

SUR LES *ÆGAGROPILA SAUTERI* DU LAC DE SORÖ

PAR

C. WESENBERG-LUND

(AVEC UNE CARTE)

Le Laboratoire de Biologie d'eau douce a entrepris dans ces dernières années des travaux d'exploration ayant pour but la connaissance plus approfondie des lacs du Danemark et notamment de leur faune et de leur flore. Dans un certain nombre de lacs c'est le plankton et les régions profondes qui ont été l'objet d'observations suivies; le lac de Sorö, dont il va être question dans ce qui suit, est de ce nombre.

Pendant les années 1898—1902, j'ai fait une trentaine d'excursions au lac de Sorö, et j'ai eu l'occasion de voir, dans trois périodes consécutives d'avril—mai, de grandes quantités d'*Ægagropiles* se rassembler près de la rive pour disparaître ensuite au mois de juin et ne plus reparaitre avant le printemps suivant. Il était impossible de rien conclure, à première vue, sur le mode de formation des boules, sur leur origine ou sur ce qu'elles allaient devenir. Leur apparition subite dans les premiers jours du printemps et leur disparition presque complète au mois de juin avaient quelque chose de si mystérieux que j'ai essayé de plusieurs manières de me rendre compte du phénomène.

On rencontre des *Ægagropiles* dans plusieurs lacs danois; toutefois le lac de Sorö est le seul, que je sache, où ils

se présentent sous la forme de boules absolument régulières, atteignant souvent la grosseur du poing et quelquefois celle d'une tête d'enfant. Leur présence dans ce lac est un fait bien connu des botanistes, mais leur mode de formation n'a pas encore été étudié.

N'ayant donc pu trouver, ni dans la littérature ni dans les communications verbales, des renseignements satisfaisants sur la formation de ces boules et sur leur apparition périodique, je me suis promis d'examiner de plus près les *Ægagropiles* du lac de Sorö pendant les excursions mensuelles que j'allais faire depuis l'automne 1901 jusqu'à l'automne 1902 pour étudier le plankton de ce lac.

Mes recherches ont porté exclusivement sur ce qui se passe dans le lac de Sorö; elles ont eu pour seul but d'y étudier les différentes formes de thalle d'*Ægagropiles* et d'en démêler l'origine. Les matériaux ont été fournis par des observations mensuelles faites sur les lieux mêmes et par des pêches effectuées à l'aide de la drague et du filet à cerceau. Pour la description plus détaillée des différentes formes prises par ce végétal, pour son anatomie et pour les changements survenus dans l'idée qu'on s'est faite, aux différentes époques, des *Ægagropiles*, je me permettrai de renvoyer aux mémoires et figures publiés par les auteurs qui ont déjà traité le même sujet; je me bornerai à donner ici un exposé sommaire de ce qu'il faut comprendre sous ce nom d'*Ægagropiles*.

Les *Ægagropiles* sont des masses d'Algues de forme plus ou moins sphérique et qui, pendant une partie plus ou moins grande de leur existence, sont ballottées au gré des vagues et des courants. Selon M. LAGERHEIM, la formation de ces boules est un phénomène qui se rencontre chez les Floridiées, les Phæophycées et les Cyanophycées; toutefois les *Ægagropiles* les plus nettement caractérisés comme tels sont ceux des Chlorophycées et surtout ceux des Cladophoracées. Plusieurs espèces

appartenant au genre *Cladophora* ont été réunies par KÜTZING en un sous-genre qu'il dénommait *Ægagropila* (*Æ. Sauteri* (Nees) Kütz. *holsatica* Kütz. *Martensii* Menegt, etc.). Le nom d'*Ægagropila* a donc été pris dans deux acceptions différentes, l'une biologique, l'autre systématique. Dans ce qui suit, nous laisserons de côté les formations d'*Ægagropiles* que présentent les autres ordres d'Algues pour nous occuper exclusivement des formes qui sont propres au sous-genre *Ægagropila* et, en particulier, de celles de l'espèce *Æ. Sauteri*.

C'est un fait connu de longue main que l'existence plus ou moins pélagique des *Ægagropila* du genre *Cladophora* (*Cladophoraægagropilen*, comme les appelle M. BRAND (1, p. 34)). Autrefois on soutenait une théorie d'après laquelle ils ne seraient que des individus accidentellement conglomérés et enroulés en boules par le jeu des vagues sur un fond sablonneux (HASSAL, 2).

En y regardant de plus près, on a trouvé à ces boules certains traits de structure déterminés qui ne pouvaient s'expliquer comme étant dus à un ballotement mécanique opérant sur des conglomérats d'Algues absolument passifs. On a adopté alors une autre hypothèse qui regardait, il est vrai, la forme sphérique comme provoquée par des forces mécaniques externes, mais admettait en outre que la structure particulière de ces Algues les faisait répondre aux influences du dehors d'une manière spécifique qui contribuait dans une assez large mesure à produire ces formes globuleuses (LORENZ, 1855, 1901; BRAND, 1901). Et lorsqu'il eut été constaté, surtout par le premier ouvrage de M. Lorenz, que les *Ægagropila* en question présentent un grand nombre de formes, les unes adhérentes, qui ressemblent à des coussinets, les autres flottantes, façonnées en boules rondes ou aplaties ou bien en longs bourrelets, etc., on a cru pouvoir tirer de ces modes de formation les caractères propres aux espèces (KJELLMAN, 3, p. 21, 1898).

En 1901 M. LORENZ a constaté (6) que les formes globuleuses typiques ne sont que des états développés d'individus isolés (*Einzelpflanzen*, Brand (1)) qu'on trouve en quantités énormes dans les eaux plus profondes, et dont on avait jusqu'alors complètement ignoré l'existence. En 1902, M. F. BRAND (de Munich) a fait de la structure de ces individus l'objet d'une étude approfondie, très importante, d'où il résulte que tous les *Ægagropila* du genre *Cladophora* sont originellement de tels individus et que la plupart de leurs caractères spécifiques doivent être cherchés dans la structure anatomique de ces individus primaires, les diverses formes de thalle ultérieures étant d'une importance diagnostique tout à fait secondaire: selon M. Brand chacune des espèces d'*Ægagropila* du genre *Cladophora* pourra présenter toutes les formes de thalle que nous venons de signaler. M. Brand a en outre démontré que ces espèces forment un groupe nettement séparé des autres *Cladophora* et caractérisé surtout par la taille plus petite des individus, par la tendance qu'ils ont à croître avec une vitesse égale dans toutes les directions („*Polaritäts Umkehr*“, Brand) et par la formation des filaments indifférents („*neutrale Sprosse*“) dont parle M. Brand, c'est-à-dire des filaments de nature originellement végétative mais qui peuvent être transformés selon les besoins de la plante en rhizoïdes (organes crampons), en cirrhoïdes ou en stolonides (organes de multiplication). Il est vrai que parmi les faits de structure ci-dessus mentionnés il y en a plusieurs qui avaient été signalés par MM. Lorenz et Kjellman, mais avant l'ouvrage précité de M. Brand on ne les avait pas tout à fait compris. Ce n'est qu'après avoir obtenu l'explication détaillée de ces phénomènes qu'on peut espérer de jeter quelque lumière sur l'origine des différentes formes de thalle et surtout d'arriver à connaître la manière dont réagissent ces Algues sur les facteurs qui déterminent leur développement.

Le mémoire de M. Brand nous fournit en outre des explications satisfaisantes de la naissance des formes: „*Watten*“, „*Rasen*“ et „*Polstren*“, et quant à la forme globuleuse „*Ballen*“, le travail de ce naturaliste contient des indications précieuses, bien qu'il n'ait jamais eu l'occasion de l'étudier dans la nature. Les communications faites par M. Brand sur l'origine de cette forme sont de nature plutôt théorique et bien qu'elles soient justes dans la majorité des cas, elles ont besoin d'être appuyées par des observations directes faites sur les lieux mêmes. Il n'est donc peut-être pas exagéré de dire que les données essentielles nous manquent encore pour arriver à une compréhension exacte de la forme globuleuse des *Ægagropila Sauteri*. Cette forme demande pour être comprise des observations régulières poursuivies pendant une année entière, et c'est ce qui a fait défaut à tous les naturalistes qui se sont jusqu'ici occupés de cette question.

Ce sont les résultats d'une telle série d'observations de la forme globuleuse d'*Ægagropila Sauteri* du lac de Sorö que je publie maintenant. Cependant cette forme, non plus que les autres, ne saurait être étudiée à part; elle devra être considérée dans son rapport avec les autres formes du lac de Sorö; c'est pourquoi je vais donner de ces autres formes une description sommaire sans prétendre rien ajouter de très important aux faits déjà constatés par M. Brand.

Le mémoire de M. Brand a paru à un moment où mes recherches se trouvaient à peu près terminées mais où je n'avais pas encore rédigé le manuscrit; il a été pour moi d'une grande importance; je n'y ai découvert qu'un seul point capital où je me trouve en désaccord avec M. Brand. Ce n'est qu'après avoir achevé mon manuscrit que j'ai pris connaissance du dernier travail de M. Lorenz; j'en ferai mention à la fin de cette étude.

J'avoue que je sors de mon domaine de zoologue en entreprenant une étude algologique spéciale; je l'ai commencée

plutôt pour ma satisfaction personnelle comme une étude de récréation et sans avoir l'intention de la publier. Si malgré cela je prends la liberté de la faire paraître, c'est qu'il me semble que les recherches de M. Brand et les miennes se complètent assez bien mutuellement.

Arrivé au point de mes recherches où l'idée m'est venue d'une publication possible, j'ai prié M. KOLDERUP ROSENINGE de m'accompagner dans une de mes excursions, afin de soumettre mes conclusions à la critique d'un algologue. Je m'acquiesce d'un devoir agréable en le remerciant de l'empressement avec lequel il a répondu à mon désir et de l'intérêt qu'il a pris à ces modestes recherches. Je présente également à M. F. BRAND mes remerciements d'avoir bien voulu se charger de la détermination de l'espèce et aussi de m'avoir fait quelques communications, dont il sera question plus tard.

La carte qu'on trouvera insérée à la suite de cette étude a été dressée sur l'initiative de M. le conseiller intime VEDEL. M. Vedel s'est chargé lui-même du levé de la carte, qu'il a mis ensuite à ma disposition. Je le prie d'en agréer mes remerciements respectueux.

Pour aider à la compréhension de ce qui suit, nous allons donner quelques renseignements préliminaires.

Le lac de Sorö est situé dans la partie centrale de l'île de Séeland, auprès de la ville dont il porte le nom. Sa superficie est de 220^{ha} environ. Au nord et à l'est, deux anses s'enfoncent dans le pays environnant, l'une très étroite, l'autre assez large. Cette dernière se compose de deux parties dont l'une est l'anse de l'Académie; l'autre, méridionale, est beaucoup plus étroite. Le plancher du lac proprement dit a la forme d'une cuvette à pentes doucement inclinées vers la partie centrale où le lac atteint sa profondeur maximum (13^m environ). Sur les pentes apparaissent des dépôts de coquilles situés 1^o devant l'anse septentrionale, 2^o devant l'anse de l'Académie, 3^o le

long de la côte méridionale et 4^o près de la petite île de Bøgholm.

L'ouverture de l'anse septentrionale est masquée par un bouquet de *Scirpus lacuster* en deçà duquel la profondeur de l'anse ne dépasse guère 7—8^m. La ligne qui marque la limite de l'anse de l'Académie va des Bains de l'Académie (voir la carte du lac) à l'extrémité de la pointe qui fait partie de la forêt d'Egevang. En deçà de cette limite, le plancher de l'anse, dont la profondeur ne dépasse nulle part 4^m est une plaine qui se relève lentement vers la rive. En dehors de la limite en question, le plancher du lac descend assez rapidement à des profondeurs de 8 à 10^m environ.

Les zones végétales, qui n'ont du reste pas été explorées d'une manière suivie, sont relativement étroites eu égard à la profondeur peu considérable du lac et à l'inclinaison presque toujours peu rapide des pentes. Au delà de la zone du *Scirpus* et du *Phragmites* qui est surtout marquée sur les côtés est, sud et ouest du lac, se trouve une zone de *Myriophyllum*, et aux endroits qui sont à l'abri du vent on rencontre des quantités assez considérables de *Polygonum amphibium*; les *Potamogeton* sont plus faiblement représentés qu'il ne le sont ordinairement dans les lacs danois; *P. lucens* semble manquer tout à fait, et *P. perfoliatus* est apparemment peu commun.

Dans ses parties les plus profondes, le fond du lac est constitué essentiellement par une vase (gytje) brune avec abondance de débris végétaux terrestres. Dans l'anse septentrionale on trouve un limon fétide; mais la partie orientale de l'anse est sablonneuse, et le coin intérieur (nord) est occupé par un banc de sable. Le fond de l'anse de l'Académie renferme de grandes quantités de coquilles de mollusques entières ou en fragments qui donnent à la partie centrale du fond du lac une couleur grisâtre. Cette partie du fond consiste en une sorte de vase (gytje) calcaire; la partie littorale est très mélangée de sable.

Le lac de Sorö, aux profondeurs peu considérables, aux pentes douces, aux grandes étendues plates et peu profondes, aux eaux si peu vives qu'elles deviennent presque stagnantes pendant l'été, est un „lac de type tempéré (Forel)“ dont la température varie facilement avec celle de l'atmosphère. C'est ce qu'on a eu l'occasion de constater pendant l'hiver 1901—02 lorsqu'il a suffi d'une courte gelée au mois de décembre pour que le lac fût pris depuis le 14 jusqu'au 29 décembre; par le temps doux du mois de janvier la glace a complètement fondu; mais le 31 janvier le lac a été pris de nouveau. Le dégel définitif n'a eu lieu que le 20 mars. L'échauffement se produit très vite: les deux étés 1900 et 1901 ont eu chacun une période d'environ deux mois où la température de l'eau se maintenait constamment à 20—23° C. environ; l'été 1902 fut extrêmement froid et pluvieux, et la température de l'eau ne s'est élevée, pendant cette saison, qu'à 14—16° C. Quoique la thermocline ne soit pas connue, il est hors de doute que pendant les mois de mai—octobre les variations de température se font sentir jusque dans les plus grands fonds du lac; et tel doit être le cas au moins pour toute la région comprise entre les limites de l'anse de l'Académie.

Le lac de Sorö est particulièrement riche en plankton. Depuis la fin de mai jusqu'en décembre des phytoplanktons très considérables s'y succèdent; aux mois de mai—juin les *Dinobryum* prédominent; ils sont remplacés pendant les mois de juin—septembre par les *Ceratium hirundinella* qui sont suivis à leur tour par les *Melosira* (octobre—novembre) et les *Asterionella* (décembre). Toutes ces formes atteignent dans le lac de Sorö des maxima plus élevés que dans aucun lac à moi connu.

Les eaux du lac sont très troubles. Le plus souvent, et surtout pendant les mois de mai—octobre, elles sont de couleur vert jaunâtre. La plus grande profondeur où on ait

pu distinguer le filet a été de 5^m (24 mars 1902). Déjà au mois de mai la distance limite de visibilité était à 3^m environ de la surface, et en juin—juillet cette limite se trouvait comprise entre les profondeurs de 2^m et 1^{m,5}; elle s'y maintenait jusqu'au mois de décembre. L'opacité des eaux est due en partie aux énormes masses de plankton qu'elles contiennent, en partie à des poussières en suspension. Ces dernières sont surtout abondantes après les tempêtes; l'eau peut en être remplie jusqu'à en devenir tout à fait boueuse, particulièrement dans les parties plus basses du lac. — Étant donnés les bois qui bordent le lac, les grandes quantités de plankton qui s'y rencontrent et l'apport assez considérable d'eaux ménagères provenant des égouts de la ville de Sorö, les eaux du lac doivent être riches en matières organiques à l'état de dissolution.

FORMES DIVERSES DE THALLE DES *ÆGAGROPILA SAUTERI*.

Les *Ægagropila Sauteri* du lac de Sorö présentent au moins trois formes de thalle différentes. — M. F. BRAND m'a gracieusement fait savoir, après examen de matériaux provenant du lac de Sorö, que l'Algue en question rentre bien avec ses différentes formes de thalle dans l'espèce *Æ. Sauteri*; tout en se distinguant par quelques écarts peu importants de la forme propre au Zeller-See, habitat classique de cette espèce.

1. *Individus du feutre (Einzelpflanzen, Brand)*. Tout le plateau de l'anse de l'Académie dont il a été question plus haut et qui n'atteint nulle part une profondeur de plus de 4^m, est couvert, à 200^m environ de la rive, d'une épaisse couche de feutre composée d'individus libres appartenant à l'espèce *Æ. Sauteri*. Ces individus, de couleur vert foncé, ont la forme de pelotes irrégulières; la plupart n'ont qu'un diamètre de 15^{mm}; il y en a peu de plus de 2 à 3^{cm}. Chaque

individu pourra atteindre, sous l'influence de facteurs externes, chacune des autres formes de thalle de ce végétal.

Les individus du feutre présentent une structure rayonnante plus ou moins marquée. D'un centre commun rayonnent un nombre variable de branches filamenteuses ramifiées dont les ramuscules s'enchevêtrent les uns dans les autres; dans les cas où l'enchevêtrement est peu prononcé, l'individu prend un aspect touffu.

La croissance de cette plante est terminale. La multiplication a lieu par le dépérissement des ramifications centrales, plus anciennes; celles de la périphérie se détachent ainsi du centre commun, et ces parties libres deviennent de jeunes individus qui croissent, se ramifient et se multiplient à leur tour. Notre végétal a une tendance marquée à pousser des filaments végétatifs dans toutes les directions possibles. (voir, dans le mémoire de M. Brand, le chapitre intitulé: *Umkehr der Polarität*, p. 42).

Dans la localité en question, la plupart des filaments émis par un individu du feutre sont de nature purement végétative. Les filaments indifférents („*neutrale Sprosse*“, Brand), sont moins nombreux; ils sont d'autant plus fréquents que les individus se trouvent plus serrés; le plus souvent ils se présentent sous la forme de cirrhoïdes, à l'aide desquels les individus situés à quelque distance peuvent se rattacher les uns aux autres. Je n'ai jamais rencontré de filaments indifférents transformés en organes de multiplication „*stolonides*“ (Brand, p. 48).

Parmi les individus du feutre on trouve de nombreux paquets, plus ou moins grands, formés de plusieurs individus faiblement cohérents, ou bien de fragments de ces individus; ces paquets offrent toutefois une certaine résistance, si on entreprend d'en séparer les parties. Nous traiterons plus loin la question de leur formation.

Ce feutre composé d'innombrables individus revêt le fond

du lac d'une couche qui atteint par endroits une épaisseur de 0^m,75 environ. Du côté de la rive elle devient un peu plus mince, et son aspect n'est plus tout à fait le même. Cette couche de feutre que nous appellerons, dans ce qui suit, le feutre du fond ou simplement le feutre, ne s'élève jamais à la surface de l'eau, étant très chargée d'une poussière faite de particules limoneuses et de plankton mort qui s'est précipitée sur elle; en lavant le feutre on peut en séparer de grandes quantités de cette poussière. De plus, les individus du feutre sont reliés entre eux par *Fontinalis*, par *Hyphnum* et, d'après des renseignements que donne M. Brand, par une forme qui est proche parente de *Rhizoclonium profundum*.

La partie la plus profonde de l'anse (5^m) est exempte de feutre. Cependant on rencontre les individus isolés même dans les couches les plus profondes du lac proprement dit; ceux-ci diffèrent des autres dont nous avons déjà parlé, en ce que les branches rayonnantes sont absolument indépendantes entre elles en dehors du point central; par conséquent les individus ne se présentent pas ici sous la forme de pelotes compactes mais plutôt sous la forme de flocons aplatis dont le diamètre mesure de 2 à 3^{cm} environ.

2. *Forme de thalle adhérente* (Cet état correspond aux „*Rasen*“ et aux „*Polstren*“ de M. Brand). Il paraît que tout objet d'une certaine grandeur (moule, pierre, pieu, branche, etc.) qui se trouve plongé dans le feutre ne tardera pas à se revêtir d'une couche de ces Algues. Celles-ci, qui nageaient naguère dans l'eau, viennent se fixer sur un objet de ce genre; elles s'y développent et finissent par le recouvrir entièrement. Quant aux modifications que devra subir un individu du feutre pour arriver à l'état adhérent, nous renvoyons le lecteur au mémoire précité de M. Brand, p. 55—56.

3. *Forme de thalle globuleuse*. a. *Boules reposant sur le fond du lac*. Dans la partie intérieure de l'anse (1^m,5—1^m de fond) on ne trouve plus le feutre que nous venons de décrire;

ici le fond est couvert d'*Æ. Sauteri* à l'état globuleux. Du bord de la barque on voit, surtout par un beau jour de printemps, des masses innombrables de boules qui reposent sur le sable blanc du fond. On ne saurait indiquer une taille de boule particulièrement fréquente; notons cependant que les boules ayant un diamètre de moins de 2^{cm} environ sont rares; celles de plus de 6^{cm} le sont également, ce qui n'empêche pas qu'on ne rencontre parfois des boules appartenant à la première catégorie en quantité assez considérable, et d'autre part on a trouvé des spécimens allant jusqu'à 12^{cm} de diamètre.

Pour plus ample information sur la structure des boules, je me permettrai de renvoyer le lecteur aux descriptions données par MM. LORENZ et BRAND; je me bornerai à relever ici les faits suivants qui me paraissent particulièrement remarquables.

La surface des boules, d'aspect velouté, de couleur verte plus ou moins foncée, est entièrement unie et dépourvue de ces touffes qu'on trouve, comme nous venons de le dire, dans les individus du feutre. A la loupe, on découvre que plusieurs des articles terminaux du filament sont morts. Si on coupe par le milieu une telle boule, on verra qu'elle consiste en un feutrage serré qui devient surtout épais vers la périphérie; la partie centrale est d'une contexture plus lâche; les plus grandes boules présentent une cavité centrale plus ou moins grande qui est quelquefois nettement distincte des parois compactes qui l'entourent. On observera en outre que la structure du thalle a un caractère décidément rayonnant et que dans les boules ayant atteint une certaine taille on voit un nombre plus ou moins grand de zones concentriques de nuances alternantes, claires ou foncées. Au printemps, la zone extérieure est foncée, vers l'automne elle est d'une teinte plus claire. Nous reviendrons plus tard sur ce fait. Les boules sont toujours chargées de grandes quantités de matériaux

sédimentaires qu'on peut ôter à l'aide de lavages et où se trouvent souvent un grand nombre de Diatomées abyssales. Dans les boules qui ont longtemps reposé sur un même côté, ce côté inférieur est richement incrusté de gravier; l'hémisphère supérieure de ces boules est au contraire d'une nuance plus verte que d'ordinaire, et le nombre des articles terminaux éteints est relativement petit.

Parmi les boules de forme régulièrement sphérique on rencontre par ci par là de faibles quantités de feutrages façonnés en „boudins“ ou en „tablettes“.

Forme de thalle globuleuse. b. Boules flottantes. Comme il a été dit plus haut, les boules remontent du fond aux mois d'avril—mai; on les trouve alors flottantes en très grand nombre à la surface de l'eau. A ce moment de l'année elles forment une zone large souvent d'un mètre le long de la rive orientale du lac, tandis qu'elles sont rares sur les autres rives; bien souvent elles se réunissent en îles flottantes que le vent emporte au large.

Par les jours de calme, à ciel découvert, on voit des boules en suspension dans l'eau à mi-hauteur entre le fond et la surface, et en y regardant de bien près on observera que les boules qui reposent apparemment sur le fond du lac se trouvent en réalité en suspension un peu au-dessus de celui-ci. La même observation a déjà été faite par M. Lorenz (Brand, p. 32). La seule différence qu'on ait pu démontrer entre les boules reposant sur le fond et les boules en suspension consiste en ce que les cavités de celles-ci renferment de grandes quantités de gaz, tandis qu'il n'y en a que peu dans les boules du fond.

4. *Amas de feutre.* On pourrait peut-être regarder comme un quatrième état des *Æ. Sauteri* les amas de feutre qui couvrent, surtout au mois de juin, certaines parties de la rive. Le feutre de ces amas se compose en partie, à la différence

de celui qu'on trouve au fond du lac, de petits flocons irréguliers qui sont souvent exempts de structure rayonnante. Nous discuterons plus tard l'origine de ces amas de feutre.

ORIGINE ET DÉPENDANCE MUTUELLE DES DIFFÉRENTES FORMES DE THALLE DES *ÆGAGROPILA SAUTERI*.

Comment se fait-il que les *Æ. Sauteri* du lac de Sorö présentent des formes de thalle aussi différentes entre elles que le sont en effet le feutre du fond, les diverses formes adhérentes, les boules (reposant sur le fond ou flottantes) et les amas de feutre? Nous allons tâcher de répondre à cette question en laissant toutefois de côté les formes adhérentes, d'abord parce qu'elles n'ont qu'une importance assez secondaire dans le lac en question, et aussi parce que M. BRAND en a déjà expliqué l'origine.

Quiconque fera des *Æ. Sauteri* du lac de Sorö l'objet d'une étude attentive sera tout d'abord frappé par ce fait que les différentes formes de thalle de cette Algue se rattachent chacune à sa localité déterminée et que ces localités sont de nature différente.

Le *feutre* du fond est une forme propre au grand plateau de l'anse de l'Académie. Le lac n'a ici que de 4^m à 1^m,5 de profondeur. Le fond est constitué par une vase (*gytje*) calcaire mélangée de sable et de consistance molle. L'agitation des vagues se fait sentir jusqu'au fond; mais, abstraction faite de l'effet produit par une tempête, il y a tout lieu de croire que cette action est assez faible. Cette partie du fond n'est éclairée que par une lumière très atténuée.

Des *boules reposant sur le fond* forment autour du feutre une bordure qui le sépare de la terre ferme. Il n'y a que bien peu de feutre dans cette bordure, et d'autre part les boules contenues dans le feutre sont extrêmement rares. La bordure des boules se trouve par 1,5—1^m. Le fond, qui est ici plus sablonneux, est aussi de consistance plus dure.

L'action des vagues est très forte; par les beaux jours de printemps on peut voir qu'il suffit d'une brise même assez faible pour que les boules soient continuellement roulées sur le fond du lac. Dans cette région peu profonde la lumière arrive très intense jusqu'au fond du lac.

Ces deux formes de thalle des *Æ. Sauteri* et leur situation respective dans le lac semblent rester les mêmes pendant toute l'année; du moins j'ai pu constater pendant tous mes jours d'observation, qui tombaient dans l'espace compris entre mars et décembre, que les formes en question gardaient leurs domaines respectifs. La quantité du feutre ne semblait pas varier. Quant au nombre des boules, j'ai cru, d'après des observations incomplètes faites en 1901, qu'il diminuait au cours de l'été; et il est bien possible que tel soit le cas; pourtant je ferai remarquer qu'il résulte d'une exploration plus suivie, effectuée en 1902, qu'on rencontre dans le lac de Sorö pendant tous les mois de l'année d'énormes quantités de boules. Aux mois de mars—avril elles pouvaient être observées directement; pendant le reste de l'année on en recueillait de très grandes quantités à l'aide d'une drague.

Au-dessus de la zone occupée par les boules reposant sur le fond, on trouve aux mois d'avril—mai des *boules flottantes*. Aux mois de mai—juin les *amas de feutre* atteignent leur hauteur maximum.

L'apparition de ces deux derniers états de l'Algue en question, et surtout celle des boules flottantes, est étroitement liée à la saison printanière; on les rencontre rarement en dehors de cette époque de l'année. Il faut en conclure que l'état de boules en suspension et flottantes est le résultat de facteurs externes qui dépendent de certaines conditions climatiques annuelles. Le cas est tout autre pour les deux premiers „états“, celui du feutre et celui des boules reposant sur le fond, qui se maintiennent, en règle générale, toute l'année durant, chacun dans sa zone nettement délimitée. En ce qui

concerne ces deux premières formes de thalle, nous ferons observer que le feutre habite toujours une région où le fond est mou, l'action des vagues faible et la lumière très adoucie, tandis que le fond est dur, l'action des vagues forte et la lumière plus intense partout où se rencontrent les boules.

Nous allons suivre maintenant les individus du feutre, c'est-à-dire la forme primaire des *Æ. Sauteri* dans ses états successifs de boules reposant sur le fond, de boules flottantes et de fragments brisés dont se composent les amas de feutre de la rive.

1. *Boules reposant sur le fond.* Comme nous l'avons noté plus haut on trouve dans la région du feutre, outre l'immense nombre d'individus primaires (*Einzelpflanzen*, Brand) de structure rayonnante plus ou moins marquée, des paquets tout à fait irréguliers constitués par plusieurs individus dont les extrémités se trouvent entrelacées ou bien par des fragments de ces individus. Les individus primaires doivent leur origine à la division d'un seul individu en plusieurs qui ont continué à croître après leur séparation; les autres sont de formation différente.

Nous pouvons regarder comme tout à fait certain qu'abstraction faite des périodes où le lac est pris par la glace ce n'est que pendant l'absence totale des vents ou par une brise très faible que règne un calme absolu au fond de l'anse de l'Académie, profonde seulement de 3 à 4^m environ. Les vents d'ouest surtout pourront facilement produire dans les couches supérieures un mouvement ondulatoire, qui aura pour effet l'enchevêtrement des individus du feutre et des fragments d'individus, et grâce aux cirrhoïdes (Brand, p. 46) les parties enchevêtrées seront encore plus fortement reliées les unes aux autres et finiront par former des paquets irréguliers. Au cours d'une exploration faite aux mois de juillet—août il fut constaté que ces paquets étaient surtout fréquents dans les régions périphériques du feutre voisines de la zone des boules.

En ces endroits le fond était plus ferme et l'action des vagues se faisait mieux sentir (par 2^m de fond).

Une fois arrivées sur le fond de sable, les individus du feutre et les paquets seront roulés par les vagues et façonnés en boules; les premiers deviendront des boules toutes petites (1^{cm} environ), tandis que les globes formés par les autres seront considérablement plus grands: leur taille correspondra, cela va sans dire à celle des paquets qui les constituent.

a. Boules constituées par un seul individu. Dans la région limite entre le feutre et la bordure de boules, là où le fond devient plus sablonneux et où l'action des vagues se fait mieux sentir, on rencontre des formes intermédiaires qu'on pourrait rapporter aux individus du feutre presque aussi bien qu'aux formes globuleuses. Ces états intermédiaires, représentés par des pelotes dont le diamètre ne dépasse pas 1—2^{cm}, nous font voir comment s'opère la transformation en boules des individus du feutre. Pendant le roulement presque ininterrompu sur le sable, toutes les parties peu solidement jointes, des individus se détachent d'abord pour ne laisser subsister que la partie centrale plus résistante; les individus qui représentent cette phase de formation ont gardé intacts la plupart des articles terminaux de leurs filaments; il ne diffèrent des individus du feutre que par la texture plus serrée des filaments. Le roulement se continuant, la surface de la pelote s'usera par le frottement; les articles terminaux des filaments en seront endommagés; ils apparaîtront sur le fond vert foncé comme des poils courts, de même longueur et de couleur argentée.

La pelote aura maintenant pris la forme régulière d'une sphère, et son intérieur présentera les caractères propres aux formes de thalle globuleuses: Pendant le roulement incessant, les chances de développement sont égales à tous les points de la surface de la boule; par conséquent la structure rayon-

nante sera devenue de plus en plus accentuée. Ajoutons qu'à mesure que se détruisent les articles terminaux des filaments, il naîtra, derrière la partie morte, des ramuscules latéraux qui seront bientôt usés à leur tour et donneront lieu à la formation de nouvelles pousses latérales. La ramification deviendra ainsi extrêmement serrée et la distance angulaire des rameaux sera très petite. La texture de la boule en deviendra de plus en plus compacte.

On remarquera en outre dans les boules plus âgées qu'en même temps que la texture des parties périphériques devient de plus en plus serrée, celle de la région centrale est toujours plus lâche et discontinue, et on observera qu'elle est déchirée par des fentes rayonnantes qui ont leur plus grande ouverture du côté du centre et se rétrécissent à mesure qu'elles approchent de la périphérie. Cet état de choses s'explique si nous admettons que les boules ont en dehors de leur croissance rayonnante une autre qui s'opère dans la direction tangentielle, la couche extérieure produisant sans cesse de nouveaux rameaux qui viennent s'introduire parmi les anciens. Cette croissance tangentielle de la boule aura pour effet le déplacement vers le dehors des parties intérieures dont les particules seront éloignées les unes des autres suivant la direction de la tangente¹.

Il résulte en outre des faits ci-dessus exposés que la cavité plus ou moins nettement délimitée qu'on trouve dans les boules d'au moins 5^{cm} de diamètre, ne s'est pas produite, comme le supposait M. Brand, uniquement par suite de la destruction des parties centrales, qui sont les plus anciennes du thalle; son existence est due en partie à la croissance tangentielle des filaments. Une circonstance qui me semble témoigner en faveur de cette manière de comprendre la formation d'une cavité à l'intérieur des boules, c'est l'aspect

¹ Je suis très reconnaissant à M. KOLDERUP ROSENINGE d'avoir attiré mon attention sur ce fait qui sans cela m'aurait échappé.

de leur surface intérieure, que je n'ai jamais trouvée en souffrance et moins encore en état de décomposition. Les filaments des parties centrales, surtout ceux des grandes boules, ont souvent une teinte très foncée, quelquefois ils l'ont presque noire, mais ils ne semblent pas du tout être en voie de s'éteindre.

Il faut croire que les boules ont une croissance très lente, mais les observations directes font encore défaut sur ce point. Nous nous bornerons à noter que la végétation est périodique et que pendant des mois entiers de l'année elle semble tout à fait arrêtée. Dans les boules recueillies au mois de mars les parois des cellules superficielles sont très épaisses; le contenu de ces cellules, qui est de couleur foncée, a une surface trouble; en septembre le contenu cellulaire est plus limpide, de couleur moins foncée; la forme des cellules est plus allongée et les parois sont plus minces. Si on coupe en deux une telle boule, on trouve sous la couche sphérique claire une autre de nuance plus foncée qui représente selon toute apparence la couche extérieure du mois de mars. Dans les boules d'environ 5^{cm} on trouve de 5 à 6 couches de nuances alternantes, claires et foncées, et comme les couches claires présentent toujours des cellules allongées et étroites, tandis que les couches foncées les ont courtes et à parois épaisses, il est probable que nous avons affaire ici à des couches annuelles. — M. LAGERHEIM avait déjà émis cette hypothèse (2, p. 91). — On ne saurait pourtant conclure directement du nombre de ces couches à l'âge des boules, et cela tout d'abord pour cette raison que les couches centrales disparaissent à mesure que la cavité s'élargit; les grandes boules surtout sont certainement plus âgées que ne l'indique le nombre des couches. Dans les très grandes boules à cavité bien marquée, la portion filamenteuse, relativement mince, ne présente dans la majorité des cas qu'un petit nombre de couches annuelles. — M. BRAND de son côté (1, p. 41) a égale-

ment été amené à conclure que la croissance des *Ægagropila* du genre *Cladophora* est excessivement lente; il cite l'exemple de ses plantes d'expérience appartenant aux espèces *Cl. profunda* et *Cl. Martensii* qui n'avaient produit, par croissance terminale, pendant tout l'été, que 6 cellules au plus, tandis que d'autres espèces de *Cladophora* comprises dans le groupe des *Eucladophora* produisaient en moyenne une cellule par jour.

Boules composées de plusieurs individus. Dans la région limite du feutre, immédiatement en deçà de la bordure de boules, on trouve outre les formes de thalle qui représentent un seul individu (individu du feutre ou individu globuleux) un certain nombre de paquets formés de 10 à 30 individus assez superficiellement enchevêtrés les uns dans les autres. La surface de ces paquets est touffue; ils renferment autant de centres que d'individus; aucune trace ici de structure rayonnante s'étendant au paquet entier. On s'attendrait à ce qu'une exploration de cette région limite fournit toutes les formes intermédiaires possibles entre ces paquets, dont les parties constitutives ne sont que légèrement enchevêtrées, et les boules à structure rayonnante. Cependant je n'ai rien trouvé de tel. J'ai bien pu trouver des paquets assez compactes et à surface plus ou moins unie qui contenaient plusieurs centres; mais je n'ai jamais rencontré de boules régulières à plus d'un centre. Néanmoins j'ai eu, déjà à un moment peu avancé de mes recherches, cette idée que les boules du lac de Sorö n'étaient souvent que des états plus développés de ces paquets d'Algues composés de plusieurs individus. Comme je désirais entendre un algologue se prononcer sur ce point, j'ai prié M. KOLDERUP ROSENINGE de m'accompagner dans une excursion. Et tout au contraire de ce que j'avais supposé, M. Roseninge a soutenu que les boules étaient constituées dans la plupart des cas d'un seul individu qui n'avait atteint sa taille souvent considérable qu'après un grand nombre d'années de croissance. M. Rosen-

vinge a fait valoir à l'appui de son opinion que dans le cas où les boules se seraient formées de plusieurs individus enchevêtrés, on devrait s'attendre à trouver des boules régulières à plusieurs centres et dont l'ensemble ne présenterait pas une structure rayonnante. Tout en convenant du bien fondé de cette objection, je ne trouve pas qu'elle infirme mon hypothèse; j'explique pour ma part le nombre peu considérable des formes intermédiaires par le raisonnement suivant:

Les paquets d'individus enchevêtrés dont on a surtout constaté la présence dans cette région limite qui marque la transition entre le fond mou et le fond plus dur et sablonneux, subissent un frottement assez rude lorsqu'ils sont roulés sur les sables du fond par l'action vigoureuse des vagues. Par suite de ce traitement, les ramifications libres des individus périphériques se brisent et se détachent, celles-là restant seules intactes qui ont été enlacées par les individus voisins. Les individus déchirés seront usés jusqu'à leurs centres respectifs, et de la disparition de ces centres périphériques résultera une disposition rayonnante de la région extérieure du paquet. Je suppose que cette transformation des paquets en boules régulières s'opère très vite et je pense que la courte durée des états intermédiaires suffit pour expliquer leur rareté.

D'après la connaissance de la structure des *Ægagropila* que nous devons aux recherches de M. BRAND, il me paraît incroyable que les nombreux paquets d'individus enchevêtrés que ballottent les vagues sur le fond sablonneux soient tous déchirés, par ce mouvement, en individus isolés, et je trouve tout aussi invraisemblable que les individus du feutre qui se trouvent là côte à côte en nombre assez grand pour former toute une couche continue, ne soient jamais enchevêtrés les uns dans les autres. D'autre part je ne me figure pas comment leur enchevêtrement pourrait arrêter toute croissance. Mais si nous supposons qu'une croissance a lieu après

l'enchevêtrement des individus, il nous faut croire aussi qu'elle finit par produire, concurremment avec le ballotement des vagues, des boules régulières comme celles qui ont été décrites plus haut.

Je regrette de ne pas pouvoir fournir de preuve exacte qu'il en soit ainsi; des recherches ultérieures devront trancher la question. Si je maintiens mon hypothèse jusqu'à nouvel ordre, c'est aussi parce que, indépendamment de moi, M. BRAND est arrivé au même résultat. Dans son mémoire souvent cité, M. Brand était d'avis, comme l'est encore M. ROSENVINGE, que les boules devaient le plus souvent leur origine à un seul individu du feutre; cependant il dit (1, p. 54) que les boules peuvent être de double nature „*radiäre oder unregelmässig verfilzt*“. Celles de la première catégorie sont constituées par un seul individu, tandis que les autres „*sind ihrem Wesen nach nur eine abgerundete Watte*“. Plus loin ces boules sont définies comme étant des „*gerollte Ballen*“ c'est-à-dire des masses de feutre enroulées dont les parties périphériques prendraient une disposition rayonnante; nous nous trouverions donc en présence de „*intermediäre Aggregaten, deren Kern unregelmässig verfilzt, deren Peripherie aber mehr oder weniger strahlig gebaut ist*“.

Après avoir reçu l'ouvrage de M. BRAND, je lui ai fait savoir que moi aussi j'avais entrepris une étude des *Ægagropila*, et plus tard je lui ai envoyé sur sa demande des matériaux recueillis dans le lac de Sorö. J'ai donc été très content d'apprendre par une lettre que M. Brand m'a envoyée ensuite que, selon lui, la formation de boules contenant un nombre plus ou moins grand d'individus enchevêtrés, était évidemment un phénomène assez fréquent dans le lac de Sorö. Dans les matériaux qui lui avaient été envoyés, M. Brand a pu constater la présence de paquets d'*Ægagropila* ayant renfermé originairement plusieurs centres; M. Brand a en outre cru pouvoir suivre le développement de paquets irréguliers en

formes de plus en plus arrondies et qui prenaient en grandissant une structure toujours plus régulière et rayonnante. Pour ma part, c'est justement parce que je n'ai pas pu reconnaître l'existence d'un nombre suffisant de telles formes intermédiaires que je n'ose affirmer encore que les boules puissent être formées de paquets enchevêtrés; je me borne à regarder ce mode de formation comme très vraisemblable.

Si nous tâchons donc de répondre à cette question de l'origine de la forme de thalle globuleuse telle que nous la rencontrons chez les *Æ. Sauteri* du lac de Sorö, nous savons d'abord à n'en pas douter qu'un grand nombre de boules sont constituées chacune par un seul individu; en outre, d'après l'opinion adoptée par M. Brand et par l'auteur de la présente étude, pas mal de boules auraient été originaires des paquets de feutre renfermant un nombre variable d'individus et qui auraient subi dans la suite le traitement dont il a été question plus haut.

M. ROSENGE de son côté ne pense pas avoir vu jusqu'ici de preuves suffisantes de cette dernière origine des boules. Moi-même j'aurais voulu observer un plus grand nombre de formes intermédiaires entre les états de paquet et de boule afin d'être absolument sûr de mon fait.

La question de savoir si les boules tirent toutes leur origine d'un seul individu ou bien si elles peuvent en contenir plusieurs, me semble d'importance secondaire. L'individu roulé sur les sables du fond pourra toujours perdre quelques-unes de ses ramifications; et il pourra ensuite les reprendre ou bien en attraper d'autres, originaires celles-là d'autres individus.

Au fond, j'incline à croire que dans le lac de Sorö les boules renferment presque toujours des ramifications ayant appartenu à plusieurs individus différents qui se sont enlacés pendant qu'ils se trouvaient ballottés par les vagues et que les formes globuleuses représentent, dans la plupart des cas, un état

modifié de quelque paquet d'*Ægagropila* dont les ramifications ne sont pas toutes originaires d'un seul et même individu.

Après avoir expliqué de mon mieux la formation des boules d'*Æ. Sauteri* du lac de Sorö il me reste à dire quelques mots sur la manière dont il faut comprendre cette forme de thalle spéciale de l'Algue en question.

Selon moi, les boules qui ne comprenaient à l'origine qu'un seul individu doivent être regardées à un moment plus avancé de leur développement comme étant essentiellement des colonies. Par suite de la croissance du végétal et de la destruction successive des ramifications les plus anciennes, l'individu mère s'est peu à peu divisé en plusieurs individus filles qui, sans être en communication directe les uns avec les autres, se trouvent enchevêtrés entre eux et qui, tout en constituant un ensemble de structure particulière et bien délimitée, se divisent ultérieurement, ce qui augmente encore le nombre des individus. Tous ces individus ont donc une origine commune; ils sont assujettis à certaines lois qui déterminent la croissance et le mode de vie de toute la colonie et auxquelles doivent se conformer les besoins de chaque individu particulier. C'est ainsi qu'il faut expliquer ce fait que l'accroissement annuel est à peu près le même pour tous les individus, comme l'indiquent les couches concentriques, les facteurs qui entravent la croissance et ceux qui la favorisent les influençant tous à peu près simultanément et avec une intensité à peu près égale. Une fois que sa surface est devenue unie et arrondie en sphère, la boule représente une petite société à part où de nouveaux individus ne peuvent être admis. C'est ce qui me décide à désigner sous le nom de *colonies* les boules qui doivent leur origine à un seul individu. Les boules au contraire qui sont faites originellement de plusieurs individus mais qui ne sont reliées entre elles par aucun rapport de parenté, pourront difficilement être considérées comme telles; je les appellerais plutôt des *agrégats*. Je regarde comme vrai-

semblable qu'en vertu des lois qui règlent la croissance de l'Algue en question et de celles qui président à la formation globuleuse, ces agrégats peuvent devenir des boules parfaitement semblables aux boules constituées par un seul individu. Pratiquement parlant, la distinction entre boules colonies et boules agrégats est donc de peu d'importance, mais je crois utile de la maintenir en théorie.

M. BRAND a donné (1, p. 54) de la forme globuleuse une autre définition que l'auteur de la présente étude; il regarde comme agrégats toutes les formes secondaires des *Ægagropila* du genre *Cladophora* et dit en termes exprès qu'ils se produisent „durch das Absterben der ältesten Zellen aus der bisherigen Einzelpflanze“. Selon cet auteur les boules nées d'un seul individu doivent donc également être regardées comme des agrégats. N'étant pas botaniste je n'ose trancher la question de savoir si M. Brand a raison de critiquer sévèrement le terme de *cœnobium* employé par M. KJELLMAN, mais je regarde comme peu adéquat le nom d'agrégat du moment qu'il s'agit de désigner les diverses formes de thalle produites par la division d'un seul et même individu, et dont la caractéristique est justement, outre leur origine commune, de former un ensemble isolé, une société à part dont les individus sont assujettis à certaines lois générales et répondent de même aux influences du dehors.

2. *Boules flottantes ou en suspension dans l'eau.* En ouvrant dans l'eau les boules qui s'y trouvent en suspension ou qui flottent à la surface, on découvre qu'elles renferment quelque gaz dans leurs cavités. On en trouve bien aussi dans les boules qui reposent sur le fond du lac mais seulement en quantité suffisante pour former quelques petites perles; d'ailleurs, ces boules sont remplies d'eau, cela va sans dire. Si on déchire au contraire une boule flottante il s'en échappera des quantités d'air assez considérables pour former deux ou trois bulles de la taille d'une noix ou plus grandes

encore. Il n'y a donc pas de doute: c'est grâce au gaz contenu dans leur intérieur que les boules montent et se maintiennent à l'état flottant; reste à savoir quel est le gaz renfermé et quelle est sa provenance.

Au mois de mai 1902, j'ai recueilli quelques boules flottantes et je les ai mises dans un aquarium qui occupait une place bien ensoleillée dans ma chambre. Après quelques jours les boules étaient descendues jusqu'au fond de l'aquarium. Le jour d'après elles sont presque toutes remontées peu à peu à la surface de l'eau. Les observations faites pendant les jours suivants, qui étaient tous de beaux jours de soleil, ont donné les résultats que voici: De 9 à 10^h du matin les boules se trouvaient toutes au fond de l'aquarium; à 9^h^{1/2} les rayons du soleil atteignaient l'aquarium, et pendant les heures comprises entre 10 et 4^h les boules remontaient; à 5^h les derniers rayons du soleil quittaient l'aquarium, et avant 10^h du soir une partie des boules étaient redescendues. Après cela, le ciel est resté couvert pendant quelques jours et toutes les boules sont demeurées au fond de l'aquarium. Le soleil, ayant reparu une après-midi, trois boules sont remontées au bout d'une heure, et pendant les beaux jours qui suivirent la plupart des boules sont revenues à la surface.

Peu de temps après le moment où les premiers rayons du soleil frappaient l'aquarium, la surface des boules se couvrait de bulles d'air provenant de l'intérieur de la boule et dont quelques-unes restaient attachées aux articles terminaux des ramuscules superficiels, tandis que d'autres montaient dans l'eau; le matin la surface des boules était à peu près exempte de ces bulles, et on n'en voyait que peu par un temps couvert. Lorsque l'aquarium se trouvait dans l'obscurité complète, les boules restaient sur le fond, et la formation de bulles d'air n'avait pas lieu.

La montée des boules se produisait en général par reprises; le plus souvent elles restaient pendant quelques minutes en

suspension au-dessus du fond, puis elles montaient par bonds de 2—3^{cm} environ, jusqu'à ce qu'elles eussent atteint la surface de l'eau. Si on obscurcissait tout à coup à l'aide d'un carton un aquarium dont les boules se trouvaient en suspension dans l'eau sans être encore arrivées à la surface, les boules ne montaient plus; elles demeuraient pendant quelque temps à la hauteur qu'elles avaient déjà atteinte, puis elles descendaient vers le fond.

Des expériences ci-dessus rapportées, il résulte que la force ascensionnelle des boules dépend d'une manière directe de l'intensité de la lumière, ce qui revient à dire probablement: de l'intensité de l'assimilation d'acide carbonique. Nous en pouvons conclure que le gaz auquel nous avons ici affaire se compose essentiellement d'oxygène. J'ai tâché d'obtenir une analyse du gaz contenu dans les boules; malheureusement je n'y ai pas réussi. D'ailleurs M. Brand avait supposé *a priori* que le gaz en question était de l'oxygène (*„Assimilations Sauerstoff“*; voir 1, p. 52).

Si nous voyons donc que les boules reposant sur le fond demeurent immobiles par un temps couvert et montent seulement après avoir été exposées pendant quelque temps aux rayons du soleil, nous nous expliquons ce phénomène de la manière suivante: L'assimilation d'acide carbonique ne cesse pas de se produire par une lumière diffuse et peu intense; elle est seulement peu active et vu l'obscurité qui règne nécessairement dans les boules à quelques millimètres déjà de leur surface, les cellules superficielles participent seules au travail d'assimilation. De là les quelques bulles d'air qui naissent à la surface de la boule et qui ne suffisent pas pour la faire monter. Il en sera autrement par un beau jour de soleil. Les cellules même plus centrales seront alors mises en activité, et comme la couche filamenteuse de la boule est de texture plus serrée vers le dehors et que les mailles formées par les filaments s'élargissent à mesure qu'on approche du centre

(voir plus haut), l'oxygène dégagé par ces cellules plus centrales s'échappera plus facilement vers le dedans que vers le dehors. La question de savoir si l'oxygène s'échappera dans une direction centrifuge ou centripète dépend donc en première instance de la situation de la cellule et de ses rapports avec les cellules voisines ainsi que de l'intensité de l'assimilation. Les bulles d'air échappées au dehors montent peu à peu et finissent par éclater à la surface de l'eau; celles qui s'échappent au dedans sont obligées de rester dans les cavités intérieures de la boule où elles se réunissent en une grande masse de gaz. Le moment venu où les gaz renfermés auront rendu la boule plus légère que le volume d'eau qu'elle déplace, elle montera vers la surface. Il va sans dire que la couche filamenteuse n'est pas absolument imperméable aux gaz enfermés; il faut croire qu'une certaine quantité de ces gaz finira toujours par s'échapper à travers les parties plus minces ou déchirées de cette couche. Et lorsqu'il arrive par exemple, par un jour couvert, un moment où l'oxygène mis en liberté ne s'échappe plus vers le centre, tandis que la quantité d'oxygène contenue dans la boule diminue toujours, la boule redescendra nécessairement vers le fond.

J'ai observé que les boules contenues dans des aquariums redescendent chaque nuit, même après les plus beaux jours, et que par un temps couvert on les trouve toujours reposant sur le fond. Je n'oserais affirmer que les montées et les descentes des boules se produisent avec autant de régularité dans la nature. Ce n'est que par les beaux matins de printemps que j'ai remarqué, en me penchant sur le bord de la barque, un assez grand nombre de boules qui se trouvaient en suspension dans les couches d'eau intermédiaires; j'en ai vu alors qui montaient jusqu'à la surface du lac. Au mois de juin 1902, lorsque mes recherches de laboratoire étaient terminées et que je croyais comprendre le phénomène dans son ensemble, j'ai voulu juger sur les lieux mêmes du nombre des boules

flottantes pour savoir s'il était plus grand à midi qu'aux premières heures de la journée; mais la date était trop avancée; les boules avaient déjà complètement disparu de la surface de l'eau. On a constaté que même après une série ininterrompue de jours couverts il y a toujours, au mois d'avril—mai un grand nombre de boules flottantes dans le lac de Sorö. Ce fait est dû peut-être à la circonstance que dans leur milieu naturel les boules produisent et gardent un excédent d'oxygène assez considérable pour les maintenir flottantes même pendant les périodes où l'assimilation se trouve modérée; mais il est bien possible que l'explication de ce phénomène doive être cherchée ailleurs.

Parmi les boules flottantes il y en a beaucoup qui sont très spongieuses et qui semblent sur le point de tomber en putréfaction. Il faut donc compter avec la possibilité d'une analyse constatant que le gaz contenu dans ces boules consiste non pas en oxygène mais plutôt en un gaz dégagé par les matières décomposées. Nous laisserons aux recherches ultérieures de fournir la réponse à cette question.

M. BRAND est d'avis que toutes les boules parvenues à la surface de l'eau sont vouées à la mort, les cellules étant nécessairement détruites par la lumière plus intense du soleil, qui a pour effet la décomposition de la boule. Je partage à peu près l'opinion de M. Brand; pourtant je suppose que le moment où les boules restent stationnaires à la surface de l'eau est précédé d'une période pendant laquelle la plupart des boules accomplissent par les beaux jours de printemps leurs montées diurnes suivies régulièrement de descentes pendant la nuit.

Je crois avoir maintenant expliqué les montées et les descentes des boules; reste à savoir pourquoi elles n'ont lieu que pendant deux mois déterminés de l'année. De tous les phénomènes mystérieux qui se rattachent à la question des *Æ. Sauteri* celui-ci m'a toujours paru le plus énigmatique. C'est

en m'efforçant de l'expliquer que j'avais d'abord été conduit à m'occuper des *Ægagropiles*, et pourtant la solution de ce problème est celle que j'ai trouvée la dernière.

En tenant compte des renseignements contenus dans ce qui précède nous pouvons maintenant formuler la question d'une manière un peu précise : pourquoi l'assimilation d'acide carbonique se produit-elle aux seuls mois d'avril—mai avec une intensité suffisante pour faire monter les boules à la surface de l'eau?

Sans prétendre donner à ce problème une réponse de tout point satisfaisante, je voudrais attirer l'attention sur un fait qui est, selon moi, la cause du phénomène en question.

Il a été dit dans l'introduction à la présente étude que dans le lac de Sorö la limite de la visibilité distincte atteint sa profondeur maximum (5^m environ) immédiatement après le dégel et qu'elle remonte ensuite pour se trouver depuis juin jusqu'en décembre à 1^m seulement au-dessous de la surface de l'eau. Son déplacement vers le haut est dû en partie à des masses énormes de plankton et en partie aux grandes quantités de détritits remuées par l'action des vagues dans les eaux peu profondes du lac. Or, comme il a été constaté par les expériences effectuées dans les aquariums que la force ascensionnelle des boules dépend de l'intensité de l'assimilation d'acide carbonique et, en outre, que cette assimilation est d'autant plus active que la lumière est plus forte, et enfin, comme il ressort des observations faites dans le lac de Sorö que justement pendant les deux mois où nous trouvons des boules flottantes, les rayons du soleil pénètrent plus profondément qu'aux autres époques de l'année, — je suppose que c'est grâce à la faible quantité de plankton et de détritits en suspension et par suite à la transparence plus grande qu'il se produit aux mois d'avril—mai une assimilation d'acide carbonique assez vive pour faire monter les boules. Réciproquement c'est la richesse en plankton et en détritits

qui rend les eaux moins transparentes dès la fin de mai et qui empêche par conséquent les boules de monter.

Les montées et descentes périodiques des boules d'*Æ. Sauteri* dépendent en dernière instance de la richesse en plankton et en détritiques des eaux ambiantes.

On ne connaît pas l'intensité de lumière qui représente l'optimum d'assimilation des *Æ. Sauteri*. Les résultats obtenus par des expériences de laboratoire, font supposer à M. Brand qu'ils ne demandent que peu de lumière, toute lumière forte faisant périr les cellules. La circonstance que les *Æ. Sauteri* se trouvent toujours à une profondeur de 4 à 10^m vient confirmer cette supposition. Dans le cas où elle serait juste, la zone littorale la plus rapprochée de la côte, où les eaux sont très basses et où règne par conséquent une lumière très forte, est en général peu faite pour servir d'habitat à l'Algue qui nous intéresse. Il en est autrement dans le lac de Sorö où d'énormes masses de plankton tamisent pendant la plus grande partie de l'année la lumière qui traverse l'eau. Ici la zone littorale présente des conditions de milieu assez favorables à la végétation des *Æ. Sauteri*; il n'y a que les mois d'avril—mai où la lumière soit trop forte; l'assimilation se produit pendant ces deux mois de printemps avec une intensité telle que les boules montent à la surface des eaux pour y périr en grand nombre. Leur apparition régulière à la surface de l'eau pendant les mois d'avril—mai, est donc selon moi un phénomène plutôt pathologique.

3. *Amas de feutre.* Les amas de feutre sont constitués, comme il a été dit plus haut, essentiellement par des fragments de boules déchirées, par de petites ramifications qui ne sont pas toujours de structure rayonnante, et dont les distances angulaires sont plus petites que chez les individus du fond. Ces ramifications ont fait partie de boules molles, spongieuses et dépérissantes qui ont été déchirées contre les galets par l'action des vagues et jetées ensuite sur les parties plus tran-

quilles de la rive. Les amas de feutre sont surtout fréquents aux mois de mai—juin; en cette saison ils ont un aspect frais et verdoyant; plus tard le feutre se fane ou tombe en pourriture. Ce feutre jeté sur les rives sert de nourriture aux cygnes et se retrouve dans leurs excréments qu'on voit souvent le long des côtes. Par les temps orageux quelques-uns de ces amas de feutre sont repris par les vagues et emportés au large. Comme nous savons, grâce aux communications faites par M. BRAND, que les cellules sont très vivaces, il est permis de croire que ces fragments de thalle, s'ils sont restés intacts après les ballottements déjà subis, peuvent devenir, dans la région du feutre, des individus nouveaux qui recommencent la circulation ci-dessus décrite.

Tâchons maintenant de démêler les points nécessaires à la compréhension des diverses formes de thalle que présentent les *Æ. Sauteri* dans le lac de Sorö:

Dans l'une des anses du lac de Sorö appelée l'anse de l'Académie, un plateau assez étendu, dont la profondeur ne dépasse pas 4^m, se trouve couvert d'une épaisse couche feutrée, composée de petits individus (1—2^{cm} environ) de structure rayonnante qui appartiennent à l'espèce *Æ. Sauteri*. Par tout vent un peu fort, l'action des vagues communiquera à la couche superficielle du feutre un mouvement ondulatoire par suite duquel les individus s'accrocheront les uns aux autres. Il en naîtra des paquets irréguliers. Le nombre de ces paquets augmente à mesure qu'on approche de la côte. Les boules apparaissent aux bords de la couche de feutre où l'action des vagues est plus forte et la constitution du fond plus grossière. Ces formes globuleuses doivent leur existence au traitement mécanique des vagues agissant sur un seul individu du feutre ou bien sur des paquets d'individus enchevêtrés. Leur forme sphérique et leur structure rayonnante ont été produites par le ballottement et le frottement contre le fond sablonneux; la texture serrée des parties périphériques

s'explique d'abord par la propriété qu'ont ces Algues de produire toujours de nouveaux rameaux latéraux en remplacement des articles terminaux brisés, et aussi par la naissance de filaments indifférents qui enlacent les rameaux végétatifs jusqu'à en faire un ensemble bien délimité. La croissance est très lente; sa tendance non seulement rayonnante mais aussi tangentielle a pour effet d'attirer vers le dehors les parties intérieures de la boule. Par ce déplacement vers la périphérie et probablement aussi par la destruction successive des ramifications les plus anciennes, il se produit une cavité dans la boule.

D'ordinaire la cavité est remplie d'eau, mais à certains moments de l'année elle renferme des quantités considérables de gaz qui font monter les boules à la surface de l'eau, où elles demeurent flottantes pendant les mois d'avril—mai, tandis qu'elles reposent sur le fond durant tout le reste de l'année (juin—mars).

Ce curieux phénomène s'explique par le raisonnement suivant. Dans des conditions normales la zone occupée par les boules recevrait une lumière trop forte pour les *Æ. Sauteri*. Si cette région constitue néanmoins un milieu habitable pour l'espèce, c'est que pendant la plus grande partie de l'année le lac de Sorö est extrêmement riche en plankton et en détritiques qui troublent les eaux et forment comme une sorte de voile interposé entre la boule et la source de lumière. Ce n'est qu'aux mois d'avril—mai que l'eau devient plus transparente. Comme il a été rendu très vraisemblable par des recherches de laboratoire que la force ascensionnelle des boules dépend de l'intensité de la lumière, ce qui veut dire probablement: de l'intensité de l'assimilation d'acide carbonique, qui atteint son maximum par un temps de beau soleil, il y a tout lieu de croire que c'est l'assimilation très active d'acide carbonique pendant les mois d'avril—mai qui fait monter les boules. L'intensité de cette assimilation étant due à la pureté et à la

transparence de l'eau, c'est-à-dire: à sa pauvreté en détritüs et en plankton, c'est en fin de compte des quantités plus ou moins grandes de plankton et de détritüs contenues dans l'eau que dépendent les montées et les descentes des boules.

Le gaz contenu dans les boules est probablement un gaz riche en oxygène. Sa présence dans les boules s'explique par cette circonstance que les cellules situées à l'intérieur commencent à participer au processus d'assimilation lorsque la lumière plus intense a pu parvenir à elles. L'oxygène mis en liberté par ces cellules s'échappera vers le centre, puisque les couches intérieures des filaments sont de texture plus lâche que les couches périphériques; il occupera la cavité centrale de la boule. La plupart des boules flottantes périssent probablement, les vagues les jetant sur la rive où leurs fragments brisés viennent former des amas de feutre.

Maintenant que nous avons rendu compte des divers états des *Æ. Sauteri* et de leur formation dans le lac de Sorö, il y aurait de l'intérêt à voir paraître des descriptions analogues sur leur apparition dans d'autres lacs.

Dans mes excursions aux autres lacs danois j'ai toujours profité des occasions qui s'offraient pour chercher des *Ægagropiles*. Il résulte de mes dragages qu'on rencontre souvent par 8—10^m des *Cladophora* qui ressemblent beaucoup aux individus du feutre d'*Ægagropila* du lac de Sorö. Il sont surtout communs dans le lac d'Esrom où on trouve au printemps, dans les parties sablonneuses des côtes, des bordures déposées de *Cladophora*; toutefois ni ici ni ailleurs dans les lacs de Danemark on n'a constaté jusqu'ici la présence des boules qui sont si caractéristiques du lac de Sorö.

A l'étranger, on les a trouvées en un certain nombre d'endroits (Brand, p. 65); toutefois le lac de Zellerzee, situé dans le Pinzgau, est le seul qui ait été exploré au point de vue des conditions de milieu qu'il offrait à ces Algues, M. LORENZ en ayant fait en 1855 l'objet d'études spéciales.

Il ressort du beau travail publié par M. Lorenz qu'en 1855 les *Æ. Sauteri* se présentaient dans le Zellersee sous deux formes différentes: celle de coussinets adhérents et celle de boules; la dernière forme occupait une zone littorale. L'étude de M. Lorenz a beaucoup servi à enrichir nos connaissances sur les différentes formes de thalle des *Æ. Sauteri*, elles nous a fourni par exemple un grand nombre de données anatomiques; cependant l'auteur n'est pas arrivé à bien comprendre l'origine des états en question et notamment celle des formes globuleuses. La raison en est surtout qu'en 1855 M. Lorenz n'avait pas exploré les parties du lac qui se trouvaient à plus de 4^m de profondeur; par conséquent, il n'avait pas découvert la forme feutre si nécessaire à la compréhension de la formation des boules.

Lorsque M. LORENZ a su plus tard qu'on ne trouvait plus de boules d'*Ægagropila* dans le Zellersee il a entrepris en 1900 une nouvelle exploration de ce lac. Il constata alors qu'en effet la formation de boules avait cessé d'avoir lieu. Par des dragages effectués à des profondeurs plus grandes, M. Lorenz a trouvé des *Ægagropila* à l'état feutre et a acquis ainsi des notions plus justes sur l'origine des boules. Au fond, l'état de choses du lac de Zellersee se trouve en parfait accord avec celui du lac de Sorö.

Dans les deux lacs on a trouvé aux profondeurs un peu considérables des *Æ. Sauteri* à l'état de feutre (dans le Zellersee par 8—10^m; dans le lac de Sorö par 3—4^m), tandis que les boules occupaient une zone plus rapprochée de la côte (par 2—3^m). S'il ne se forme plus de boules dans le Zellersee, ce fait est dû selon M. Lorenz aux grands changements que l'homme y a introduits. De tout temps la formation de boules a été artificielle dans le Zellersee, où elle n'a d'ailleurs jamais donné des résultats aussi réguliers que dans le lac de Sorö — autant qu'on peut en juger d'après les descriptions et les figures —; elle y a été due à cette circonstance que les

pêcheurs ont débarrassé leurs filets du feutre d'*Agagropila* qui s'y trouvait accroché, dans des eaux très basses où les vagues l'ont ensuite roulé et façonné en boules. Plus tard ces parties peu profondes du lac ont été transformées en jardins et en promenades, et les pêcheurs ont dû choisir un autre endroit pour y nettoyer leur filets. Par suite de ces changements la formation de boules ne se produit plus dans le Zellersee.

En examinant de plus près les *Æ. Sauteri* à l'état de feutre, M. Lorenz a trouvé dans ce feutre des glomérules arrondies qu'il appelle „*Knödelbrut*“ et qui correspondent évidemment aux agrégats que j'ai signalés plus haut. Selon M. Lorenz c'est cette „*Knödelbrut*“ qui deviendra plus tard des boules dans certaines conditions favorables. M. Lorenz pense que la formation des boules est le résultat 1^o d'une croissance plus vive provoquée par l'intensité plus grande de la lumière dans les eaux basses; 2^o de l'action des vagues qui ballottent les glomérules de manière à exposer toutes les parties de leur surface à la lumière, les unes après les autres, par quoi se trouve déterminée leur structure rayonnante; 3^o de la nature du fond; et M. Lorenz suppose que la formation de boules sera favorisée par un fond mou, celui-ci offrant le moins de résistance au ballotement des glomérules.

Si donc les observations de M. LORENZ s'accordent exactement avec celles qui ont été faites par l'auteur de la présente étude, nous différons du tout au tout dans notre détermination des causes qui provoquent la formation des boules. Pour ma part, je suppose avec M. Brand que les *Ægagropila* ne demandent qu'une faible quantité de lumière pour prospérer et qu'ils périraient s'ils étaient pendant longtemps exposés à un jour très intense. Dans la grande majorité des cas, la lumière trop forte qui règne au fond des eaux basses est nuisible à l'espèce. Quoi qu'il en soit, l'intensité de la lumière est un facteur d'importance secondaire pour l'apparition des formes

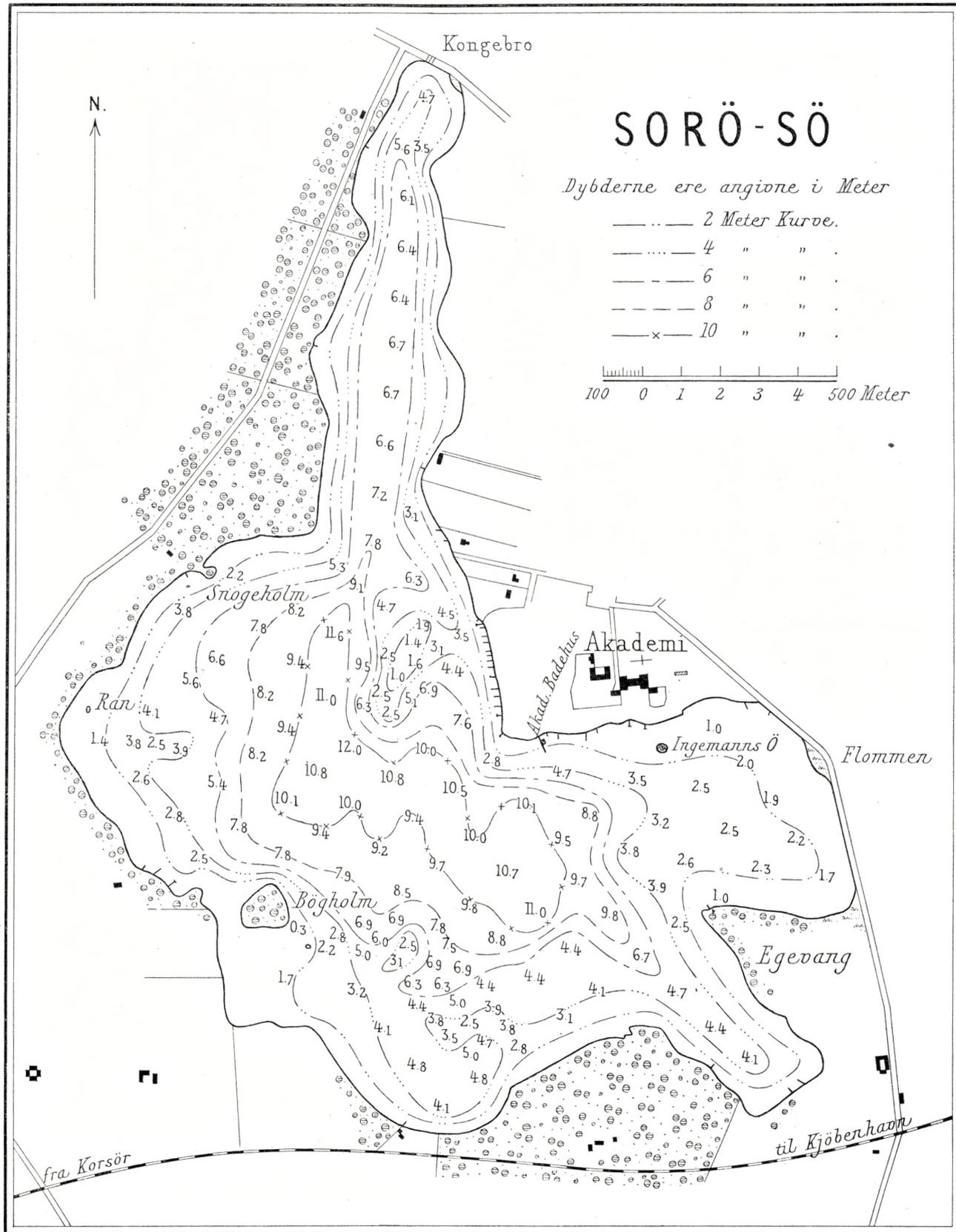
globuleuses. — Selon moi, la formation des boules est provoquée en première ligne par la destruction incessante des filaments terminaux dirigés vers le dehors, cette destruction ayant pour effet la naissance de nouveaux filaments adventifs. Dans les cas où aucun facteur externe n'empêche la croissance des filaments terminaux nous aurons des formes de thalle touffues à branches libres. Or le ballottement des vagues représente justement un facteur externe de ce genre, et plus sera rude le frottement contre le fond du lac, plus deviendra régulière la forme globuleuse; c'est pourquoi un sol dur est particulièrement favorable à la production des boules. Si les boules du Zellersee n'ont pas la régularité qui caractérise celles du lac de Sorö, et si ce lac ne présente pas les différents états en boudins et autres formations irrégulières qu'on trouve dans le Zellersee, ce fait doit être attribué à la consistance des sols, celui du Zellersee étant composé de limon mou, tandis que le lac de Sorö a un fond plus dur.

BIBLIOGRAPHIE

1. BRAND. Die Cladophora-Ægagropilen des Süßwassers. Hedwigia. Bd. XLI. 1902. p. 34. (Extr.).
2. HASSAL. A history of the british freshwater algæ. London. 1845.
3. KJELLMAN. Zur Organographie und Systematik der Ægagropilen. Nova acta reg. soc.-sc. Upsal. Ser. III. Vol. XVII. 1898. p. 1. (Extr.).
4. LAGERHEIM. Ueber Agagropilen. Nuova Notarisia. 1892. p. 89.
5. LORENZ. Die Stratonomie von Ægagropila Sauteri. Denkschriften d. kais. Akadem. d. Wissensch. Bd. X. 1855. p. 147.
6. — Ergänzungen zur Bildungsgeschichte der sogen. „Seeknödel“ (*Ægagropila Sauteri* Kg.). Verh. d. kais., königl. zool. bot. Ges. Wien. Bd. 51. 1901. p. 363.
7. WESENBURG-LUND. Studier over Søkalk, Bønnemalm og Søgytje i danske Indsøer med 3 Tavler og engelsk Résumé. Meddelelser fra Dansk geol. Forening. 1901. (Extr.).

Laboratoire de biologie lacustre de Danemark
Station du Furesö.

24 octobre 1902.



Carte du lac de Sorö. Le mètre a été pris pour unité.