tropicaux et dans les régions tempérées chaudes, où la luminosité est tout autre que celle des pays nordiques et tempérés, on pourrait observer des phénomènes où le rôle de la lumière devient prépondérant.

On a, sur ce sujet, des observations intéressantes, faites par G. ABDIN (1949) en Egypte. Il a étudié la fixation des Algues à diverses profondeurs (de 0 à 5 m) dans le réservoir d'Assouan. L'intensité de la lumière à la surface de l'eau évaluée en foot candles était en 1942 de 3.460 en février, de 4.964 en mars, de 6.003 en juin (à ce moment à 1 m de profondeur, elle était

de 2.112 seulement), de 5.700 en juillet (à ce moment les eaux du Nil présentent une turbidité accrue, elles sont alors plus riches en silicates).

Stigeoclonium a une grande préférence pour une illumination forte mais ne supporte pas la lumière plus intense de fin mai à juillet; ainsi voit-on l'Algue qui se fixait sur supports avant mai, descendre en juin-juillet à quelques mètres en dessous de la surface. Elle disparaît en juillet, à cause de la turbidité des eaux qui est donc le facteur limitant à envisager à ce moment.

Oedogonium, trouvé toute l'année dans le Nil, a son maximum de développement en juillet au moment où la lumière est la plus forte.

Les Cyanophycées, qui sont absentes de novembre à avril, présentent une phase de culmination estivale. On les rencontre près de la surface, ce qui indiquerait l'importance du facteur lumière pour ces Algues, que l'on ne rencontre pas dans la profondeur en dessous de 4 m. Il est possible que la température intervienne aussi. Mais faisons remarquer que les Cyanophycées sont plus légères que l'eau et tendent à flotter, ainsi que le fait observer W. RONDÉ (1948). Il y a donc lieu pour ces Algues de réserver son opinion au sujet de l'influence de la lumière sur leur culmination.

D'après les constatations de G. ABDIN, les Diatomées se rencontrent à toutes les profondeurs dans le réservoir d'Assouan; le facteur lumière ne paraît pas décisif comme il l'est pour les Chlorophycées. Il y en a : *Amphora ovalis*, *Gomphonema* sp., *Melosira granulata*, *Synedra ulna*, qui sont pérennes et n'ont pas de maximum annuel.

D'autres présentent une culmination nette en décembre-janvier et un maximum mieux caractérisé d'avril à juillet avec surtout *Epithemia zebra* et *Navicula viridula*. Elles ont un maximum de fréquence de février à mars. Le maximum diatomique de ces Algues est en rapport avec la richesse en silicates des eaux du Nil. Pour elles donc c'est un facteur chimique qui semble prépondérant.

Les expériences de G. ABDIN sont relatives à l'influence de la lumière dans un pays chaud à luminosité excessive. Elles montrent aussi l'action de divers facteurs dont il faudra se rappeler.

Nous possédons d'autres renseignements sur cette question dans les travaux de J. FELDMANN. On en trouvera une relation plus loin à propos du facteur lumière (1938).

La périodicité des Algues est chose bien connue pour tous les milieux aquatiques ou terrestres. Amplement démontrée dans les pays tempérés et boréaux, elle existe également dans les pays tropicaux et chauds. Si dans ces dernières régions, elle fut longtemps méconnue, c'est parce qu'il faut des observations continues, pendant au moins une année, pour la reconnaître.

W. CONRAD (1942), pour prendre un exemple qui nous est proche, avait signalé que *Uroglena soniaca*, découverte à Rouge-Cloître, fut retrouvée par lui, toujours vers la même époque printanière, pendant un et deux ans consécutifs. Ce qui revient à dire, qu'à une époque identique de l'année, les conditions qui favorisent la culmination d'un organisme se trouvent réunies à nouveau. Il en est ainsi pour quantité d'Algues d'eau douce, marines et saumâtres. Cela est bien intéressant. La nature fait chaque année une expérience qui réussit. En constatant l'identité des causes et espérant qu'une analyse attentive du milieu parviendra à déceler les facteurs d'ambiance, la sagacité du chercheur fera le reste pour découvrir et enregistrer analytiquement les facteurs avec leurs variations locales.

L'étude des facteurs agissant sur un organisme, dont le cycle vital a été élucidé, se fait au moyen de graphiques dont les points intéressants peuvent être établis sur des abscisses mensuelles, hebdomadaires ou même journalières. Pour comparer les courbes dressées par des chercheurs, il convient de les établir de manière à ce qu'elles commencent à un même moment,

déterminé en principe par le début du cycle annuel de la végétation algale. Dans nos climats tempérés cette période commence en mars ou avril.

Cette remarque a son importance, car tous les auteurs ne fixent pas le début de leurs études à pareil moment. Pour des raisons de commodité, de vacances, de possibilités de travail, les uns prennent janvier, comme début, d'autres juillet ou octobre, etc., suivant les nécessités personnelles.

W. CONRAD (1941) a pris le mois d'avril comme début pour la construction des graphiques exprimant les phénomènes chimiques et physico-chimiques des stations de Lillo. C'était logique; pourtant, dans la série des graphiques qu'il a donnés dans son mémoire, il y en a un seul (fig. 9, p. 28) relatif aux variations de la salinité et de quelques équivalents qui débute en septembre au lieu d'avril.

Nous avons rétabli la courbe dressée par W. CONRAD en la faisant débiter en avril. Il suffit de jeter un coup d'œil sur ce graphique nouveau pour saisir sa signification et l'avantage de la faire coïncider au moment du début végétatif. La confrontation avec les autres courbes de CONRAD prend alors toute sa signification.

Pour donner une idée des embarras que cause le déchiffrement des graphiques, il suffit de considérer que, dans un ouvrage classique comme celui de A. STEUER (1910), elles débiterent à tous les moments de l'année. Leur lecture et leur interprétation n'en est pas facilitée. Voici quelques exemples pris dans ce traité qui a fait époque :

Page	Objet	Localité	Début des graphiques
543	Chlorophycées.	Canalisation de Prague.	Juin.
546	Rotateurs.	Altwasser près de Vienne.	Juin.
551	Plancton.	Lac de Zurich.	Décembre.
553	Plancton (volume).	Plöner See.	Octobre.
561	Plancton.	Kiel.	Août.
560	Algues marines.		Janvier.
556	Transparence.	Lac d'Annecy.	Janvier.

G. ENTZ (1926) a donné pour les Dinoflagellates du lac Horthy à Budapest, l'indication de leur présence ou absence pendant une année. De son tableau, reproduit partiellement ci-dessous, nous extrayons quelques renseignements concernant des espèces pérennes : *Glenodinium berlinense*; forme hivernale : *Peridinium aciculiferum* et des formes estivales : *Peridinium cinctum* et *Glenodinium oculatum* (Tableau V) :

TABLEAU V.

Mois	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
<i>Glenodinium berlinense</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Peridinium aciculiferum</i>	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	+	+
<i>Glenodinium oculatum</i>	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	—	—
<i>Peridinium cinctum</i>	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—

Ce tableau devient, si on le fait débiter en avril :

Mois	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	II	III
<i>Glenodinium berolinense</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Peridinium aciculiferum</i>	+	+	+	—	—	—	—	+	+	+	+	+
<i>Glenodinium oculatum</i>	—	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—
<i>Peridinium cinctum</i>	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—

La présentation est certes plus satisfaisante. Nous pourrions donner de nombreux autres exemples; prenons en un, plus récent, emprunté au travail de C. B. REES (1939) dont les graphiques commencent en septembre. La transposition, même en tenant compte qu'il s'agit de graphiques se rapportant à deux années successives, donne des résultats satisfaisants. De là résulte que dans un milieu donné les conditions générales sont à peu près semblables d'une année à l'autre, bien qu'il y ait des exceptions. S'il faut faire des réserves à ce sujet, on peut pourtant accepter la façon de procéder qui nous semble logique.

Les Diatomées dans le graphique modifié de C. G. REES montrent immédiatement un minimum printanier et un maximum estival-automnal en novembre avec une chute brusque en hiver jusqu'au printemps.

Pour les Copépodes, on aura une distinction plus franche dans une figure modifiée que dans l'originale, et l'on pourra reconnaître l'espèce hivernale-printanière *Eurytemora*, de l'espèce printanière-estivale *Acartia* et de l'espèce purement estivale *Euterpina*. Evidemment la lecture attentive de la figure originale aboutit aux mêmes constatations, mais la présentation nous paraît meilleure dans le graphique modifié.

Les relevés de L. MANGIN (1913) pour le plancton de Saint-Vaast-la-Hougue, pendant cinq années successives, donneraient les mêmes résultats. Il est intéressant de signaler que d'après les études de L. MANGIN, les grandes modifications de la flore diatomique sont conditionnées par la température. C'est ainsi que la flore hivernale et du début du printemps change brusquement quand la température dépasse 10 à 11 °C et a complètement disparu fin avril et début de mai où la température marine s'élève jusqu'à 16 °C. Inversement, de fin septembre au début d'octobre, les températures tombent vite de 18 à 14 °C et moins, en même temps on revoit l'abondance de certaines Diatomées.

A. STEUER, dans son traité (1910), donne dans la figure 269, page 562, une représentation schématique de la répartition, suivant le temps, des maxima présentés par les Diatomées depuis la Méditerranée jusqu'au Groenland. On y voit clairement le décalage du maximum de la végétation algale du Sud vers le Nord. Il est de décembre à janvier, avec maximum secondaire en juin et juillet pour l'Adriatique; en mars avec maximum secondaire en novembre pour le Skagerak; en avril avec maximum secondaire en septembre pour les côtes Nord de l'Europe; de mai à août, sans maximum secondaire pour le Groenland.

A quels moments de l'année se situent le maximum de début de végétation et le maximum secondaire, s'ils existent, pour les mers tempérées chaudes et tropicales, pour les lacs tropicaux ? On ne sait pas exactement jusqu'à présent. Il est évident que dans l'hémisphère Sud, il y aura un décalage de six mois sur les observations de l'hémisphère Nord.

Pour comparer entre elles toutes les courbes enregistrées en tous les endroits de la terre, il n'y a qu'un procédé logique, et rationnel, c'est de commencer au moment où la végétation se réveille. Ce moment, pour les lacs tropicaux, est situé très vraisemblablement à la fin de la saison sèche.

Si le plancton total, dans sa courbe annuelle présente une allure très semblable dans toutes les régions du globe, il importe de considérer les éléments qui le composent. On considérera à part les diverses classes de végétaux (Diatomées, Cyanophycées, Chlorophycées, etc.) et les classes animales; les courbes du zooplancton varient dans le même sens, mais souvent avec décalage d'un mois ou deux sur celles du phytoplancton, qui lui sert de nourriture.

Nous verrons plus loin, les résultats obtenus par W. CONRAD pour les eaux saumâtres de Lillo.

Les courbes donnent la représentation générale d'une classe. On a constaté que, dans cet ensemble, il y a des vedettes, leading organisms, leitformen, qui confèrent aux associations momentanées leurs caractéristiques. On établira pour ces espèces leur cycle vital, les moments de leur apparition, de leur maximum et de leur disposition. Les travaux remarquables de P. T. CLEVE, H. H. GRAN et C. H. OSTENFELD fournissent pour les Algues planctoniques de l'Atlantique et de la mer du Nord une foule de renseignements qui illustrent l'écologie marine.

Nous venons de donner quelques exemples de la manière dont on a réussi à interpréter des facteurs écologiques des eaux douces, saumâtres et marines. On y trouve des interprétations intéressantes, des tentatives en sens divers pour expliquer l'action du milieu ambiant sur les organismes. On comprend la variété des points de vue de savants qui, chacun suivant leurs tendances, ont considéré le problème éthologique. Il y a des zoologistes, des algologues, ceux qui ont étudié le plancton marin ou celui d'eau douce. Ils ont souvent travaillé dans leur spécialité et cela explique beaucoup. Pour l'interprétation du comportement des espèces dans leur milieu naturel, il est nécessaire d'avoir des renseignements, qui s'avèrent devoir être de plus en plus précis, d'une part sur les êtres vivants, animaux et végétaux, d'autre part sur les conditions physico-chimiques de l'ambiance, dont l'étude doit être faite par des analystes entraînés. Les investigations et les données à réunir prennent une ampleur égale à l'importance du sujet.

Pour aborder la question, il peut être utile de connaître les principes d'étude et les moyens à invoquer pour comprendre les réactions de l'individu. Un moyen d'étude serait peut être plus utile qu'une théorie pour arriver au but.

Il faudra considérer : a) l'organisme végétal, animal ou protiste comme entité propre; b) le milieu où il vit; c) les facteurs possibles qui interviennent; d) les réactions qui se produisent en a et b par l'action de c et, enfin, les réactions résultant de la vie des êtres les uns vis-à-vis des autres, réactions classées comme métabiose, symbiose, parasitisme.

Ces notions sont, à la vérité, élémentaires en éthologie. Si, pour justifier du titre d'écologiste, on se contentait d'écrire *Dunaniella viridis*, espèce saumâtre, euryhaline, la tâche serait simple, pour autant que les qualifications spécifiques soient correctes. Si, pour beaucoup, cela suffit, il faut convenir que l'écologie ou l'éthologie est plus vaste et exige d'autres postulats. N'est-ce pas là la difficulté à surmonter ? Expliquer le pourquoi et le comment des qualifications, les raisons pour lesquelles un organisme est classé de telle ou telle façon ?

Le cycle vital d'un organisme, végétal ou animal, est d'intérêt primordial, il est plus ou moins étendu. La forme végétative peut être prépondérante; elle se manifeste dans des conditions que l'on devine maintenant assez strictes et sous la dépendance de divers facteurs. Mais un organisme a souvent des formes de reproduction, des stades durables et l'on peut distinguer avec FELDMANN (1938) des éclipsiophycées, espèces annuelles ne se rencontrant qu'à une saison déterminée et des hypnophycées dont la forme de repos (spore, zygotes, etc.) est à l'abri

pendant la saison défavorable à l'espèce. Ces formes interrompent le développement végétatif; ne pas en tenir compte dans le cycle vital, introduit une lacune dans les observations. Il faut donc ne pas oublier l'époque des fructifications des Algues et autres organismes aquatiques. Pour les animaux, l'époque de la fécondation, la formation d'œufs sont des phénomènes rentrant dans le même ordre d'idées.

Un des moyens d'investigation de l'écologie des Algues consiste à dresser des listes et de voir, pour une ou plusieurs espèces, si on les retrouve dans des lacs ou eaux, dont les caractères sont connus. On arrive ainsi à déceler des espèces ubiquistes de distribution générale et des espèces spécialisées à certains milieux pour lesquels l'analyse physico-chimique pourra donner de précieuses indications. C'est, en somme, là la technique suivie par K. HOLL (1928) pour l'étude des Périдиниens d'eau douce. Un raisonnement analogue a permis à P. T. CLEVE, H. H. GRAN et C. H. OSTENFELD de délimiter pour les planctons de la mer du Nord, les espèces d'origine boréale, arctique, tempérée, néritique, etc. et de définir ce qu'ils appellent Styliplancton, Triposplancton, Didymoplancton, etc. Dans cette voie, le travail éthologique a été, depuis, longtemps amorcé et a apporté à la science des documents précieux.

Ces relevés floristiques donnent une vue d'ensemble d'une flore ou d'une faune, ils permettent de définir une ambiance caractéristique. S'il faut entrer dans le détail et se rendre compte pourquoi telle espèce, bien définie, s'est adaptée à un milieu, cela demande des précisions, une étude de son cycle vital et des conditions ambiantes.

Les milieux aquatiques sont loin d'être homogènes et dans une pièce d'eau, on peut trouver côte à côte, comme l'a montré W. CONRAD, des microstations très différentes. H. UTERMOHL (1925) a donné des renseignements intéressants pour les lacs du Holstein.

Vouloir appliquer les règles de la phytosociologie et des associations phanérogamiques à des milieux aquatiques paraît, pour le moins, prématuré. Voir à ce sujet les opinions de W. PANKIN (1945) et de H. ROLL (1945). En réalité, le chercheur se trouve, dans la nature, en face de biotopes algologiques très localisés. Certains sont tout à fait remarquables et connus depuis bien longtemps, comme les zones de stratification des *Fucus* au bord de la mer. H. UTERMOHL (1925) a donné de nombreux exemples de ces localisations algologiques dans les lacs de la région de Plon et du Holstein. Les facteurs qui interviennent dans ces milieux ne sont pas tous parfaitement connus et c'est précisément le but de nos investigations de tâcher de les débrouiller pour les eaux saumâtres.

Il y a des facteurs prépondérants, tellement frappants, qu'ils ont toujours attiré l'attention des savants. Ne citons que la salinité pour les organismes marins et saumâtres. Pour les Desmidiées, les Anglais ont depuis bien longtemps remarqué le rôle des districts siliceux, primaires. Les nécessités de précision exigent une analyse de plus en plus fouillée des conditions et des facteurs écologiques. Non seulement il y a lieu de s'informer du cycle vital des organismes, mais des observations dans la nature doivent fournir des renseignements sur leur périodicité. Celle-ci est un phénomène bien typique et instructif, indiquant qu'il y a, dans le cycle annuel, des moments de culmination, où il y a une conjonction de facteurs favorables. Les déceler et les mettre en évidence ne peut qu'exercer la sagacité des chercheurs. Un des meilleurs exemples à citer, à ce propos, sont les travaux de W. RØDHE (1948) relatés ci-dessus.

Il convient de déterminer au cours de l'année, et pour un même endroit, les fluctuations de facteurs (salinité, température, etc.). La confrontation de ces données avec le développement des Algues, etc., fera découvrir des rapports entre les organismes et le milieu. Voyez, comme illustration de cette technique, les résultats obtenus par K. MOLDER (1943) pour la distribution des Diatomées dans les eaux saumâtres des environs d'Helsinki.

Les constatations précises actuelles se traduisent par des courbes. Celles-ci ne doivent pas être dressées au hasard. Nous avons montré ci-devant, qu'il est utile pour bien les inter-

préter, de faire débiter dans nos régions les graphiques annuels au printemps, en mars ou avril.

La preuve expérimentale est un élément décisif à invoquer pour justifier des déductions de faits observés *in natura*. Dans l'état actuel de la science, de telles démonstrations sont difficiles.

Examinons maintenant quelques aspects plus spéciaux et des points dont il faut tenir compte dans l'étude des facteurs et des conditions de milieu.

Il y a des facteurs que l'on ne doit pas oublier, ce sont les facteurs limitants dont le plus invoqué est la loi du minimum de J. LIEBIG. Il y a aussi des facteurs d'élimination, dont W. РОДНЕ fait état pour expliquer l'impossibilité d'existence de *Dinobryon divergens* et d'*Uroglena americana* en présence d'un faible excès de phosphates dans les eaux planctoniques. Une température trop élevée est un facteur d'élimination pour *Synura uvella*, espèce frigidosténotherme.

Signalons qu'il y a des races locales d'Algues. M. LEFEVRE (1928) a déjà démontré par cultures unialgales, leur existence et leur fixité si l'on considère leurs caractères cytologiques et biologiques. Plus rarement, on aura à considérer des phénomènes de parasitisme, la vie du parasite dépendant de la nature de l'hôte. Au point de vue écologique, l'anéantissement brusque d'une espèce peut présenter une importance suffisante pour ne pas laisser ces faits dans l'ombre. Les fleurs d'eau, dont les facteurs déterminants mériteraient une étude, sont loin d'être connues d'une manière satisfaisante. Lorsqu'on les constate, il est trop tard pour analyser les conditions du milieu ambiant. C'est avant les phénomènes que les observations devraient être faites. Or, si on ne connaît pas le moment de l'apparition de la fleur d'eau, on est fatalement pris au dépourvu.

H. W. HARVEY (1945) a fait ressortir l'importance des Bactéries dont le rôle, dans la mer, a la valeur d'un facteur biologique expliquant l'apparition et l'abondance des organismes marins. Les bactéries, par leur action minéralisante, rétablissent dans les eaux marines le stock nutritif nécessaire à la vie du phytoplancton et par suite du zooplancton. L'importance des Bactéries, longtemps méconnue, a été mise en valeur par C. E. ZOBELL (1946) qui donne dans son livre la courbe annuelle bactérienne à La Jolla (Californie); sa figure montre les relations entre la radiation solaire (facteur lumière), le plancton et la richesse en bactéries dans la mer. Il est évident qu'on trouvera là des facteurs dignes d'attention, dont l'analyse ne sera pas simple. On connaît à peine le rôle des Bactéries dans les eaux saumâtres qui renferment des quantités de matières organiques bien plus grandes que l'eau de mer. Dans les eaux saumâtres les Thiobactéries, comme l'a montré W. CONRAD pour Lillo (1941), sont abondantes; le cycle du Soufre doit y jouer un rôle qui n'est pas exclu pour les eaux marines. Ces facteurs doivent attirer l'attention, car ils sont de nature à donner aux eaux saumâtres des caractères que l'on ne retrouve pas dans d'autres milieux aquatiques.

F. BERNARD et L. FAGE (1936) ayant noté qu'en Méditerranée, le filet de gaze ramène beaucoup moins de plancton que dans la Baltique, ont songé à vérifier la quantité de plancton aux environs de Monaco et de Banyuls par une technique inspirée des recherches de J. SCHILLER, qui tient compte du nannoplancton. Ils ont ainsi pu constater qu'en Méditerranée, le nombre des Coccolithophorées et Flagellés constituent dans le plancton une part bien plus importante que les Diatomées et les Dinophycées. De telles expériences sont la preuve de l'importance des techniques pour la connaissance des florules et des faunules planctoniques. On peut se demander s'il n'en serait pas de même dans les mers tropicales où les récoltes au filet de gaze donnent des chiffres beaucoup moins élevés pour le plancton au filet que celles, qui sont faites dans les régions nordiques et septentrionales.

On s'accorde souvent à considérer que si une même espèce se retrouve dans diverses eaux, on peut en inférer d'une similitude de conditions de milieux. C'est ainsi que K. BEHRLE et E. WERHLE (1942), après avoir noté qu'il y a une relation entre le pH des eaux et la teneur en sels des eaux et que leur alcalinité est en rapport avec leur richesse en ions Ca et Mg, concluent à l'existence de couples de facteurs qui agissent sur la possibilité de vie des Algues. Suivant la valeur du pH, certaines espèces disparaissent et d'autres surgissent. Seuls, quelques vrais ubiquistes résistent sur toute la ligne. On pourrait, d'après eux, déduire le pH du milieu avec sûreté — et inversement — de l'ensemble d'une liste d'Algues.

Pourtant, un peu plus loin, ayant montré des exceptions à cette règle, ces auteurs disent que s'il existe un certain parallélisme entre le pH et la population algale, on ne doit pourtant pas pour cela attribuer une importance excessive au pH. Ce qui paraît très acceptable.

H. UTERMOHL (1945), étudiant la répartition de *Vaucheria dichotoma* dans le grand lac de Plon, constate qu'on ne la trouve que dans certaines zones du Nord-Ouest protégée contre le vent et à une profondeur de 5 à 7,5 m environ sur des fonds à boue dygyttja et non sur des fonds à kalkgyttja, argile, sable, galets ou pierre. C'est une plante d'ombre, d'eau douce tranquille. Mais on trouve aussi *Vaucheria dichotoma* dans des eaux saumâtres; elle y pousse dans d'autres conditions dans des endroits non abrités des vents.

Une même espèce peut donc se présenter dans des conditions non identiques de milieu et former des biotopes distincts. Ce cas n'est peut être pas fréquent, car on sait que des milieux semblables ont très souvent une flore et une faune caractéristiques.

Il en est ainsi, par exemple, pour les Salt Marshes, longuement étudiées par V. J. CHAPMAN (1938), qui a donné la liste des espèces saumâtres des slikke et schorre depuis le niveau de l'eau, variable avec les marées, jusqu'aux parties exondées.

Le nombre de submergences varie dans ces biotopes de 700 (2 marées par jour) à 0 pour la portion élevée qui n'est jamais atteinte même aux grandes eaux. Dans les Salt Marshes, V. J. CHAPMAN considère que le facteur émergence est un des principaux à considérer pour la répartition des zones successives d'Algues saumâtres.

Parmi les Algues qui ne supportent que de courtes émergences, il y a des Chlorophycées : *Cladophora expansa*, *Cladophora flexuosa*, *Vaucheria Thuretii*, *Cladophora fracta*, *Enteromorpha intestinalis*, *Fucus spiralis*, *Fucus platycarpus*. De 500 à 400 émergences la vie est possible pour *Phyllitis fascia*, *Fucus vesiculosus* et sa variété *evesiculosus*, *Enteromorpha micrococca* var. *tortuosa*, *Enteromorpha prolifera* et forma *minima*, *Fucus caespitosus* et *Fucus vesiculosus muscoides*. Cette forme marque une limite située à 300 émergences annuelles. La zone qui suit subit de 300 à 50 émergences; on y trouve des Cyanophycées comme éléments remarquables. La série d'Algues du bas vers le haut est constituée par *Enteromorpha torta*, *Calothrix scopulorum*, *Pelvetia canaliculata*, *Enteromorpha prolifera* var. *tubulosa*, *Monostroma spec.*, *Phormidium corium*, *Calothrix pulvinata*, *Nostoc commune*. Au milieu supérieur de 40 à 50 émergences jusqu'à leur absence, on trouve successivement *Phaeococcus adnatus*, *Rhizoclonium implexum*, *Catanella repens*, *Bostrychia scorpioides*, *Vaucheria sphaerospora*, *Enteromorpha clathrata* var. *prostrata*. La limite de 40 émergences est occupée par *Spirulina major*. Au-dessus, jusqu'aux endroits exondés, on trouve *Phormidium autumnale*, *Rhizocolium arenosum*, *Lyngbya spec.*, *Microcoleus chthonoplastes* et *Rivularia atra*.

Un certain nombre de ces Algues a été signalé à Lillo par W. CONRAD (1941 et 1954) sur la slikke et le schorre dans un milieu comparable à plus d'un point aux Salt Marshes de Solt Head Island (Norfolk) entre la Tamise et le Wash, qui constituent d'après V. J. CHAPMAN « The Salt Marsh formation of North Europe ».

V. J. CHAPMAN (1939 à 1941) a continué l'étude de ces formations saumâtres et en a analysé les principaux facteurs au point de vue écologique et le passage des associations aquatiques aux associations phanérogamiques.

Ce qui nous intéresse c'est de trouver dans un milieu très spécial, une série de zones, de microstations successives dont l'apparition paraît être fonction de conditions qui règnent dans les Salt Marshes, si semblables à celles que nous trouvons au bord de l'Escaut le long des rives soumises à l'action de la marée.

Une zonation des Algues se présente dans d'autres endroits dans des conditions toutes différentes. Les cliffs calcaires anglais ont, d'après P. L. ANAND (1937), des zones successives bien reconnaissables. Il y a notamment un biotope des plus intéressants à Chrysophycées ainsi que des habitats de grottes battues par la mer où l'humidité et le manque de lumière sont des facteurs écologiques déterminants. La présence du calcaire constitue pour ces stations marines et saumâtres un facteur primordial à considérer. Le facteur ombre a été signalé par J. FELDMANN pour des espèces qu'il caractérise écologiquement comme sciadophiles.

Au fond, tout cela était déjà connu des anciens botanistes et zoologistes qui savaient très bien les endroits où trouver des raretés. S'ils étaient collectionneurs, ils connaissaient par leurs excursions, par l'étude attentive des lieux, la relation entre l'ambiance et les organismes. Les écologistes vont plus loin, ils s'inquiètent de la raison des peuplements, des associations et s'efforcent, par l'étude comparative de biotopes divers, d'en connaître les facteurs actifs.

Un autre procédé d'investigation a été mis en œuvre par K. LOPPENS (1921). Il est arrivé, par des analyses chimiques de Bryozoaires, à la conclusion que le milieu saumâtre a une influence sur la composition de ces animaux. On trouve en eux plus de calcaire et de chitine comparativement aux mêmes espèces trouvées en eau marine profonde. Ainsi *Membranipora pilosa* en milieu saumâtre renferme 68 à 78 et même 88 % de calcaire, alors que la même espèce vivant en mer n'en renferme que (33) 44 à 51 %. Il en est de même pour *Mytilus edulis* dont la coquille est plus riche en chaux quand l'animal vit en milieu saumâtre. En mer, il y a moins de Ca. Ces observations avaient été faites dans le canal Ostende-Bruges où les densités étaient de 1,018 à 1,022.

Ces constatations des conditions locales seraient intéressantes à réétudier. Le cas n'est certes pas général, car il est bien connu que les espèces marines qui se sont développées dans les eaux saumâtres de la Baltique sont plus petites, plus fragiles que celles de l'Océan et de la mer du Nord.

X. — CONCLUSIONS.

L'étude des influences agissantes pour activer ou inhiber le développement des êtres vivants est loin d'être complète. Si nous connaissons la grande majorité des facteurs et, pour quelques-uns, les rapports qui existent entre eux et certains organismes, nous en trouvons d'autres qui, faute de données analytiques précises, nous échappent en partie. L'introduction de techniques nouvelles peut rendre de grands services et ouvrir des horizons nouveaux. Il suffit de se rappeler la somme de notions intéressantes réunies grâce à l'introduction de la notion du pH dans la science.

Nous avons pensé qu'il était utile d'exposer quelques principes qui ont guidé divers savants pour l'étude des milieux. Les solutions proposées sont diverses. Les unes sont assez générales, les autres ne sont que des cas particuliers. Toutes n'envisagent qu'un seul but, c'est l'explication écologique des interactions entre l'organisme et son milieu.

RÉSUMÉ

Dans une suite d'articles réunis en un seul travail, l'auteur a consigné quelques considérations éthologiques à propos des recherches de W. CONRAD sur les eaux saumâtres de Lillo. On sait que W. CONRAD a publié la première partie de ce travail en 1941. Après le décès de W. CONRAD, H. KUFFERATH assumait la tâche de la mise au point du deuxième volume, au moyen des notes et dessins laissés par son ami. Il fut publié en 1954. Le présent travail constitue en quelque sorte la troisième partie du travail de W. CONRAD. L'auteur traite successivement : des unités saumâtres, des eaux saumâtres étendues de caractère océanique ou marin, des eaux saumâtres limitées, des salines, des eaux salines intérieures, du régime du Bas-Escaut, des facteurs régissant la distribution des organismes vivant en eaux saumâtres, de quelques principes d'analyse des facteurs intervenant en écologie.

BIBLIOGRAPHIE

- ABDIN, G., 1949, *Benthic algal flora of Aswan reservoir, Egypt.* (Hydrobiologia, II, 118-139, 3 fig.)
- ANAND, P. L., 1937, *A taxonomic study of the Algae of the British chalkcliffs.* (J. Bot. London, Suppl. II, LXV, 1-51.)
- ATHANASSOPOULOS, G., 1931, *Sur la production des eaux saumâtres, spécialement des formations lagunaires.* (Bull. Inst. Océanogr., n° 578, 5 p.)
- 1931, *Microfaune du Golfe de Salonique.* (Bull. Inst. Océanogr., n° 588, 26 p.)
- BASSINDALE, R., 1938, *The intertidal Fauna of the Mersey Estuary.* (J. Mar. Biol. Assoc. U. K., XXIII, 83-98.)
- 1942, *The Distribution of Amphipods in the Severn Estuary and Bristol Channel.* (J. Anim. Ecol., LI, 131-144.)
- 1943, *Studies on the Biology Channel. XI : The physical Environment and the intertidal Fauna of the Southern Shores of the Bristol Channel and the Severn Estuary.* (J. Ecol., XXXI, 1-29.)
- 1943, *A comparison of the Varying Salinity Conditions of the Tees and Severn Estuaries.* (J. Anim. Ecol., XII, 1-10.)
- BEHRE, K. und WEHRLE, E., 1942, *Welche Faktoren entscheiden über die Zusammensetzung von Algen-gesellschaften ? Zur Kritik algenökologischer Fragestellungen.* (Arch. f. Hydrob., XXXIX, 1-23.)
- BERNARD, F. et FAGE, L., 1936, *Recherches quantitatives sur le plancton méditerranéen.* (Bull. Inst. Océanogr., n° 701, 20 p.)
- BRACHER, R., 1929, *The ecology of the Avonbanks at Bristol.* (Ecology, XVII, 35-81.)
- BUSCH, W., 1916, *Über das Plankton der Kieler Förde.* (Wiss. Meeresunters, Kiel, XVIII, 27-142.)
- CARTER, N., 1932-1933, *A comparative Study of the Algal Flora of two salt marshes.* (J. Ecol., XX-XXI, 341-370; 128-208; 385-404.)
- 1938, *New or interesting algae from brackish water.* (Arch. f. Protistenk, XC, 1-68, 8 pl.)
- CHALON, J., 1905, *Liste des algues marines observées jusqu'à ce jour entre l'embouchure de l'Escaut et la Corogne, incl. des îles Anglo-normandes.* (Anvers, 259 p.)
- CHAPMAN, V. J., 1938, *Studies in salt marsh Ecology. I-III.* (J. of Ecol., XXI, 194-175.)
- 1939, *Studies in salt marsh Ecology. IV-V.* (J. of Ecol., XXVII, 160-201.)
- 1940, *Studies in salt marsh Ecology. VI-VII : Comparison with marshes on the East Coast of North America.* (J. of Ecol., XXVIII, 118-152.)
- 1941, *Studies in salt marsh Ecology. VIII.* (J. of Ecol., XXIV, 69-82.)
- CONRAD, W., 1940, *Sur une Euglène du psammon de l'Escaut.* (Bull. Mus. roy. Hist. nat. Belg., XVI, n° 29, 12 p., 1 pl., 3 fig.)
- 1941, *Recherches sur les eaux saumâtres des environs de Lille. I : Etude des milieux.* (Mém. Mus. roy. Hist. nat. Belg., n° 95, 98 p., 28 fig., 5 pl.)
- 1941, *Sur les associations d'une source à Audergem.* (Bull. Inst. roy. Sc. nat. Belg., XVII, n° 64, 14 p.)
- 1942, *Notes protistologiques. XXVI : Nouvelles observations sur Uroglena soniaca* CONRAD. (Bull. Mus. roy. Hist. nat. Belg., XVIII, n° 32, 7 p., 2 pl., 2 fig.)

- CONRAD, W., 1942, *Sur la faune et la flore d'un ruisseau de l'Ardenne belge*. (Mém. Mus. roy. Hist. nat. Belg., n° 99, 177 p., 22 fig., 2 pl.)
- 1492, *Flagellates du Vieil-Escaut à Bornem*. (Bull. Mus. roy. Hist. nat. Belg., XVIII n° 37, 29 p., 2 pl., 2 fig.)
- CONRAD, W. et KUFFERATH, H., 1954, *Recherches sur les eaux saumâtres des environs de Lilloo. II : Partie descriptive. Algues et Protistes. Considérations écologiques*. (Mém. Inst. roy. Sc. nat. Belg., n° 127, 346 p., 15 fig., 14 pl. h. t.)
- DANIKKAR, N. K. and ALGAR, R. G., 1937, *The brackishwater fauna of Madras*. (Proc. Ind. Acad. Sc., VI, 284-337, 3 pl.)
- ENTZ, G., 1926, *Beitrag zur Kenntnis der Peridineen. I*. (Arch. f. Protistenk., LVI, 397-446, 33 fig., 1 pl.)
- EVENS, F. M. J. C., 1944, *Geschiedenis der Algologie in België*. (Verh. Kon. Vl. Acad. Wetensch. Lett. Sch. Kunst. België, VI, n° 10, 202 blz.)
- FELDMANN, J., 1938, *Recherches sur la végétation marine de la Méditerranée. La côte des Albères*. (Rev. Algol., X, 337 p.)
- FLOWERS, S., 1934, *Vegetation of the Great Salt Lake region*. (The Bot. Gaz., XCV, 353-418.)
- GEITLER, L., 1932, *Cyanophyceae* (in RABENHORST, L., Kryptogamenflora, XIV, 1196 p., 780 fig., Leipzig).
- GOMONT, M., 1908, *Les algues marines de la Lorraine*. Note préliminaire. (Bull. Soc. Bot. Fr., LV, 29-33.)
- GUINOCHET, M., 1938, *Études sur la végétation de l'étage alpin dans le bassin supérieur de la Tinée (Alpes-Maritimes)*. (Stat. intern. Géob. Méditer. et Alpine, Montpellier, Commun. n° 59.)
- HAENECOUR, R., 1945, *Les mouvements récents du sol dans le bassin maritime de l'Escaut et de l'Yser et leur influence sur le tracé des estuaires et des côtes voisines*. (Bull. Soc. belge de Géol., LIV, 160-168.)
- HARSBERGER, J. W., 1911, *A hydromatic investigation of the influence of sea water on the distribution of salt-marsh and estuary plants*. (Proc. Amer. Phil. Soc., L, n° 201, 457-496, 7 fig.)
- HARTLEY, P. H. T. and SPOONER, G. M., 1938, *The Ecology of the Tamar Estuary. I. Introduction*. (J. mar. Biol. Assoc. U. K., XXVII, 501-508.)
- HARVEY, H. W., 1945, *Recent advances in the chemistry and biology of sea-water*. (Cambridge, 164 p., 29 fig.)
- HASSE, G., 1945, *Contribution à l'étude de l'hydrologie du Scaldisien, du Diestien et du Miocène au Nord d'Anvers*. (Bull. Soc. belge de Géol., LV, 195-201.)
- HAZEN, T. E., 1924-1925, *Algae of brackish water of Penikese* (in LEWIS I. F., Flora of Penikese. Rhodora, XXVI, 146, 180, 211, 215).
- HOF, T. and FREMY, P., 1932-1933, *On Myxophyceae living in strong brines*. (Rev. Trav. Bot. Néerl., XXX, 140-162, 12 fig.)
- HOLL, K., 1928, *Ökologie der Peridineen*. (Pflanzenforsch., XI, 105 p., 10 fig.)
- JACQUET, J., 1949, *Recherches écologiques sur le littoral de la Manche*. (Paris, 374 p.)
- KLOCK, W., 1930, *Phytoplankton-Untersuchungen im Brackwassergebiet der Unterwarnow*. (Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., XXIII, 305-416.)
- LAKOWITZ, K., 1929, *Die Algenflora der Gesammten Ostsee*. (Dantzig, 474 p., 539 fig.)
- LANCELOT, A. J., 1946, *Essai floristique sur les marais salants des côtes françaises de l'Atlantique entre la Loire et la Gironde*. (Bull. Lab. marit. Dinard, XXVII, 30-36.)
- LEFEVRE, M., 1932, *Recherches sur la biologie et la systématique de quelques algues obtenues en culture pure*. (Rev. Algol., VI, 313-335.)
- LELOUP, E. et KONIETZKO, B., 1956, *Recherches biologiques sur les eaux saumâtres du Bas-Escaut*. (Mém. Inst. roy. Sc. nat. Belg., n° 132, 99 p., 26 fig., 5 pl.)
- LIEBETANZ, B., 1925, *Hydrobiologische Studien an Kujawischen Brackwässern*. (Bull. intern. Acad. Pol. Sc. Lett., Cl. Sc., Cracovie, Série B, 1-116, 5 pl.)

- LOPPENS, K., 1921, *Influence du milieu sur la composition des zoécies de Bryozoaires marins*. (Ann. Soc. roy. Zool. et Malac. Belg., LI, 91-110.)
- MANGIN, L., 1913, *Sur la flore planctonique de Saint-Vaast-la-Hougue, 1908-1912*. (Nouv. Arch. d. Muséum, 5^e série, V, 147-241.)
- MASSART, J., 1920, *Recherches sur les organismes inférieurs*. VIII : *Sur la motilité des flagellates*. (Bull. Acad. roy. Belg., Cl. Sc., Série 5, VI, 116-141.)
- MOLDER, K., 1943, *Rezente Diatomeen in Finnland als Grundlage Quartär geologischer Untersuchungen*. (Geol. d. Meere u. Binnengewässer, VI, 148-240.)
- NAMYLOWSKI, B., 1913, *Über unbekannt halophile mikroorganismen aus dem Innern des Salzbergwerkes Wieliczka*. (Bull. intern. Ac. Sc. Cracovie, Série B, 88-104.)
- 1914, *Les microorganismes des eaux bicarbonatées et salées*. (Bull. intern. Ac. Pol. Sc. Cracovie, série B, p. 527.)
- NAUMANN, E., 1929, *Grundlinien der experimentelle Planktonforschung*. (Die Binnengewässer, VI, 110 p., 18 fig., Stuttgart.)
- NICHOL, E. A. T., 1935, *The Ecology of a salt-Marsh*. (J. mar. Biol. Ass. U. K., XXI, 203-262.)
- PANKIN, W., 1945, *Zur Entwicklungsgeschichte der Algensoziologie*. (Arch. f. Hydrob., XLI, 92-111.)
- PELSENEER, P., 1905, *L'origine des animaux d'eau douce*. (Bull. Acad. roy. Belg., Cl. Sc., XII, 699-741.)
- 1935, *Essai d'éthologie zoologique d'après l'étude des Mollusques*. (Acad. roy. Belg., Cl. Sc., Public. Fonds A. DE POTTER, I, 622 p.)
- POLL, M., 1945, *Contribution à la faune ichtyologique du Bas-Escaut*. (Bull. Mus. roy. Hist. nat. Belg., XXI, n° 11.)
- POMA, G., 1922, *L'influence de la salinité de l'eau sur la germination et la croissance des plantes halophiles*. (Bull. Acad. roy. Belg., Cl. Sc., 5^e Série, VIII, 81-100.)
- PRENANT, M., 1929, *Remarques sur les conditions écologiques dans les estuaires*. (Bull. Soc. Zool. Fr., LIV, 210-212.)
- 1934, *Exposés de biologie écologique*. I : *Adaptation, écologie et biocœnotique*. (Paris, 60 p.)
- PRENANT, M. et DUVAL, M., 1926, *Documents sur les variations de la salure dans quelques estuaires de la région de Roscoff*. (Trav. Stat. biol. Roscoff, fasc. 4, 5-19.)
- PRINGSHEIM, E. G., 1912, *Die Kultur von Algen in Agar*. (Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, XI, 305 p.)
- 1913, *Zur Physiologie der Euglena gracilis*. (Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, XII, 1.)
- 1913, *Zur Physiologie der Schizophyceen*. (Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, XII, 49.)
- 1914, *Die Ernährung von Haematococcus pluviialis*. (Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, XII, 413.)
- 1926, *Kulturversuchen mit chlorophyllführenden Mikroorganismen*. (Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, XIV, 282.)
- RAJEVIC, B., 1939, *Sur la salinité des eaux de la Seine entre Ambreville et Honfleur*. (C. R. Ac. Sc., CCVIII, 760.)
- REDEKE, H. C., 1935, *Amphidinium (Rotundinium) pellucidum n. sp., eine neue Peridinee der Niederländischen Brackwassers*. (Rec. trav. botan. Néerl., XXX, 391-595, 1 fig.)
- 1922, *Zur Biologie der Niederländische Brackwassertypen*. (Bijdr. tot het Dierk. Feestnummer Dr. Max Weber, XX.)
- 1922, *Flora en Fauna der Zuiderzee. Monografie van een brackwatergebied*. (Den Helder, 460 p.)
- 1935, *Synopsis van het Nederlandsche Zoet- en Brakwaterplankton*. (Hydrob. Club. Amsterd., n° 2, 104 p.)
- REDEKE, H. C., DELINT, G. M., en VAN GOOR, A. C. J., 1920-1924, *Prodromus eener Flora en Fauna van het Nederlandsche Zoet- en Brakwaterplankton*. (Verh. Rapp. R. Inst. voor Visscherij onderz., I.)

- REES, C. B., 1939, *The Plankton in the Upper reaches of the Bristol Channel*. (Jour. Mar. Biol. Assoc. U. K., XXIII, 397-425, 13 fig.)
- REMANE, A. und WATTENBERG, H., 1940, *Das Institut für Meereskunde der Universität Kiel*. (Kieler Meeresf., III, 1-16.)
- RODHE, W., 1948, *Environmental Requirements of Freshwater Plankton Algen*. (Symbol. bot. Uspal, X, 1.)
- ROLL, H., 1945, *Pflanzensoziologische Methoden in der Limnobotanik*. (Arch. f. Hydrob., XLI, 233-257.)
- RUINEN, J., 1938, *Notizen über Salzflagellaten. II: Über die Verbreitung der Salzflagellaten*. (Arch. f. Protistenk., XC, 209-258, 43 fig.)
- SMITH, G. M., 1933, *The freshwater Algae of the United States*. New York.
- STEUER, A., 1910, *Planktonkunde*. (Leipzig, 723 p., 365 fig.)
- TEODORESCO, E. C., 1906, *Observations morphologiques et biologiques sur le genre Dunaliella*. (Rev. gén. Bot., XVIII, 393-409, 25 fig., 3 pl.)
- UTERMOHL, H., 1925, *Limnologische Planktonstudien. Die Besiedlung Ostholsteinischen Seen mit Schwebepflanzen*. (Arch. f. Hydrob. Suppl., V, 524 p., 42 fig., 25 tab.)
- 1945, *Über das Vorkommen von Vaucheria im Grossen Plöner See*. (Arch. f. Hydrob., XL, 116-127, 2 fig., 2 cart.)
- VAN GOOR, A. J. C., 1922, *Phytoplankton en Algenflora in Flora en Fauna der Zuiderzee*. (Den Helder, 54-91 et 92-123.)
- VAN MEEL, L., 1949, *Aperçu sur la végétation algologique du District poldérien de la vallée du Bas-Escaut belge*. (Mém. Acad. roy. Belg., Cl. Sc., XXIII, fasc. 9, 157 p., 12 fig.)
- 1947, *The occurrence of Hydrodictyon reticulatum (L.). Lagerheim in brackish waters in Belgium*. (Ecology, XXVIII, 318.)
- 1956 (en collaboration avec E. LELOUP et S. LEFEVERE), *Observations biologiques sur le port d'Ostende*. (Mém. Inst. roy. Sc. nat. Belg., n° 135, 157 p.)
- 1957, *Le milieu marin au Bateau-phare « West-Hinder », période 1951 à 1955*. (Bull. Inst. roy. Sc. nat. Belg., XXXIII, n° 4, 36 p.)
- 1957, *Biddulphia sinensis R. GREVILLE, 1866. Contribution à l'écologie d'une diatomée du plancton marin de la mer du Nord*. (Bull. Jard. Bot. État, vol. Jubilaire W. ROBYNS, XXVII, 695-702.)
- 1958, *Études hydrobiologiques des eaux saumâtres de Belgique. I: L'Escaut à Liefkenshoek (Doel)*. (Bull. Inst. roy. Sc. nat. Belg., XXXIV, n° 4, 60 p.)
- 1959, *A la mémoire de H. KUFFERATH (1882-1957)*. (Bull. Inst. roy. Sc. nat. Belg., XXXV, n° 1, 7 p.)
- 1958, *Études hydrobiologiques des eaux saumâtres de Belgique. II: Trois étangs d'eau saumâtre des environs d'Ostende*. (Bull. Inst. roy. Sc. nat. Belg., XXXIV, n° 37, 12 p.)
- 1958, *Études hydrobiologiques des eaux saumâtres de Belgique. III: Les étangs Galgenweelen à Anvers (rive gauche)*. (Bull. Inst. roy. Sc. nat. Belg., XXXIV, n° 43, 20 p.)
- 1960, *Études hydrobiologiques sur les eaux saumâtres de Belgique. IV: Les criques au Nord de la province de la Flandre orientale (période 1951-1958)*. (Bull. Inst. roy. Sc. nat. Belg., XXXVI, n° 38, 86 p.)
- 1963, *Études hydrobiologiques sur les eaux saumâtres de Belgique. V: Les eaux saumâtres de Nieuport (période 1950-1951)*. (Bull. Inst. roy. Sc. nat. Belg., XXXIX, n° 21, 92 p.)
- 1963, *Études hydrobiologiques sur les eaux saumâtres de Belgique. VI: Les eaux saumâtres de Heyst-Zeebrugge (période 1950-1951)*. (Bull. Inst. roy. Sc. nat. Belg., XXXIX, n° 40, 29 p.)
- 1964, *Études hydrobiologiques sur les eaux saumâtres de Belgique. VII: Le microplancton des eaux du port d'Ostende (période 1953-1954)*. (Bull. Inst. roy. Sc. nat. Belg., XL, n° 4, 17 p.)
- 1966, *Études hydrobiologiques sur les eaux saumâtres en Belgique. VIII: Les eaux de Doel et environs dans la région du Bas-Escaut belge (période 1950-1951)*. (Bull. Inst. roy. Sc. nat. Belg., XLII, n° 33, 32 p.)

- VAN MEEL, L., 1966, *Études hydrobiologiques sur les eaux saumâtres de Belgique. IX : Quatre espèces de protistes nouvelles pour la côte Belge.* (Bull. Inst. roy. Sc. nat. Belg., XLII, n° 34, 11 p., 4 fig.)
- 1969, *Études hydrobiologiques sur les eaux saumâtres de Belgique. X : Espèces de protistes rares ou nouvelles pour la côte Belge.* (Bull. Inst. roy. Sc. nat. Belg., XLV, n° 10, 18 p., 2 pl.)
- 1969, *Études hydrobiologiques sur les eaux saumâtres de Belgique. XI : Étude d'un bassin maritime dans le port d'Ostende. Période 1966-1968. A : Étude du milieu.* (Bull. Inst. roy. Sc. nat. Belg., XLV, n° 11, 37 p.)
- 1969, *Études hydrobiologiques sur les eaux saumâtres de Belgique. XI : B : Étude du plancton; C : Conclusions.* (Bull. Inst. roy. Sc. nat. Belg., XLV, n° 12, 62 p.)
- VAN OYE, P., 1967, *Geschiedenis van de ontwikkeling der Hydrobiologie in België.* (Verhand. Kon. Vl. Acad. Wetensch. Lett. Sch. Kunst. België, Kl. Wetensch., XXIX, n° 93, 174 blz.)
- WALTON, J., 1922, *A Spitzbergen saltmarsh : with observations on the ecological phenomena on the emergence of land from the sea.* (J. Ecol., X, 109-121.)
- WOLOSZYNSKA, J., 1928, *Dinoflagellatae der Polnischen Ostsee sowie an Piasnica gelegenen Sümpfe.* (Arch. Hydrob. Ichtyol., III, 153-278, 14 pl., 4 fig.)
- YAPP, R. H., JOHNS, D. and JONES, O. T., 1917, *The saltmarshes of the Dovey Estuary. II.* (Journ. of Ecol., V, 65-103.)
- ZOBELL, C. E., 1946, *Marine microbiology.* (Waltham, 240 p.)

D/1970/0339/4

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
I. — Introduction	5
II. — Les unités saumâtres	6
III. — Eaux saumâtres étendues de caractère océanique ou marin	7
IV. — Eaux saumâtres limitées	8
V. — Les salines	9
VI. — Eaux salines intérieures	10
VII. — Le régime du Bas-Escaut	11
VIII. — Facteurs régissant la distribution des organismes vivant en eaux saumâtres.	14
IX. — Quelques principes d'analyse des facteurs intervenant en écologie	17
X. — Conclusions	32
RÉSUMÉ	33
BIBLIOGRAPHIE	34
