

<b>Zeitschrift:</b>	Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse
<b>Herausgeber:</b>	Schweizerische Botanische Gesellschaft
<b>Band:</b>	43 (1934)
<b>Heft:</b>	1
<b>Artikel:</b>	Le rôle de la lumière dans l'établissement de la limite supérieure des fôrets ; observations faites dans le canton des Grisons (1929-1931)
<b>Autor:</b>	Collaer, Paul
<b>DOI:</b>	<a href="https://doi.org/10.5169/seals-29094">https://doi.org/10.5169/seals-29094</a>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 22.02.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

**Le rôle de la lumière  
dans l'établissement de la limite supérieure des forêts;  
observations faites dans le canton des Grisons  
(1929—1931).**

Par *Paul Collaer*, Professeur à l'Athénée Royal de Malines.

Manuscrit reçu le 15 mars 1934.

I.

De 1919 à 1929, j'ai étudié chaque année, pendant un ou deux mois d'été, la composition de la forêt des conifères dans la vallée de Davos (Grisons), appelée aussi vallée de la Landwasser. Cette vallée s'étend du Nord au Sud, à l'Est du Rhin. Elle se termine au Nord à Klosters (1200 m), au Sud à Filisur (900 m). Au Nord du lac de Davos, exactement à Wolfgang, elle a été obstruée à la dernière époque glaciaire par l'éboulement d'une montagne de serpentine, la Totalp, éboulement que l'on peut suivre parfaitement grâce à la couleur bleue-noire des blocs de rochers et à la forêt de *Pinus Montana* qui le recouvre.

Wolfgang est situé au niveau le plus élevé atteint par l'éboulis dans la vallée : 1800 mètres. Il s'agit donc en réalité d'une double vallée. Au Nord de Wolfgang, les eaux descendant rapidement sur un trajet de 5 kilomètres, jusqu'à 1200 m, où elles rejoignent à Klosters la Landquart. Au Sud de Wolfgang, la vallée se maintient à 1560 m environ sur un trajet de 10 kilomètres, jusque Glaris. Ce plan est un ancien fond de lac, comblé en majeure partie par les apports des vallées latérales.

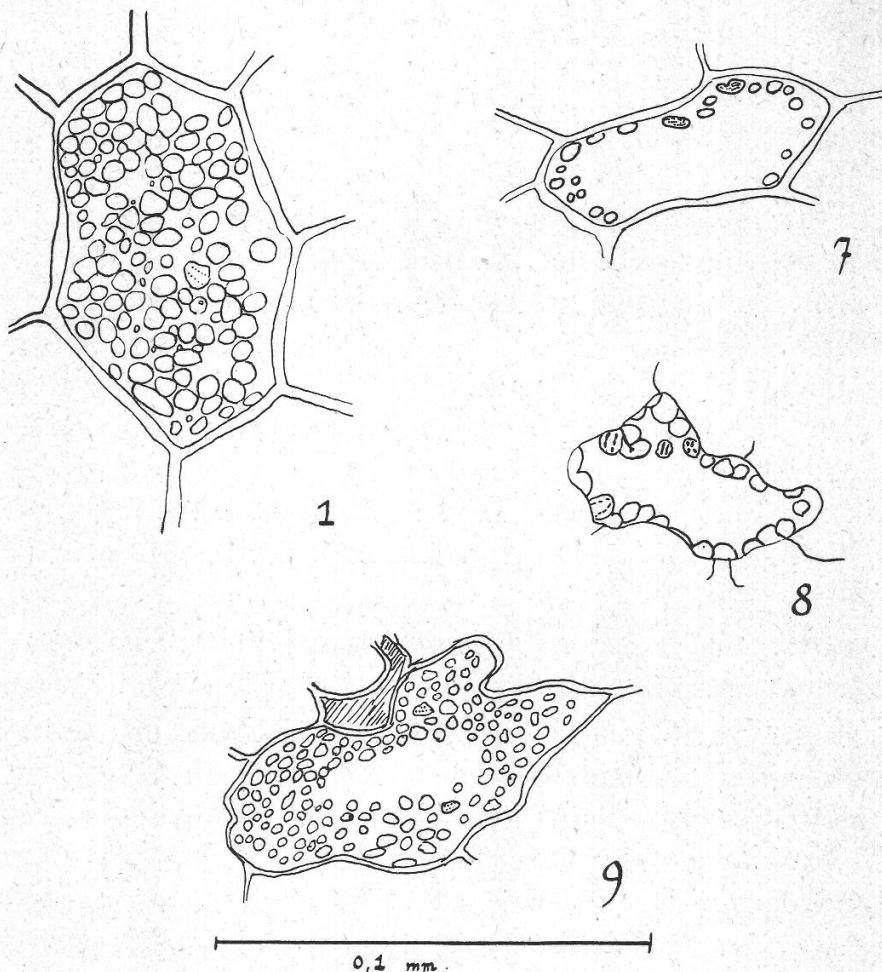
De Glaris à Filisur, la Landwasser descend, lentement d'abord, puis rapidement par les étroits de la Zügenstrasse. Du côté ouest descendant, dans la vallée principale, quelques vallons peu importants et courts, limités par une chaîne de montagnes moyennes dont l'altitude se maintient entre 2500 et 2700 mètres. A l'Est débouchent des vallées importantes. Le Mönchalptal au Nord, le Monsteintal au Sud, encadrent trois longues vallées : le Fluelatal, qui mène en Engadine par le Fluelapass; le Dischmatal et le Sertigtal qui descendant d'un massif glaciaire rayonnant du Piz Kesch (3800 m). Plus à l'Est, le pays continue à s'élever vers les hauts sommets du groupe de la Bernina (4600 m).

Les pentes de montagnes, dans les vallées qui nous intéressent, sont en général calcaires, sauf dans le Fluelatal, où les affleurements sont presque partout granitiques.

Elles sont très uniformément couvertes d'une forêt d'épicéas, qui monte jusqu'à 1850 m sur la pente exposée à l'Est, et 1950 m sur celle qui est exposée à l'Ouest. Les fonds de vallées sont occupés par des

prairies, et la limite supérieure a été la plupart du temps refoulée un peu vers le bas par l'exploitation des pâturages alpins. On reconnaît la limite naturelle à sa bordure de rhododendrons, d'azalées, de myrtilles et de genévrier.

Dans la vallée de Davos même, la limite supérieure est formée par *Picea excelsa* et *Larix europea*. Dans le Fluelatal, elle est formée par



*Pinus Cembra*, dont les formations deviennent plus importantes à mesure que l'on se rapproche du massif de la Bernina.

Mes observations ont porté sur toute l'étendue de forêts, depuis Klosters jusque Glaris et sur celles des vallées tributaires. Occasionnellement, et à titre de vérification, j'ai fait des observations en Haute et en Basse Engadine.

## II.

Faisant abstraction des variétés et des lusus de l'épicéa (Feucht 1912, Schroeter 1898, Furrer 1923, Braun-Blanquet et Rübel 1932), je m'aperçus au bout de plusieurs campagnes que le port de *Picea excelsa*, la couleur et la forme de ses aiguilles peuvent se ramener à quelques types descriptibles, types ne constituant ni variétés ni lusus, et dont les

caractères me semblerent varier en même temps que les conditions physiques liées à la différence d'altitude. Ces types se rangent plutôt parmi les *Reduktionsformen* observées par C. Schröeter (1898).

Je commençai par me borner à repérer avec soin un grand nombre d'arbres présentant le même port jusqu'à ce qu'il me parût certain que les types observés étaient localisés à des altitudes déterminées. Ensuite, je continuai mes observations, vérifiant sur de nombreuses centaines d'exemplaires l'exactitude de mes constatations.

Voici les différents ports que j'ai discernés :

Le type normal de *Picea excelsa* atteint jusqu'à 50 m de hauteur, tronc de 1 m à 1 m 50 de diamètre. Branches pseudoverticillées par 5 en général. Branches d'égal développement dans toutes les directions horizontales, relevées du bout. Aiguilles vert foncé, 2 cm de long, divergentes tout autour de la tige (Schinz et Keller 1909).

Les arbres déformés par le vent sont reconnaissables à la dessication des rameaux dans la direction des vents dominants, et la forme déjetée qui en résulte. La pression de la neige déforme le tronc d'une façon caractéristique et bien connue.

Les formes que j'ai observées ne peuvent être attribuées ni à l'influence du vent, ni à la pression de la neige. Elles présentent les caractères suivants :

*Type a* : arbres à base normale, mais à verticilles terminaux incomplètement développés (de 4 à 1 seule branche au lieu de 5).

*Type b* : base cypressiforme par croissance réduite des branches, cime incomplètement développée. Aiguilles courtes, 1 cm de long, redressées verticalement, à la périphérie de la couronne foliaire, à coupe aplatie, de couleur olive.

*Type c* : base cypressiforme, comme en *b*. Cime en forme de mât, avec toutes les branches très courtes (10 à 20 cm).

*Type d* : arbres de 1 à 8 mètres de haut, cypressiformes, avec aiguilles horizontales ou redressées, olives à la face supérieure, vertes à la face inférieure.

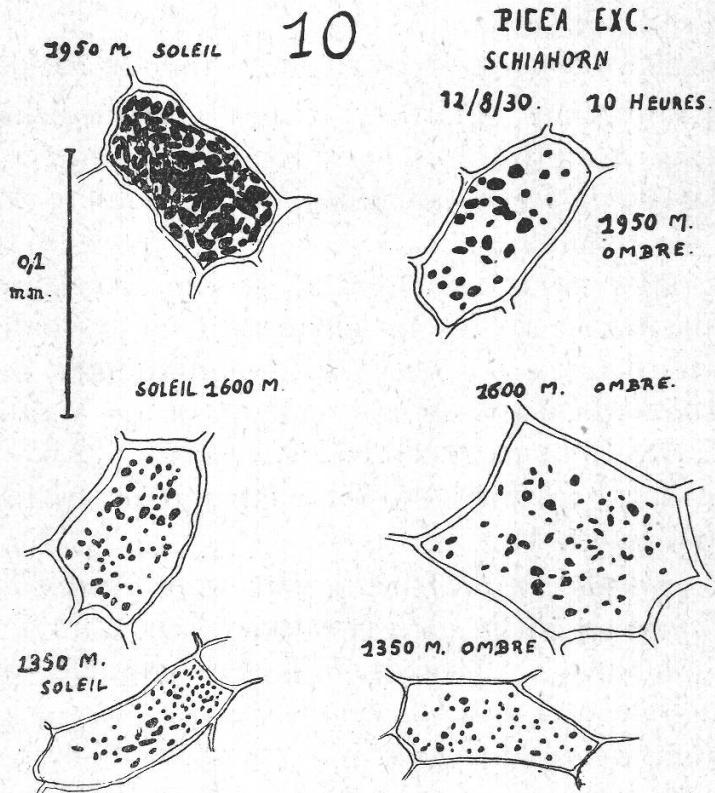
*Type e* : arbres de 1 à 5 mètres, aiguilles comme en *d*, avec branches rares sur toute la hauteur du tronc, aiguilles courtes et peu nombreuses. Une partie des branches est desséchée mais ne présente pas de déformation par le vent.

Ces diverses formes ne sont pas distribuées au hasard. Elles sont, d'après mes observations, localisées suivant l'altitude et l'éclairage, la forme *a* se trouvant jusque vers 1550 mètres, la forme *e* vers 1850 à 1950 mètres, à la limite supérieure de la forêt, les autres formes constituant des intermédiaires entre *a* et *e*, à mesure que l'altitude augmente et que l'éclairage s'intensifie.

## III.

J'ai entrepris une série d'observations concernant la localisation des différents types qui viennent d'être décrits.

Les évaluations d'altitudes ont été faites à l'aide de la carte au 1/10.000 de l'institut cartographique suisse. Pour la mesure de l'éclairage, j'ai adopté la méthode actinométrique de Wiesner (1907), basée sur le noircissement d'un papier photographique jusqu'à une nuance



éstand. J'ai employé un photomètre commercial, marque V. M., qui est très suffisant pour ce travail. Chaque pochette de papier sensible comprend 20 disques découpés dans une même feuille de sensibilité égale sur toute sa surface. Elle permet de faire environ 350 lectures. Des nuances de comparaison, étalonnées, sont jointes à chaque pochette. Les temps d'exposition du papier au rayonnement ont été mesurés au chronomètre, au  $\frac{1}{5}$  de seconde.

Aux essais, mes lectures donnaient une marge d'erreur de  $\frac{1}{5}\%$  au soleil et de 10 % à la lumière très faible. L'erreur moyenne est de 4 à 5 %, ce qui concorde avec les résultats obtenus par Wiesner pour ses propres lectures.

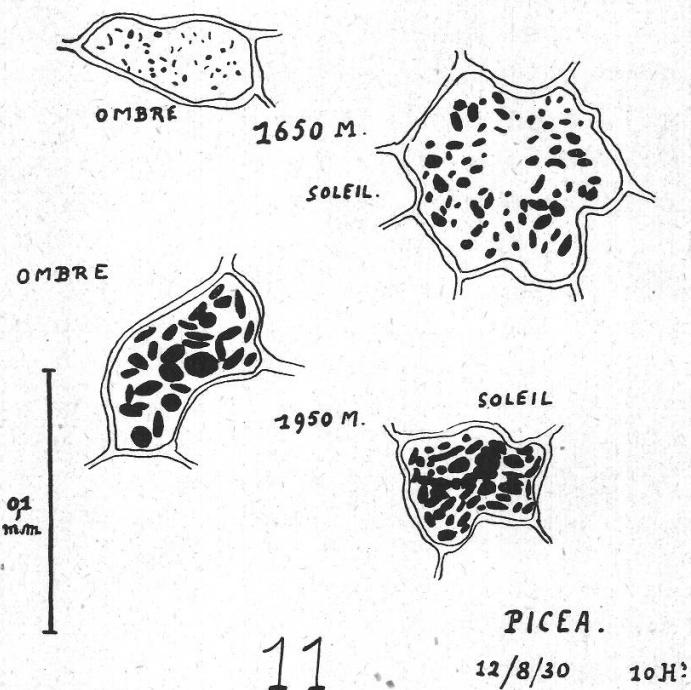
Les mesures d'éclairage relatif (par rapport à la lumière reçue par une surface exposée au rayonnement total de la voûte céleste), ce que Wiesner appelle le Lichtgenuss, ont été faites en juillet et en août. Elles sont valables pour les autres époques de l'année, tant qu'il n'y a pas de neige, la forêt de conifères ne se dépouillant pas de ses aiguilles. J'in-

siste sur le fait que j'adopte la définition de Wiesner pour le Lichtgenuss : c'est l'éclairage auquel est soumis la plante, sans égard à l'utilisation que la plante peut faire de cette lumière. Nous verrons plus loin qu'il importe de séparer ces deux points de vue. La méthode de Wiesner est suffisante pour une première investigation. Au cours d'un travail plus précis, il sera procédé à des mesures au moyen d'une cellule photoélectrique.

Voici les observations dont je viens de limiter les conditions :

1. Epicéas à l'intérieur de la forêt, sur le flanc du Schiahorn 1650 m. Port normal. Aiguilles normales. Lumière reçue : 1/8, 1/7, 1/6. Les plus exposés reçoivent 1/2,17 de la lumière totale rayonnée par la voûte céleste.
2. Altitude : 1800 m. Epicéa dont la moitié inférieure est entourée d'arbres, la moitié supérieure émergeant au-dessus de la forêt. La base est normale. *Le sommet est un long mât à rameaux très courts, croissant dans toutes les directions, à aiguilles saines* (cf. photo 2). Le sommet reçoit 1/1,2, la base 1/2,6.
3. Epicéas à 1700 m, près de Schatzalp, dans la forêt. Normaux 1/5, 1/4 (cf. photo 1).
4. *Au même endroit, un arbre isolé par suite de déboisement, prend la forme cypessoïde jusqu'à la base.* Il reçoit un éclairage 1/1,07. Au même moment (12 heures) l'arbre signalé au n° 2 reçoit 1/3,9 à la base et 1/1,07 au sommet.
5. 1720 m. *Petit arbre bien protégé du vent, exposé en pleine lumière S.-S. E. Les rameaux poussent irrégulièrement, sont trapus et courts.* Aiguilles olives 1/1.
6. *Au même moment, un arbre de même taille, protégé au S.-S. E. par un arbre plus grand, mais exposé au N.-N. W., d'où vient le vent dominant et froid, est normal.* Il reçoit 1/1,4. Les pousses de l'année sont beaucoup plus longues que celles de son voisin n° 5, ses aiguilles sont vertes.
7. a) Epicéas très rapprochés les uns des autres, au Fluelawasserfall, à 1683 m. Très peu d'aiguilles. Rameaux surchargés de lichens. Intensité de la lumière en sous-bois : 1/49. Bois humide.  
b) Feuilles vertes, mais présentant de nombreux points de décoloration. Fluelatal. Aiguilles redressées 1/1,1.  
c) Fluelatal, 1900 m. Limite supérieure de l'épicéa isolé. Aiguilles olives.
8. 1563 m, Gredigwald. *Un épicéa très à l'ombre a les aiguilles supérieures d'un rameau ombragé d'un vert plus foncé que les inférieures.* Ce rameau est exposé à 1/26,9.

9. Unter-Laret, 1500 m. Epiceas normaux. Le dessus des aiguilles est plus foncé que le dessous, 1/6,3. Les aiguilles sont longues : 2 cm.
10. Mönchalptal 1622 m. A cette altitude, les épicéas cessent d'avoir le port normal. Ils prennent la forme cypressoïde, à sommets dégarnis.
11. *Epicea le plus élevé dans le Mönchalptal* : 1850 m, sur le flanc exposé au sud. Il est isolé, et reçoit 1/1. *Aiguilles très courtes, olives dessus, vertes dessous.*



12. 1600 m. Croupe entre les vallées de Fluela et Dischma. Des épicéas plus âgés émergent au-dessus de la jeune forêt. Base normale. Sommet en forme de mât, avec branches courtes dans toutes les directions.
13. Entre Frauenkirch et Davos, de 1560 à 1580 m, la lisière de la forêt est exposée au S.-E. Epicéas normaux.
14. Glaris 1468 m. Epicéas normaux à aiguilles plus foncées à la face supérieure qu'à la face inférieure. D'autres, au même endroit, ont même nuance dessus et dessous.
15. Entre Glaris et Monstein (1450—1624 m) les arbres à l'intérieur de la forêt et à la lisière exposée à l'Ouest sont normaux. Le long de la route, à 1535 m, *dans la forêt, le feuillage présente son développement maximum, à nuance identique dessus et dessous. Les conditions de végétation semblent être optima.* Eclairage : 1/4.
16. Entre 1624 m et 1570 m, dans la même forêt, les arbres sont normaux.

17. Avant Monstein, à 1570 m, se présentent les premières cimes déformées. Une ou deux branches du pseudoverticille se développent normalement. Raccourcissement des aiguilles (1 cm). Elles se redressent. A la même altitude, au même endroit, les arbres à l'ombre sont normaux.
18. Monstein-village, 1624 m. Les arbres isolés sont trapus. Immédiatement au-dessus de cette altitude, les cimes commencent à être ravagées, quoiqu'elles soient protégées au N. et à l'E.
19. Vallée de Davos. Ischaalp. *Flanc exposé au N.-W., protégé assez longtemps le matin contre le soleil. La forêt est plus drue, les déformations apparaissent plus haut que sur le versant exposé au S.-E. Premières déformations à 1815 m.*
20. Observation générale : *dans la vallée de Davos, tant du côté Filisur que du côté Klosters, la limite de l'arbre à port normal, en pleine lumière, est 1520 m. Dans les vallées latérales, elle se trouve à 1620 m.*
21. Comparaison de plusieurs arbres de la vallée de Davos (photo 5).

Altitude	Protection du S.-S. E.	Longueur de la pousse annuelle au 15 août	Diamètre de la pousse	Aiguilles		Nombre d'aiguilles	Hauteur de l'arbre
				longueur	largeur		
1. 1850 m	protégé	45 mm	2 mm	14 mm	1 mm	78	1 m
2. 1850 m	partie protégée d'un arbre se terminant en mât	40 mm	4 mm	16 mm	1,5 mm	80	25 m
3. 1810 m	non protégé	25 mm	4 mm	10 mm	1,5 mm	57	1 m
4. 1640 m	protégé	130 mm	4 mm	17,5 mm	1 mm	212	1 m

#### IV.

Les observations qui précèdent demandent à être interprétées.

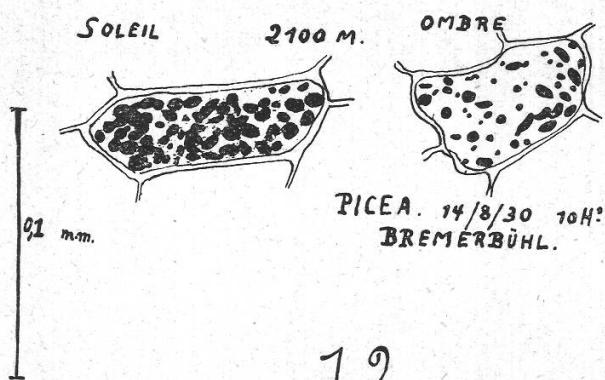
Il est clair que les diverses formes signalées sont liées au facteur altitude. Elles sont donc tributaires des conditions physiques qui varient avec l'altitude.

A partir de 1550 mètres, plus l'épicéa se trouve près de la limite supérieure de la forêt, moins il trouve de conditions favorables à son développement.

Parmi les causes qui imposent l'arrêt de la forêt, l'action du vent a été bien étudiée. Son effet est bien connu, de même que celui du poids de la neige et celui des gelées tardives. Aucune de ces causes n'explique les formes signalées dans la présente étude. Par contre, la variation de l'éclairage donne une explication suffisante de leur existence et de leur localisation.

Les travaux récents ont fait progresser nos connaissances sur le rôle de la lumière dans l'assimilation chlorophyllienne et dans la croissance des végétaux. Résumons l'apport de ces travaux en ce qu'il peut nous être utile dans le cas présent.

Christ, Schröter, Rübel, Braun-Blanquet, Flahault, Brockmann-Jerosch et d'autres ont nettement établi la part de l'altitude, du vent, des précipitations, de la température dans l'établissement de la limite supérieure de la forêt dans les Alpes. Schröter (1926) constate l'ignorance dans laquelle on se trouve par rapport au rôle de la lumière, par suite du manque d'observations. Jusqu'à ces derniers temps on n'était pas d'accord sur le rôle de l'intensité lumineuse et sur le rôle spécifique des diverses longueurs d'onde.

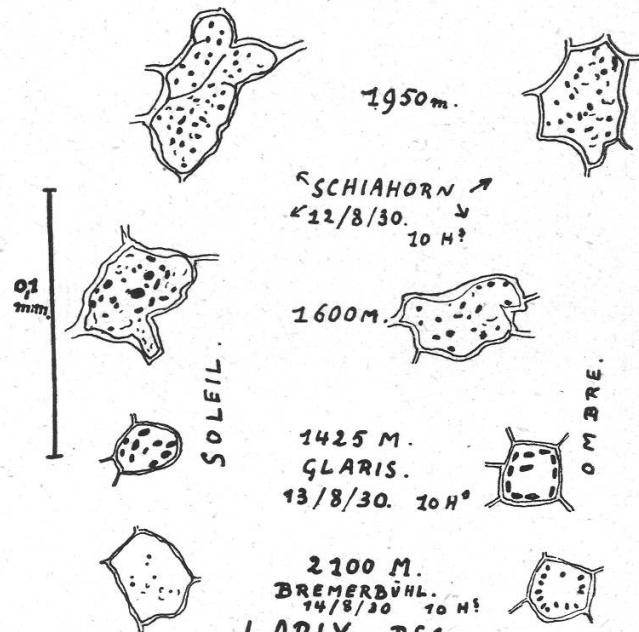


Wiesner (1907), Bose (1924) et P. Dangeard (1927) ont attaqué ce problème avec succès.

1. Wiesner a déterminé pour de nombreuses espèces, le minimum, le maximum et l'optimum de l'intensité lumineuse favorable. Sa méthode actinométrique, très pratique pour les observations en forêt, donne des valeurs relatives. Elles nous renseignent d'une façon très utile, mais ces valeurs relatives gagneront en intérêt le jour où nous pourrons les reporter en valeurs absolues.
2. Je tenterai cette opération à la fin du présent travail. Elle me semble rendue possible grâce aux mesures en valeurs absolues faites depuis 20 ans aux observatoires de physique météorologique de Davos (1560 m) et de Muottas-Muraigl (2300 m) par Dorno (1927), Lindholm et Mörikofer (1929). Dans l'état actuel de nos moyens matériels de travail, cette opération ne nous mènera qu'à une première approximation. De ces mesures, retenons pour l'instant l'essentiel : l'intensité totale à Muottas-Muraigl, au-dessus de la limite de la forêt, est à celle de Davos dans le rapport 110/100. Le spectre s'enrichit en rayons violets plus qu'en rayons rouges à mesure que l'on monte. Intensité maxima entre 11 et 13 heures. La lumière du matin est plus riche en rayons violets que celle du

soir. Une plante exposée au S.-S. E. doit donc recevoir la plus grande quantité de rayons violets, pour un endroit déterminé.

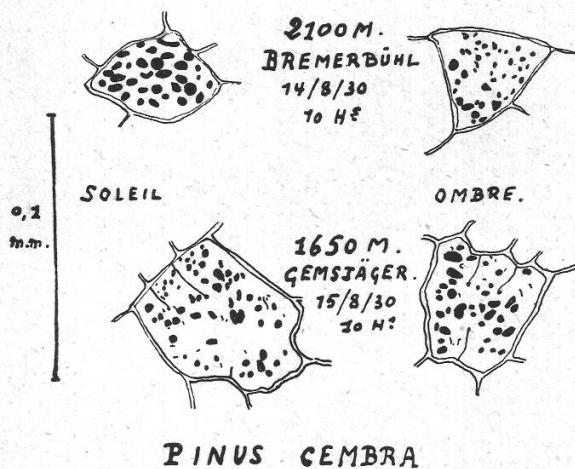
3. Wiesner (1907) a fait des observations et des calculs remarquables sur le port cypressoïde des arbres. Il montre que cette forme est celle qui, pour une surface foliaire donnée, reçoit le moins de lumière. On la rencontre dans les climats très lumineux. Cette forme est un dispositif d'évitement de la lumière.



13

4. Les minutieuses expériences de laboratoire faites par Bose (1924) au moyen de radiomètres de précision l'amènent à conclure, comme Wiesner, qu'il n'y a pas seulement un minimum d'intensité favorable à l'assimilation, mais aussi un maximum.
5. Dangeard (1927) constate le même fait pour les algues. De plus, il établit que l'activité assimilatrice est ralentie et même arrêtée lorsqu'une plante a été exposée plusieurs heures de suite à la lumière. L'arrêt est d'autant plus marqué que l'intensité est plus grande.
6. Au cours d'expériences remarquablement menées, il confirme le rôle assimilateur des rayons rouges-oranges, et met en évidence le rôle destructeur de chlorophylle, exercé par les rayons rouges et violets. Ce rôle destructeur est fonction de leur intensité.
7. Il attribue, sans le prouver, un rôle protecteur aux pigments jaunes qui accompagnent la chlorophylle. W.-F. Barker (1931) attribue aux pigments jaunes un rôle régulateur dans l'élaboration chlorophyllienne.

8. Wiesner (1894) constate que la lumière faible favorise la production de la chlorophylle.
9. Famintzine (1867) confirmé par Timiriazeff (1890) constate que l'amidon se forme dans la moitié moins réfrangible du spectre et se détruit dans la moitié la plus réfrangible.
10. Ajoutons que l'énergie violette absorbée ne doit pas nécessairement servir à l'élaboration chlorophyllienne. Elle peut agir sur des transformations chimiques ultérieures.



## 14.

11. Th. von Weinzierl (1902) montre l'influence des rayons violets sur l'élargissement des limbes foliaires et le raccourcissement des tiges des graminées dans les Alpes.
12. Bühlen (1898), qui a beaucoup étudié la limite de la forêt, pense qu'elle n'est pas due au froid, mais que l'exposition à la lumière intense est une des causes prépondérantes.

\* \* \*

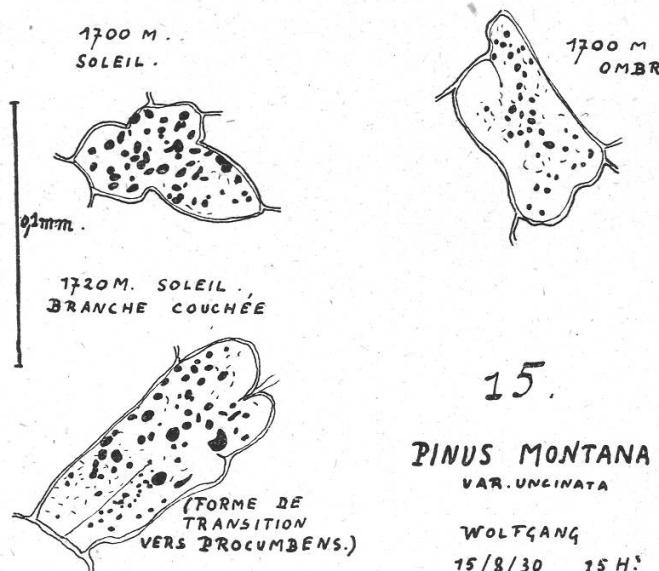
Ces divers résultats expliquent mes propres observations.

\* \* \*

13. En ce qui concerne la sensibilité des végétaux à de minimes variations d'éclairage, je signalerai mes propres observations faites depuis plusieurs années dans une serre à orchidées : alors que de fortes variations d'humidité et de température n'avaient pas une grande influence sur la marche annuelle des *Cattleya*, ceux-ci se ressentent vivement de légers déplacements dans la serre, de l'orientation des feuilles par rapport au vitrage.
14. Les rayons ultraviolets détruisent les diastases ou leur font subir des modifications (Combes, 1927).
15. Jean Massart (1923), par l'exemple de *Phyllocactus*, qui s'aplatit dans le sens du méridien, montre l'influence de la variation d'in-

tensité lumineuse sur le port d'une plante et en même temps le grand degré de sensibilité de ce phénomène.

16. Jean Massart encore (1924), dans ses études sur *Araucaria excelsa*, attribue à la différence d'éclairage des rameaux d'une même plante la mort des rameaux les moins favorablement éclairés.
17. F. de Bethmann-Hollweg a essayé de recouvrir des châssis de jeunes légumes d'un verre souple enrichissant la proportion en rayons violets. Le résultat est désastreux, les jeunes plantes meurent.



18. S.-L.-A. Oden (1930) étudie l'influence de la lumière électrique sur la croissance des plantes. Il donne des quantités de lumière égales, mais fait varier l'intensité et le temps d'exposition de façon à conserver le produit de ces deux valeurs constant. On peut admettre comme établi que les diverses espèces réagissent de manières très différentes. Aux Etats-Unis et à Cuba on a donné des indications utiles pour les valeurs à donner au facteur temps. La lumière rouge favorise le développement des hydrates de carbone. Mais les plantes alpestres, les carottes, les radis, s'accommodeent mieux de radiations à ondes courtes. Les oignons ont besoin d'un éclairage plus intensif au moment de la floraison.

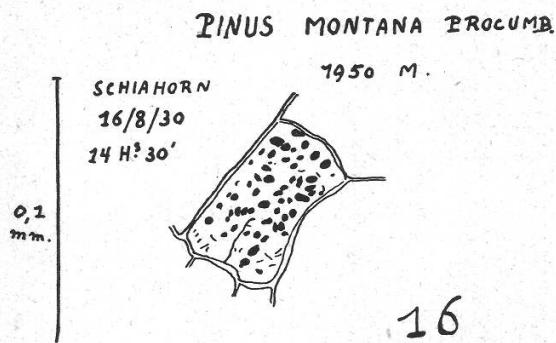
Les plantes sont donc adaptées, non seulement à une somme annuelle de lumière, mais à certaines variations quotidiennes et saisonnières.

19. Suivant Jodlbauer et Tappheimer, cités par Czapek (1922), la lumière violette entrave l'action de la diastase en présence d'oxygène.

V.

Les faits relevés au cours de mes observations sont nettement tributaires de différences d'altitude.

1. Le froid peut-il être la cause des différences de port, et en général de l'existence d'une limite supérieure à la propagation de l'épicéa dans les Alpes ? Il se peut, mais cette cause ne suffit pas, à mon avis. En hiver, les arbres de la forêt de conifères sont couverts d'un épais manteau de neige qui garantit les branches contre les très basses températures. D'autre part, nous savons que dans la région arctique l'épicéa se propage très avant vers le Nord, et que le pôle Nord du froid, qui atteint  $-60^{\circ}$ , se trouve dans une zone forestière riche (Schröter, 1906). Les déformations se font, nous



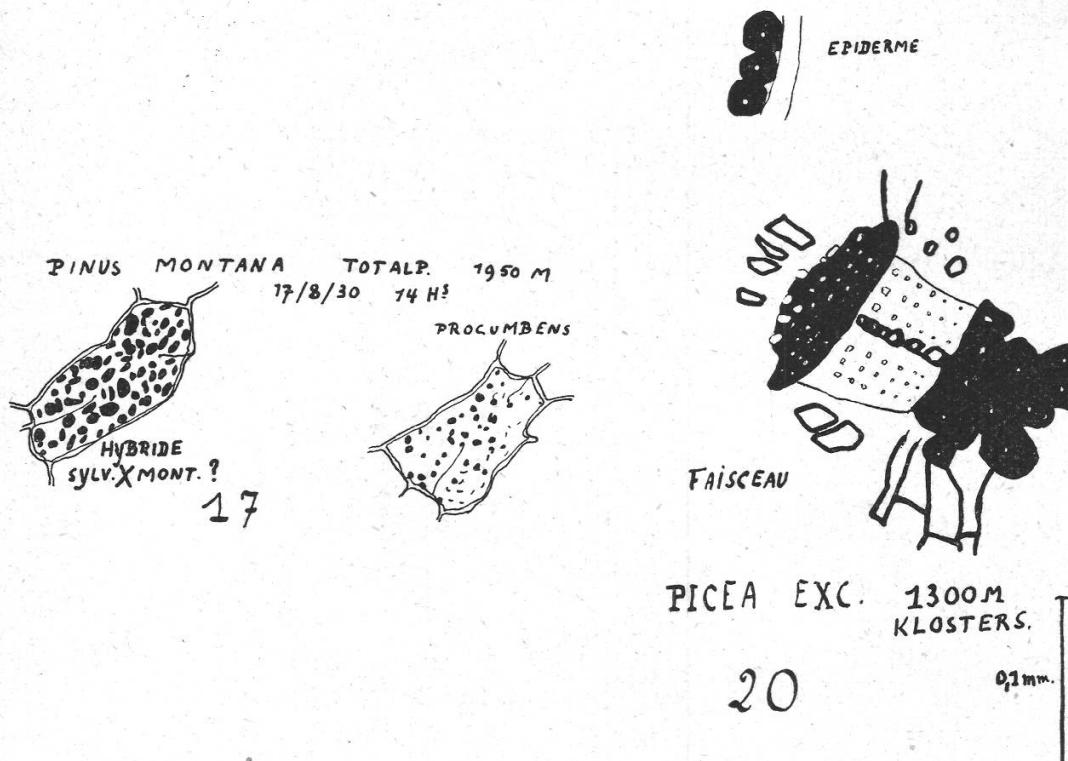
l'avons vu, au-dessus du toit de la forêt. Sous ce niveau, elles cessent. La différence de température moyenne, à l'époque de la végétation, et à plusieurs mètres au-dessus du sol, sur différence de niveau de 50 cm ou 1 mètre, ne peut pas être suffisante pour produire des effets sensibles.

2. Nous ne pouvons davantage songer à attribuer les résultats à l'action du vent. Il ne souffle avec violence, dans la région de Davos, que par dessus les cols. Et à ces endroits, les arbres qui sont exposés à son influence présentent les formes caractéristiques connues : inclinaison du tronc et des branches sous le vent; dessication de la couronne du côté du vent dominant. Or, les formes dont il est question ne présentent pas de trace de dépérissement. Sauf pour les arbres qui se trouvent à la lisière supérieure, les rameaux sont sains et ne présentent pas de déviation. Même à la lisière, où les arbres présentent des branches très pauvres en aiguilles, ces branches conservent leur direction normale et le tronc n'est pas incliné. De plus, nous connaissons l'action du vent sur l'épicéa : en Laponie, où il progresse vers le Nord malgré le froid, le vent réduit sa taille et l'oblige à coucher ses branches parmi les lichens. Dans toute la région explorée, je n'ai pas rencontré une seule forme couchée de l'épicéa.

3. Le passage de la couleur des aiguilles du vert à l'olive, à mesure que l'on monte, se remarque aussi à une même altitude (à partir de 1700 m) à mesure que l'éclairage est plus intense. La même cause, croissance de l'intensité lumineuse, se retrouve : à différentes hauteurs pour une même exposition; à même hauteur, pour des expositions différentes.

Le phénomène du virage de la couleur verte vers l'olive est connu pour beaucoup d'espèces :

Les feuilles de *Cattleya*, très vertes en hiver, deviennent olives (on dit à tort qu'elles *jaunissent*) en été si l'on ombrage



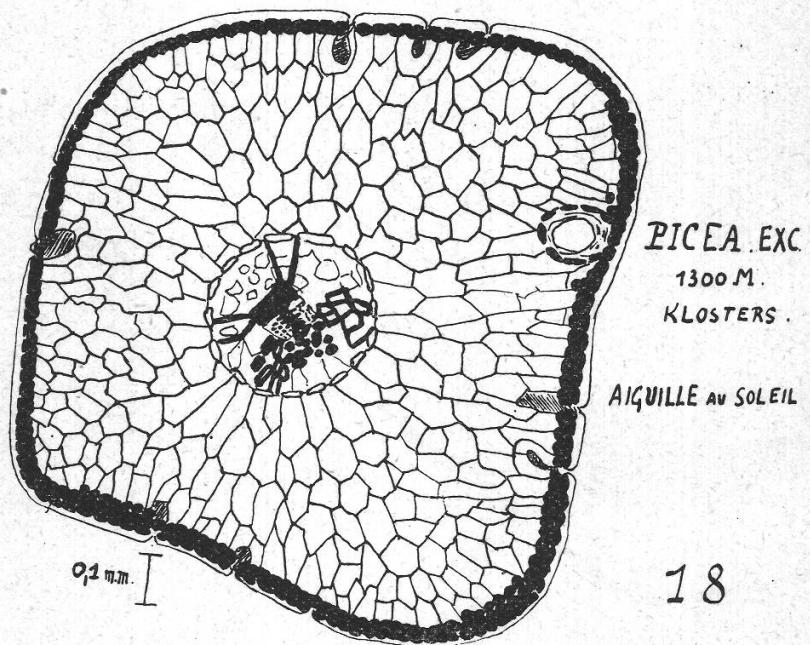
très peu les serres. Devant ma maison, un *Rhododendron pontica*, exposé en plein soleil pendant toute la journée, vert en hiver et à feuilles étalées, enroule ses feuilles vers le bas en été. Les bords retournés restent verts, tandis que la partie qui continue à rester exposée au soleil devient olive. Si deux feuilles se recouvrent partiellement, les parties ombragées restent vertes, les autres changent de couleur.

4. Nous ne pouvons songer à l'influence du poids de la neige. Sa pression provoque des déviations du tronc. Elle rabat les branches et plus rarement les brise. Or, dans les cas qui nous intéressent, les rameaux restent droits. Ceux qui sont anormaux sont restés très courts, mais ne sont ni brisés, ni déviés.
5. La gelée tardive amenant la destruction de bourgeons terminaux, le phénomène consécutif est le développement de bourgeons axil-

laires avec, comme conséquence, des bifurcations plus ou moins nombreuses. Le cas se présente pour l'épicéa, mais non dans les formes que nous cherchons à interpréter.

\* \* \*

D'après les données sur l'action de la lumière, signalées plus haut, il y a un maximum d'intensité favorable pour chaque espèce. Cette notion nous est familière pour les espèces dites « d'ombre ». Nous savons que les plantes des sous-bois ne supportent pas l'éclairage total. Nous sommes moins habitués à envisager l'existence d'un maximum tolérable

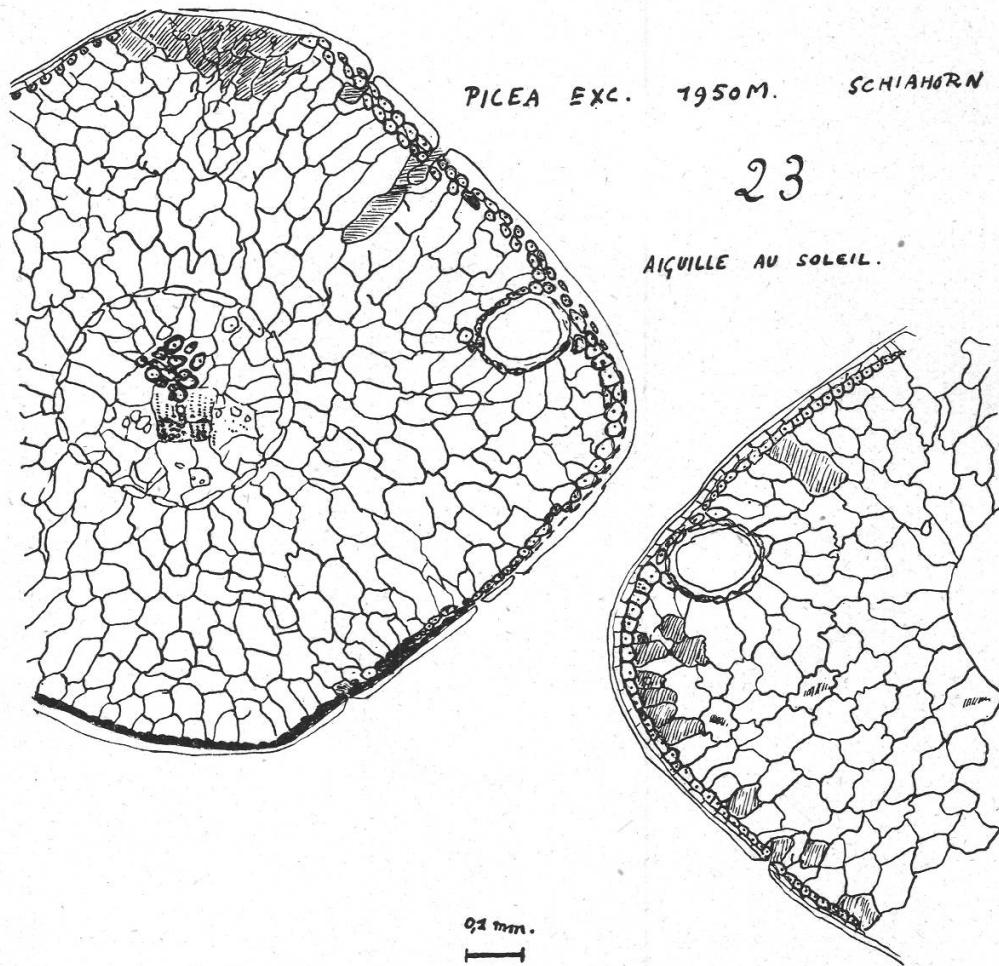


pour les plantes qui, dans notre climat, poussent isolées à la lumière libre.

Le raccourcissement des rameaux (photo 4), l'élargissement des aiguilles chez *Picea excelsa* concordent avec les observations de V. Weinzierl sur les plantes des prairies. Comme il le prouva pour celles-ci, la modification est un résultat de l'augmentation en intensité et en proportion de la partie la plus réfrangible du spectre lumineux. On peut logiquement attribuer le même effet chez Picéa à la même cause.

Le redressement des aiguilles, le port cypressoïde des épicéas exposés à la forte lumière des Alpes confirment les études de Wiesner sur les conifères. Ce port cypressoïde est-il pris sous l'influence du *maximum* de lumière tolérable ? J'incline à croire qu'il s'établit dès que l'*optimum* est dépassé. En effet, l'arbre de la photo 2 a pris la forme cypressoïde lorsqu'il était entouré de toutes parts, le sommet dépassant le toit de la forêt ayant pris aussitôt la forme d'un mât. Or, le déboisement l'a découvert sur la moitié N. W. de son pourtour, augmentant ainsi l'éclairage. Malgré cela, toutes les branches, tous les rameaux sont en bon

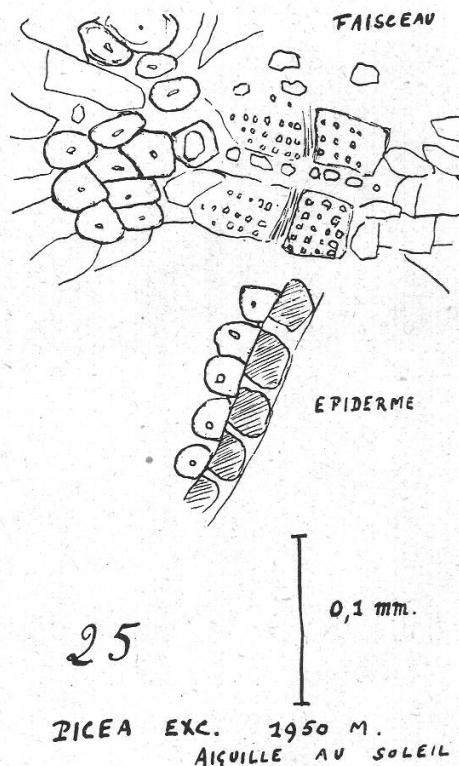
état. L'arbre a donc pu supporter plus de lumière que celle sous l'influence de laquelle il a pris la forme cypressoïde. Mon opinion est renforcée par les expériences de Lubimenko (1911). (Elles semblent montrer que la décomposition réelle de  $\text{CO}_2$ , exprimée par la production de substance sèche, devient sensiblement moindre à un éclairage plus fort que l'optimum.) Tant que les arbres atteignent la même hauteur, ils s'ombragent mutuellement. Dès que l'un d'eux dépasse le toit, l'optimum



d'éclairage étant dépassé, les rameaux deviennent brusquement plus courts par moindre production de tissus.

Par « éclairage optimum et maximum » nous n'entendons plus seulement l'intensité totale de la lumière. Nous tenons compte aussi de la proportion quantitative des diverses longueurs d'onde. Nous savons que les rayons rouges et oranges favorisent la constitution de la chlorophylle. Mais pour une insolation très vive, les rayons bleus et violets deviennent destructeurs de la chlorophylle (Dangeard 1927). Nous pourrons donc avoir, suivant la composition spectrale qualitative et quantitative, et suivant l'espèce envisagée, un excès d'énergie en faveur de la constitution de la chlorophylle ou en faveur de sa destruction. Il y aura aussi, forcément, le cas d'équilibre où la vitesse de construc-

tion et la vitesse de destruction seront égales. Une lumière qui s'enrichit progressivement en rayons de courtes longueurs d'onde doit donc progressivement diminuer la production de la chlorophylle et par conséquent la production de substance sèche. La croissance annuelle des rameaux sera ralentie, et nous devons nous attendre à voir diminuer le nombre des rameaux et des aiguilles. (Voir l'observation n° 26, cas 1, 3 et 4, photo 3).

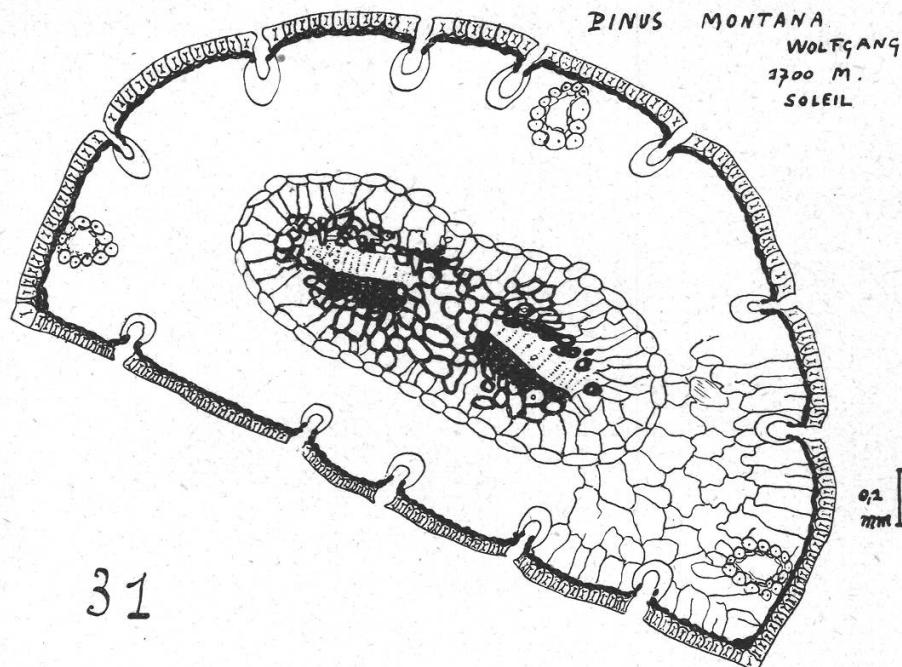


## VI.

Mes observations, et l'étude des expériences de nombreux savants, résumées précédemment, m'ont amené à attribuer aux variations de la lumière un grand rôle dans le changement de port de l'épicéa à mesure que l'on atteint des altitudes plus élevées, et finalement dans l'arrêt de la croissance à une altitude déterminée. Cette conviction m'a incité à entreprendre des mesures d'intensité lumineuse au moyen d'un actinomètre. Mais cette méthode ne nous fournit que des valeurs relatives, pour chaque altitude, à l'intensité totale qui y était observée au même moment.

Il serait intéressant de savoir à quelles quantités d'énergie reçues par les arbres observés correspondent ces mesures relatives. Pour avoir un résultat exact, il faudrait fixer aux endroits choisis des radiographes enregistreurs qui resteraient en place pendant toute l'année. Actuellement, cela est impossible. Nous pouvons cependant faire une première tentative en vue d'exprimer en calories-grammes par centimètre-carré

l'énergie reçue par les arbres que j'ai étudiés. Les nombres qui résulteront de mon calcul ne seront pas exacts. Ils seront entachés d'erreurs que je ne vois pas encore le moyen de corriger. Toutefois ils auront l'avantage de nous renseigner, par une première approximation, sur



l'ordre de grandeur des différences d'éclairage auxquelles sont soumis les arbres qui font l'objet de cette étude.

\* \* \*

L'observatoire de physique météorologique de Davos mesure, depuis vingt ans, l'intensité du rayonnement total et des différentes parties du spectre. Les travaux de Dorno, Lindholm et Mörikofer (1927—1929) nous fournissent tous les renseignements exacts concernant ce rayonnement. Ils ont établi les intensités horaires, quotidiennes, saisonnières, annuelles pour chaque partie du spectre, dans la plaine, à Davos et à Muottas-Muraigl, endroits rapprochés géographiquement, différenciés par leur altitude.

Empruntons à leurs travaux les données qui peuvent nous être utiles.

L'intensité totale du rayonnement,<sup>1</sup> moyenne annuelle comparativement à Davos, nous donne en pourcentage :

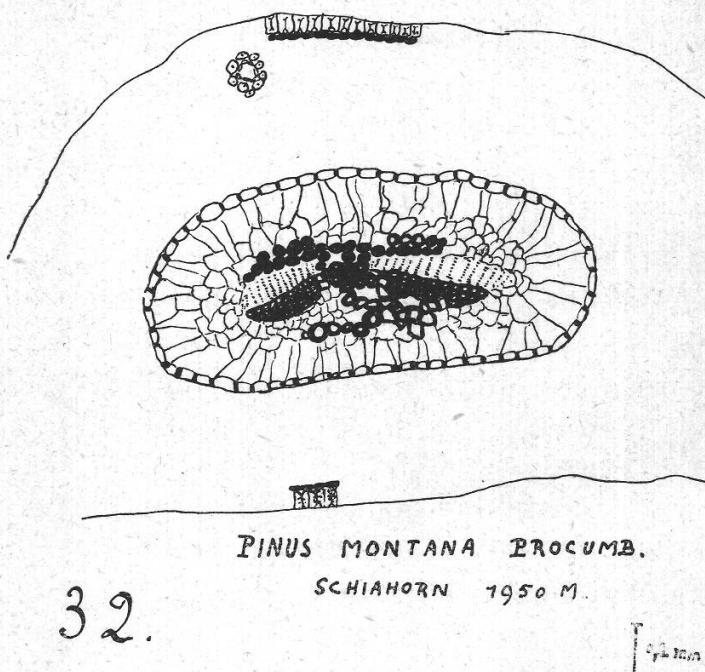
Muottas-Muraigl (2460 m)	110 %
Davos (1560 m)	100 %
Agra (565 m)	88 %

(Lindholm. 1929)

<sup>1</sup> On entend par intensité totale le rayonnement direct du soleil et le rayonnement de la voûte céleste, le tour complet de l'horizon étant dégagé.

Par an, à Davos, et par ciel sans nuages, l'intensité totale reçue par une surface de  $1 \text{ cm}^2$  perpendiculaire au rayonnement est de 8682 cal.-gr. Si la surface est horizontale, elle reçoit 4898 cal.-gr.

(Ibidem)



Confrontons ces résultats avec nos observations.

a) L'épicéa trouve ses conditions optima, en pleine lumière, de 1200 à 1520 mètres dans la vallée de Davos; à 1620 mètres dans les vallées orientées E.-W. Le rayonnement total reçu par une surface horizontale vaut :

à 1200 mètres 4673 cal. gr./ $\text{cm}^2$  par an  
à 1520 mètres 4854  
à 1620 mètres 4947

Le relèvement de 100 mètres dans les vallées E.-W. s'explique par les conditions orographiques. Les flancs de ces vallées étroites, parfois encaissées (Mönchalptal) interceptent le soleil pendant un temps plus long que ne le font les pentes de la vallée de Davos. La durée d'éclairage par les rayons directs du soleil y est moins grande.

b) Les arbres dans la forêt ne bénéficient que d'une partie de cet éclairage. A Unter-Laret (1520 m) nous avons mesuré dans la forêt 1/6 du rayonnement total, c'est-à-dire 809 cal.-gr./ $\text{cm}^2$ .

c) A 1800 mètres, sur le flanc de Schatzalp, les parties d'arbres abritées dans la forêt sont normales. Elles bénéficient de 1/2,6 du rayonnement total, donc de 1921 cal.-gr./ $\text{cm}^2$ .

d) L'arbre signalé en c), dont il a été parlé à l'observation n° 2, nous intéresse particulièrement par la différence qu'il présente entre sa base et le mât qui la surmonte.

Le *minimum* de lumière utilisable par l'épicéa est, d'après Wiesner, de 1/28 à 1/36, résultat que confirment mes propres mesures. Or, l'optimum établi en *a)* se trouve entre 4673 et 4947 cal.-gr./cm<sup>2</sup>. La partie inférieure de l'arbre, avec ses 1921 cal., végète donc convenablement. Mais la partie de la cime qui émerge au-dessus de la forêt reçoit 4996 cal.-gr./cm<sup>2</sup>, intensité qui dépasse l'optimum.

*e)* A 1900 mètres se place la limite extrême où puisse croître l'épicéa. Il y reçoit 5069 cal.-gr./cm<sup>2</sup>. C'est le maximum qu'il puisse supporter, du moins dans la région explorée. Car il est bien entendu que *la lumière n'est qu'un des facteurs qui influent sur la croissance des plantes*, et il est probable que les variations de ce facteur sont liées aux variations de température, humidité atmosphérique, composition du sol, humidité du sol.

Nous trouvons donc pour *Picea excelsa*, dans la vallée de Davos :

maximum : 5069 cal. gr./cm<sup>2</sup> par an  
optimum : 4673—4947 »

La valeur la plus forte que nous puissions trouver pour le minimum utilisable est de 1/25 de 5069, donc 202 cal.gr./cm<sup>2</sup>.

L'optimum se trouve ainsi très près du maximum tolérable.

\* \* \*

Une belle expérience de Dangeard (loc. cit. p. 134) montre la nocivité d'une intensité lumineuse trop grande : *l'amidon s'accumule dans les cellules et la chlorophylle diminue en quantité. L'amidon ne se transforme donc pas et n'ira pas former de substance sèche dans les tissus de la plante.*

La photo de l'observation 21 (photo 3) est en accord avec la diminution de substance sèche en présence d'une intensité lumineuse trop grande.

L'exemple de l'observation n° 4 est normal quant à la croissance et se trouve exposé à un éclairage optimum. L'exemple n° 3, en déficit de substance, reçoit la lumière maximum supportable.

Les exemples 1 et 2 quoique situés à une altitude supérieure à 3, reçoivent l'optimum lumineux.

*Nous avons rattaché le port de nos arbres à une question d'éclairage dépassant l'optimum. Si cette interprétation est bonne, nous devons retrouver dans les cellules vertes des aiguilles de *Picea* l'accumulation d'amidon et le déficit de chlorophylle que nous venons de signaler dans les expériences de Dangeard, chaque fois que l'éclairage dépasse l'optimum. Nous avons obtenu ces résultats, qui figurent dans la deuxième partie du présent travail.*

\* \* \*

Mais, avant d'avoir abordé les travaux de laboratoire qui devaient nous y conduire, nous avons terminé cette première série d'observations en forêt par une rapide investigation de la teneur des aiguilles en chlorophylle.

Plusieurs de nos observations relatent qu'au-dessus de 1520 mètres dans la vallée de Davos orientée N.-S., au-dessus de 1620 m dans les vallées E.-W., les aiguilles deviennent olives lorsqu'elles sont exposées à la pleine lumière.

Nous avons attribué ce changement de couleur à une augmentation des composants jaunes (carotine + Xanthophylle) relativement à la quantité de chlorophylle ou bien à une diminution de la chlorophylle relativement aux pigments jaunes.

Afin de nous en convaincre nous avons pris des poids égaux

I d'aiguilles vertes à 1565 mètres  
II d'aiguilles olives à 1900 mètres  
III d'aiguilles vertes à 1850 mètres

Nous avons extrait les pigments au moyen de mêmes volumes d'alcool éthylique à 95°, au bain-marie, jusqu'à épuisement complet.

Nous inspirant du procédé de séparation de Tswett, nous avons trempé dans ces solutions des bandes de papier buvard blanc, épais.

Les colorants, adsorbés, se sont étagés en trois zones, une jaune encadrée de deux vertes.

Le jaune avait même importance dans les trois adsorptions. Pour les aiguilles olives, l'adsorption donnait moins de vert.

L'expérience fut recommencée plusieurs fois; elle donna toujours le même résultat (cf. photo 5).

Cette expérience, encore rudimentaire, a donné un renseignement très net en faveur de l'appauvrissement de la chlorophylle en présence d'un éclairage dépassant l'optimum.

## VII.

*Jusqu'à présent, nous nous sommes bornés à envisager les variations du rayonnement total, à mettre d'accord nos observations avec la variation d'intensité de ce qu'on appelle en général la lumière blanche solaire, rayonnement qui comprend, outre la lumière visible, une part d'ultraviolet (la plus petite longueur d'onde enregistrée à Davos à midi, en juin-août, est 296,4).*

*Tâchons maintenant de savoir quelles sont les variations pour la partie rouge-orange et pour la partie bleue-violette du spectre, voyons ce que l'on sait au sujet de l'action spécifique de ces deux régions de longueurs d'onde, et confrontons nos connaissances avec le résultat de nos observations.*

\* \* \*

Voici d'abord les données fournies par l'observatoire de physique météorologique de Davos (loc. cit.).

a) Rapport annuel moyen des rayons ultraviolets, par rapport à Davos :

Hochserfaus (1800 m)	1,15
Davos (1560 m)	1
Agra (565 m)	0,73

(Lindholm)

b) Intensité des rayons rouges en juillet-août, le soleil faisant un angle de 40° :

Muottas-Muraigl (2460 m)	0,909 cal. gr./cm <sup>2</sup> par minute
Davos (1560 m)	0,870
Agra (565 m)	0,711
Potsdam (0 m)	0,719

(Dorno)

c) De Davos (1600 m) à Muottas-Muraigl (2460 m) l'ultraviolet augmente très fortement. Il augmente en moyenne de

37 %	pour le soleil à 65°
45 %	» à 50°
66 %	» à 30°
158 %	» à 20°

plus en été qu'en hiver, plus au printemps qu'à l'automne. (Dorno)

d) Comparaison du bleu-violet entre Muottas et Davos :

octobre	1 % en plus à Muottas-Muraigl
janvier	0
mars	6
juin	26

(Dorno)

e) Le bleu-violet augmente de Zurich (430 m) à Davos (1600 m) de

200 %	en hiver,
35 %	en été,
100 %	au printemps et à l'automne.

f) Le rapport en bleu-violet, à Davos, entre celui qui est rayonné de la direction sud et celui qui est rayonné par toute la voûte céleste, est en moyenne :

rapport.	Sud	Intensité	
		Zénith	Sud
Juillet . . . . .	0,48	754,4	363,8
Octobre . . . . .	1,06	370,1	392,1
Janvier . . . . .	2,19	223,5	488,8
Mars . . . . .	1,30	529,4	686,4
Juin . . . . .	0,50	1369,6	680,2

Unités Eders. (Meteorol. Zeitschr. 1925, p. 81.)

Ceci signifie qu'en juin et juillet, mois les plus importants pour la végétation en haute montagne, les rayons bleus-violets sont surtout émis par toute la voûte céleste, plus que par les rayons directs du soleil.

(Dorno)

Pendant la période de végétation, tandis que de 430 à 1600 mètres le bleu-violet augmente en moyenne de 78 %, le rouge n'augmente que de 23,7 % (différence d'altitude : 1170 m).

Entre 1600 et 2456 m (différence 856 m), le rouge augmente de 4,5 %, tandis que le bleu-violet augmente de 16 %. Dans la région de la limite des forêts, le bleu-violet augmente donc très rapidement.

Dangeard (loc. cit.) attribue à *un excès de bleu-violet un arrêt dans le fonctionnement des diastases*. L'assimilation est donc progressivement ralentie et cesse complètement à un moment donné. L'amidon s'accumule dans le parenchyme et n'est plus transformé en produits solubles. L'excès de rayons bleus-violets serait donc cause de l'arrêt ou du ralentissement de croissance. L'accumulation d'amidon ne serait pas cause d'arrêt, mais résultat. Explications, mesures et observations concordent sur ce point. Si nous ajoutons la remarque de Dangeard que la nocivité des rayons bleus et violets est sensible au soleil mais peu sensible à la lumière diffuse, nous comprenons encore mieux la forte différence de port pour l'épicéa à 1850 m entre les parties entourées par la forêt et celles qui émergent.

Des expériences concluantes de Dangeard (loc. cit.) montrent que *les rayons rouges et jaunes, à partir d'une certaine intensité, décolorent la chlorophylle, la détruisent*. En somme, et l'élaboration chlorophyllienne et la transformation des produits élaborés sont contrecarrées si le rouge et le violet dépassent l'optimum.

L'augmentation des rayons rouges nous explique à merveille le virage des aiguilles du vert à l'olive. Nos spectres d'adsorption nous mènent expérimentalement à la même conclusion que Dangeard. Les feuilles olives accusent un déficit de chlorophylle alors que la quantité des pigments jaunes semble n'avoir pas varié. Rappelons aussi que l'excès de violet ne nuit nullement aux pigments jaunes, qui sont très stables. (Dangeard, ibid.)

*L'action d'un excès de lumière rouge est destructrice, tandis que celle d'un excès de lumière violette est inhibitrice.* Nous ne pouvons songer à séparer les deux actions, dont l'ensemble arrive à troubler complètement le métabolisme cellulaire.

La moyenne du bleu-violet à Davos (1600 m) de mars à juin est de 949,5 unités Eders en lumière zénithale et de 455,5 en lumière du sud. A Muottas-Muraigl (2456 m) il y a une moyenne de 16 % en plus pour les mêmes mois. 949,5 (zénith) et 455,5 (sud) seront les valeurs supérieures de l'optimum de lumière violette. Le maximum tolérable, à 1850 m, sera de 994,1 (zénith) et 476,9 (sud).

En ce qui concerne la lumière rouge, l'optimum varie entre de larges limites puisqu'on trouve des aiguilles très vertes depuis le niveau de la mer jusqu'à 1600 mètres pour des exemplaires exposés au soleil.

Potsdam (0 m) 0,719 cal./gr.  $\text{cm}^2$  par minute, par soleil à 40°  
Davos (1600 m) 0,870 cal./gr.  $\text{cm}^2$  par minute, par soleil à 40°

Le maximum supportable se situe entre 1770 et 1900 m.

0,878 environ pour le début du changement de couleur,  
0,886 pour la limite supérieure d'existence de l'épicéa.

## VIII.

### Nouvelles observations.

A côté de *Picea excelsa*, la forêt de conifères comprend encore dans les Grisons : *Pinus Montana*, *Pinus sylvestris*, *Larix decidua* et *Pinus Cembra*.

*Pinus montana*, sous sa forme érigée, se trouve sur des terrains très pauvres, où *Picea excelsa* ne croît pas (serpentine).

Suivant les mesures de Wiesner, il a besoin de plus de lumière que *Picea excelsa*. Aussi la forêt est-elle plus clairsemée et le port des arbres est-il plus léger.

*Larix decidua*, dont le minimum de lumière utilisable est 1/5 (Wiesner), apparaît surtout en lisière des forêts de *Picea*.

*Pinus Cembra*, l'arolle, essence continentale, constitue la lisière supérieure de la forêt à partir de la Suisse orientale.

*Pinus engiadinensis* est une variété de *Pinus sylvestris* qui est adaptée au froid et forme des forêts en Engadine vers 1800—1900 m.

La forme couchée de *Pinus montana* (Legföhre) se trouve en transition entre la forêt subalpine et la région alpine.

Voici les observations que j'ai faites sur ces diverses espèces :

1. *Larix decidua* se trouvant souvent à la lisière, on rencontre à partir de 1700 mètres un assez grand pourcentage d'individus soumis à l'action du vent. L'action du vent sur *Larix* est typiquement reconnaissable : tronc et branches rejetés sous le vent; dessication des branches du côté du vent; sommet des cimes desséchés, avec comme conséquence remontée d'une nouvelle branche qui se dessèche à son tour. Ces individus présentent un aspect trapu (photo 6).

2. Mesures d'éclairage faites sur un bouquet de *Larix*, à 1750 m, exposition au Sud-Est.

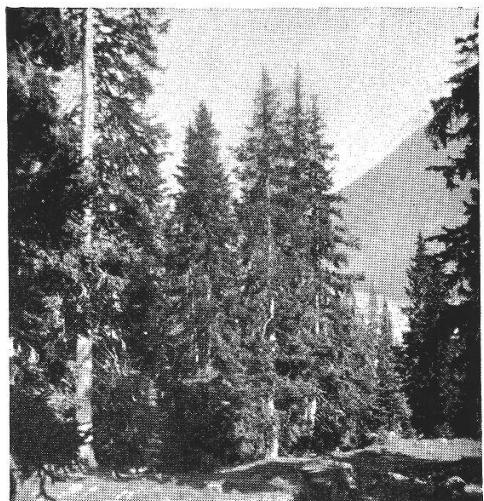
Le mélèze le plus exposé reçoit 1/1.

Minimum d'éclairage, au centre du bouquet : 1/4,6.

*Larix* ne subit presque pas de déformations semblables à celles de *Picea*. Il ne prend pas la forme cypressoïde et les sommets ne sont pas dégarnis (sauf ceux qui sont exposés au vent froid). Il est à remarquer que la teinte des aiguilles de *Larix* est beaucoup plus claire que celle de *Picea*.

3. L'épicéa s'élève jusqu'à la limite de la forêt, sauf dans le Tessin, les Grisons méridionaux et le Valais, où le mélèze et l'arolle forment la

## Tafel 1



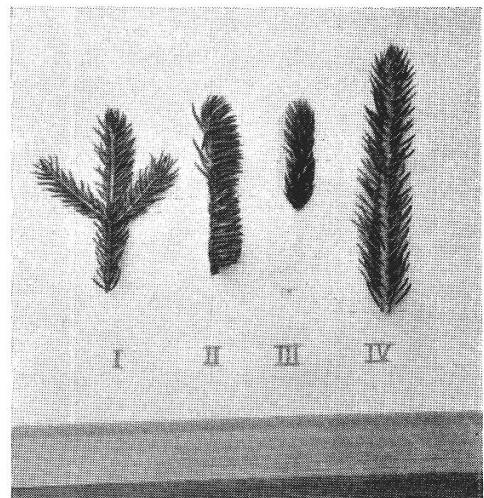
Phot. 1

Davos: Schiahorn 1700 m  
Epicéas dans la forêt. Cimes déformées



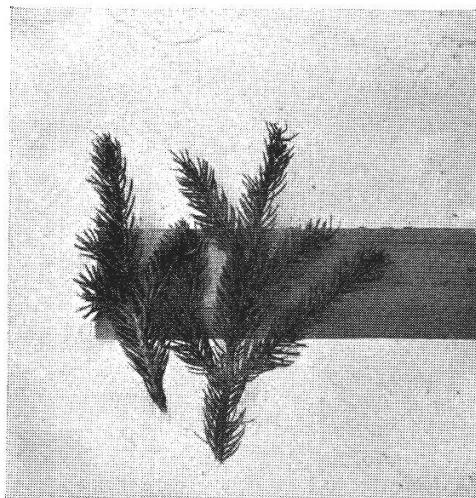
Phot. 2

Davos: Schiahorn 1800 m  
Cime d'Epicéa dépassant le toit de la forêt



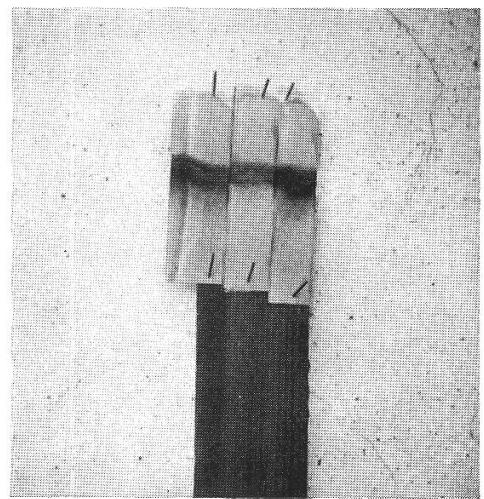
Phot. 3

Comparaison de quatre pousses d'Epicéas  
(Observation 21)



Phot. 4

Epicéas 1700 m. A gauche: Rameau exposé au soleil. A droite: Rameau du même arbre situé à l'ombre



Phot. 5

Adsorption des pigments de Picea exc.  
Au centre: Aiguilles olives.  
Sur les côtés: Aiguilles vertes



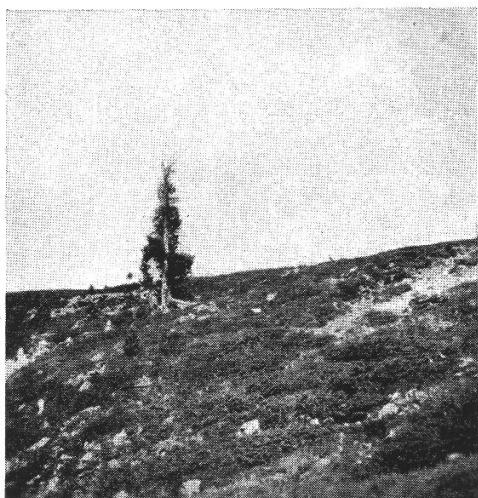
Phot. 6

Limite supérieure de la forêt de Larix dec.  
Murterpass 2200 m (Parc national)

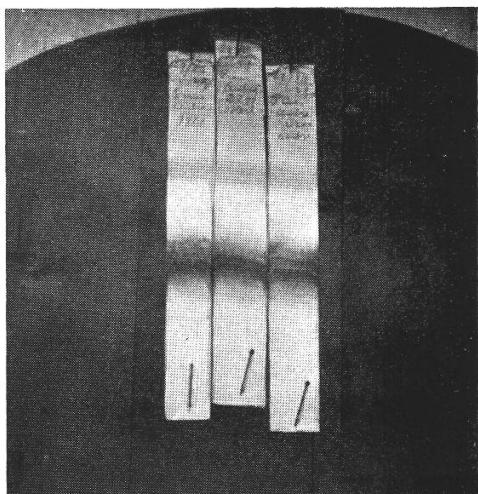
## Tafel 2



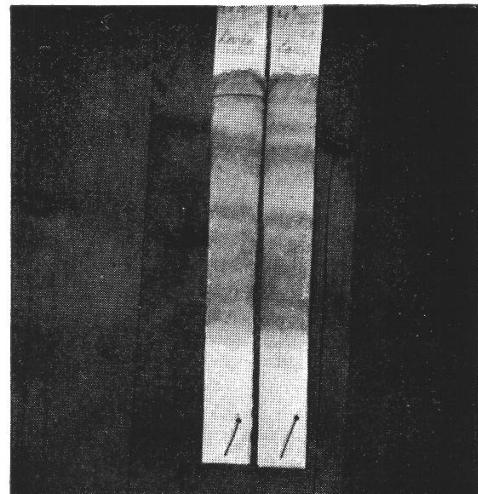
Phot. 7  
Flüelatal 2200 m  
Pinus cembra (le Sud est à droite)



Phot. 8  
Flüelatal 2200 m  
Pinus cembra (l'Est est à droite)



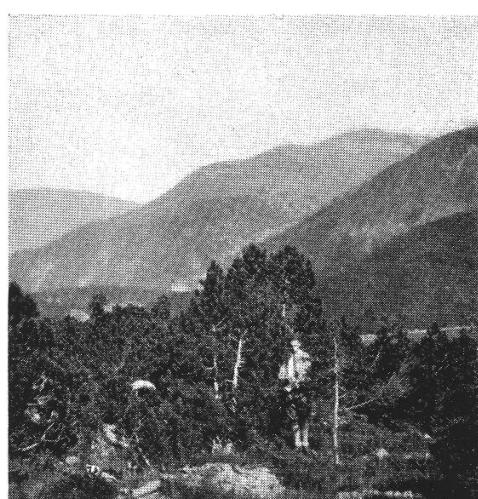
Phot. 9  
Adsorption des pigments de *Pinus cembra*  
à 1860 m et 2200 m



Phot. 10  
Adsorption des pigments de *Larix dec.*  
Au soleil et à l'ombre



Phot. 11  
Mot San Jon (Vulpera) 1350 m. Forêt  
de *Larix dec.* Picéa uniquement en sous-bois



Phot. 12  
Transition entre les formes érigées et couchées  
de *Pinus montana* (Wolfgang 1800 m)

lisière supérieure. Or ces derniers districts sont ceux où l'air, plus sec, laisse passer le plus de rayons bleus-violets.

4. *Larix*, *Pinus sylvestris* var. *engiadinensis*, *Pinus Cembra* qui montent plus haut que *Picea* et sont exposés à une lumière plus vive, ont tous des teintes plus claires.

5. Comparaison d'aiguilles prises sur *Picea*, *Larix* et *Pinus montana* couché, sur des rameaux de l'année précédente à évolution cellulaire stabilisée, et à altitudes identiques, après 4 jours d'absence de soleil.

Schiawang	<i>Picea</i>	<i>Larix</i>	<i>Pinus montana</i> var. <i>procombens</i>
155,5 m. Fond de la vallée.	aiguilles 18 mm. longueur, 1 mm. largeur, couchées horizontalement. vert assez foncé sur les deux faces.	30 mm en moyenne distribuées autour de la tige. Vert clair sur les deux faces.	
1750 m. Au milieu de la forêt.	11 mm. longueur, $\frac{1}{2}$ mm. largeur, dressées sur la tige. Vert très foncé sur les deux faces.		
1900 m. Limite supérieure de la forêt.	14 mm. longueur, 2 mm. largeur, pointées dans la direction de la lumière non ombragées : olives ombragées : vert foncé.	25 mm. en moyenne, surtout sous les tiges, celles du haut, rabattues. Face supérieure : olive pâle. Face inférieure : vert franc.	Groupées surtout du côté de la lumière, également vert franc sur les deux faces.

Qu'à 1900 m les aiguilles de *Larix* soient développées surtout sous les branches ne peut s'expliquer par le poids de la neige. Car les aiguilles ne poussent qu'après la fonte des neiges, et d'autre part les bourgeons situés à la face supérieure des branches, couvertes de neige, risquent moins d'être gelés que ceux qui se trouvent sous les branches.

L'éclairage fournit une explication plus suffisante, en accord avec le virage de teinte observé. Ce virage n'est d'ailleurs pas général. A 1900 m, il y a aussi des *Larix* dont les aiguilles sont uniformément vertes.

*S'il y a ici une influence de la lumière, elle est moins sensible que chez *Picea*.*

6. Forêt de *Pinus montana* érigés, sur la serpentine de la Totalp à Wolfgang. Minimum d'éclairage : 1/10,9 (à comparer avec le minimum de *Pinus Laricio* : 1/11).

7. Dans le Fluelatal, *Pinus Cembra* se rencontre à partir de 1830 m. Il reçoit environ 1/1. L'arbre est de même développement dans toutes les directions. Les aiguilles sont vertes sur les deux faces.

8. Dans la même vallée, sur le versant opposé au Sud (adret) à 2200 mètres se trouvent les derniers *Pinus Cembra*, en parfait état de croissance. Mais toutes les branches exposées au Sud sont plus courtes, celles au Nord, plus longues. Les branches sont horizontales. Toutes les aiguilles sont bien vertes. Pas de branches desséchées. Les arbres sont exposés à la lumière totale (photo 7).

9. A la même altitude, à une centaine de mètres de distance, se trouvent d'autres *Pinus Cembra*, au bord d'une pente abrupte. Le vent leur a causé la déformation typique, non comparable à la déformation signalée au n° 8 (photo 8).

10. La méthode d'adsorption de Tswett, employée pour *Picea*, a été appliquée à *Pinus Cembra*.

Même poids d'aiguilles à 1830 m  
à 2200 m au Sud  
à 2200 m au Nord  
(cf. photo 9.)

Les spectres d'adsorption ne présentent pas de différences.

11. *Larix*, à Wolfgang, 1650 m. Eclairage : 1/1,2. Les aiguilles au soleil sont plus pâles que celles qui sont ombragées. L'adsorption des solutions de chlorophylle n'accuse aucune différence entre les deux espèces d'aiguilles, sauf que les aiguilles au soleil cèdent plus difficilement leurs pigments à l'alcool que les autres (photo 10).

\* \* \*

Appliquant à ces observations les mêmes calculs que pour *Picea*, nous trouvons :

*Larix decidua* à 1750 m, isolé, reçoit 4981 cal. gr./cm<sup>2</sup> par an. Son éclairage minimum = 1083.

*Pinus Cembra* à 1830 m, isolé, reçoit 5030 cal. gr./cm<sup>2</sup> par an, à 2200 m : 5241.

\* \* \*

*Larix decidua* et *Pinus Cembra*, qui montent isolés au-dessus de la forêt, sont souvent soumis à l'action du vent qui les détruit. Pour *Pinus Cembra*, nous n'avons pas rencontré de changement de couleur des aiguilles. Les déformations très nettes signalées à l'observation 8, sont peut-être un signe de l'action de la lumière. Cette hypothèse est à pren-

dre en considération. Mais le fait demande à être vérifié ou infirmé par d'autres observations semblables.

Pour *Larix decidua*, le virage à l'olive est, comme chez *Picea*, fonction de l'altitude, mais pourtant d'une façon beaucoup moins sensible.

Les différences de teinte, accusées chez *Picea*, faibles chez *Larix*, disparaissent chez *Pinus Cembra*.

*Picea* trouve sa limite de croissance à 1900 m, *Larix* à 2200 m et *Pinus cembra* à 2250 m.

*A une limite supérieure croissante correspond une plus grande résistance de la chlorophylle à la lumière.*

Sur le versant Sud des Alpes, la limite supérieure de la forêt est constituée de *Larix* et de *Pinus Cembra*. Sur le versant Nord, nous y trouvons *Picea*. A intensité lumineuse égale, le versant Sud, plus sec par suite de l'incidence plus grande des rayons et l'arrêt des nuages par les crêtes, laisse passer plus de rayons à courte longueur d'onde. A intensité égale, *Larix* et *Pinus Cembra* supportent plus de rayons violets que *Picea*.

Une observation importante vient à l'appui de cette opinion :

Au-dessus de Vulpera, à Mot san Jon (Basse Engadine), de 1460 à 1900 m, s'étendent des forêts de *Larix* avec *Picea* exclusivement en sous-bois, bien ombragés. Ce n'est pas la nature du sol qui empêche *Picea* de croître, ni la température. Mais le climat de Vulpera est sec. Les précipitations y sont aussi peu nombreuses que dans le Tessin.<sup>1</sup> La lumière, ici aussi, laisse passer une plus grande proportion de violet. C'est la cause pour laquelle *Picea* se réfugie à l'ombre de *Larix* (photo 11).

*De l'examen des pigments, nous conclurons que *Pinus Cembra*, dont la chlorophylle reste toujours bien verte entre 1850 et 2200 m, s'y trouve dans son climat naturel, un climat qui comporte une forte dose de rayons violets; que *Picea*, par contre, ne parvient jusqu'à 1900 m que par sa grande résistance à une action lumineuse qui ne lui est plus assez favorable.*

\* \* \*

Le tableau suivant nous donnera les comparaisons d'éclairage des trois essences limitant la forêt dans la région de Davos. Je crois utile d'insister sur le fait que ce tableau n'offre qu'une première approximation; que les valeurs doivent subir des corrections impossibles à faire actuellement; qu'il ne vaut que pour la région explorée et n'est intéressant que par les relations qu'il permet d'établir.

<sup>1</sup> « En réalité, m'écrivit Monsieur le professeur G. Senn, l'Engadine reçoit encore moins de précipitations que le Tessin. » Voir Brockmann, Vegetation der Schweiz, 1925, 1. Lieferung.

Espèces	Altitude mètres	Rayonnement total-moyen cal. gr./cm. <sup>2</sup> par an	Rouge cal. gr./cm. <sup>2</sup> par minute	Bleu-violet Unités Eders	
			Moyennes pour juillet—août par soleil à 40°		
<i>Picea excelsa</i>	opt. { 1200 à 1620 max. 1900	4673	0,848	Zenith	Sud
		4947	0,878	828,9	477,3
		5069	0,888	868,7	500,2
<i>Larix decidua</i>	opt. 1750	4986	0,876	849,6	489,4
	max. 2200	5241	0,897	906,1	521,7
<i>Pinus Cembra</i>	opt. { 1830 à 2200 et au delà	5030	0,885	860,3	495,4
		5241	0,897	906,1	521,7

*La composition des pigments de Pinus Cembra à 2250 m, n'ayant pas subi de modification, l'éclairage qu'il y reçoit est encore optimum. L'arrêt doit être attribué à une autre cause que la lumière.*

En ce qui concerne *Pinus montana*, la seule forêt qui soit constituée de cette essence, dans la vallée de Davos, est celle qui croît sur l'éboulement de serpentine à Wolfgang. La limite supérieure s'établit sur une crête. Les arbres dont la cime dépasse cette crête ont les bourgeons terminaux détruits par les vents glacés. Des bourgeons axillaires se sont développés à leur place, donnant des branches horizontales. Ces exemplaires, qui sont certainement des *Pinus montana*, reconnaissables à leur écorce, à leurs aiguilles et à leurs cônes ressemblent ainsi par leur port à des *Pinus sylvestris*.

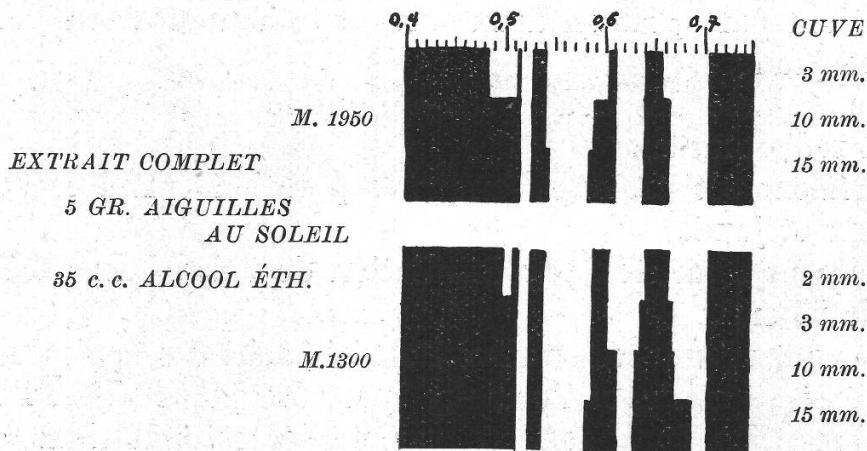
Tous les arbres qui se trouvent sous la crête ont le port et les aiguilles normales.

La même forêt est bordée par des *Pinus montana* couchés. On a beaucoup discuté sur la question de savoir si cette forme couchée est héréditaire ou non. Un fait intéressant nous est fourni ici : on y rencontre toutes les formes de transition entre la forme érigée et la forme couchée typique. Vers la limite de la forêt se trouvent les exemplaires avec des branches érigées et d'autres couchées. Plus on monte, plus toutes les branches sont couchées, plus les arbustes sont de petite taille (photo 12).

## Deuxième partie.

Les observations « *in situ* » relatées dans la première partie de ce travail nous ont amené à attribuer à l'accroissement de l'intensité lumineuse, au changement de proportion entre les parties les moins et les plus réfrangibles du spectre une des causes de l'arrêt de la forêt à sa limite supérieure.

Nous avons cherché à vérifier le bien-fondé de nos idées par des travaux de laboratoire.



Ces travaux ont été exécutés en août 1930 au « Schweizerisches Institut für Hochgebirgsphysiologie » à Davos, où nous avons trouvé l'appui obligeant du professeur Dr Löwy, pour lequel nous tenons à lui exprimer toute notre gratitude.

Il s'agissait d'opérer sur des aiguilles de *Picea excelsa*, *Larix decidua* et *Pinus Cembra* (exemplaires observés au cours des années précédentes et retenus comme typiques) les recherches suivantes :

1. Comparaison de la teneur en chlorophylle et pigments jaunes.
2. Richesse des cellules du parenchyme en grains de chlorophylle.
3. Présence d'amidon dans les grains de chlorophylle.
4. Présence de coniférine dans les divers tissus des aiguilles.

La première de ces recherches a pour but d'établir si le changement du vert à l'olive provient d'un déficit en pigments verts ou d'un excès de pigments jaunes.

La seconde, pour vérifier si, à partir d'une certaine intensité d'éclairage, le nombre de grains de chlorophylle diminue.

La troisième, pour avoir des renseignements sur l'élaboration chlorophyllienne.

Enfin la quatrième, pour étudier l'action des diastases, car la coniférine, glucoside, provient de cette action : que ce soit directement ou indirectement, peu importe.

### Technique.

1. Perfectionnement de la méthode par adsorption employée précédemment.

- a) Extraction par alcool bouillant d'un poids d'aiguilles, fraîches, toujours le même : 5 grammes. Les aiguilles sont prises sur des rameaux d'un an. L'extraction est achevée au bout de 2 à 3 heures, si l'on coupe les aiguilles transversalement.
- b) Adsorption, à l'obscurité et à l'abri des courants d'air, de ces solutions dans des lanières de papier-filtre de 2 cm de largeur et 12 cm de longueur.
- c) Les lanières sont partagées en deux suivant la hauteur : une partie verte, une jaune.
- d) Redissolution séparée des deux groupes, suivie de réadsorption, redision et redissolution.
- e) Ce fractionnement est prolongé jusqu'à séparation complète des pigments verts et jaunes.
- f) Les solutions sont ramenées, par distillation de l'alcool en excès, au volume de 35 cm<sup>3</sup>.
- g) Les solutions sont examinées en cuve Pulfrich, sous des épaisseurs de 1, 3, 5, 10 et 15 mm avec l'oculaire spectroscopique Zeiss. Les spectres d'absorption sont dessinés sur papier millimétrique et photographiés à la chambre spectrophotographique Zeiss.

2. Des cellules du parenchyme, situées contre l'épiderme, sont dessinées à la chambre claire, avec tous les grains de chlorophylle.

3. Les coupes transversales des aiguilles sont traitées par

2 gr. Hydrate de chloral  
2 cc. eau  
saturé d'iode.

Les grains d'amidon se teignent en bleu.

4. Réaction par Thymol-H. Cl, suivant Molisch (1923). La présence de coniférine (konstanter Bestandteil des Lignins [Molisch]) est indiquée par une couleur bleue. Nous avons aussi fait des essais sur la lignine, en la colorant en jaune par

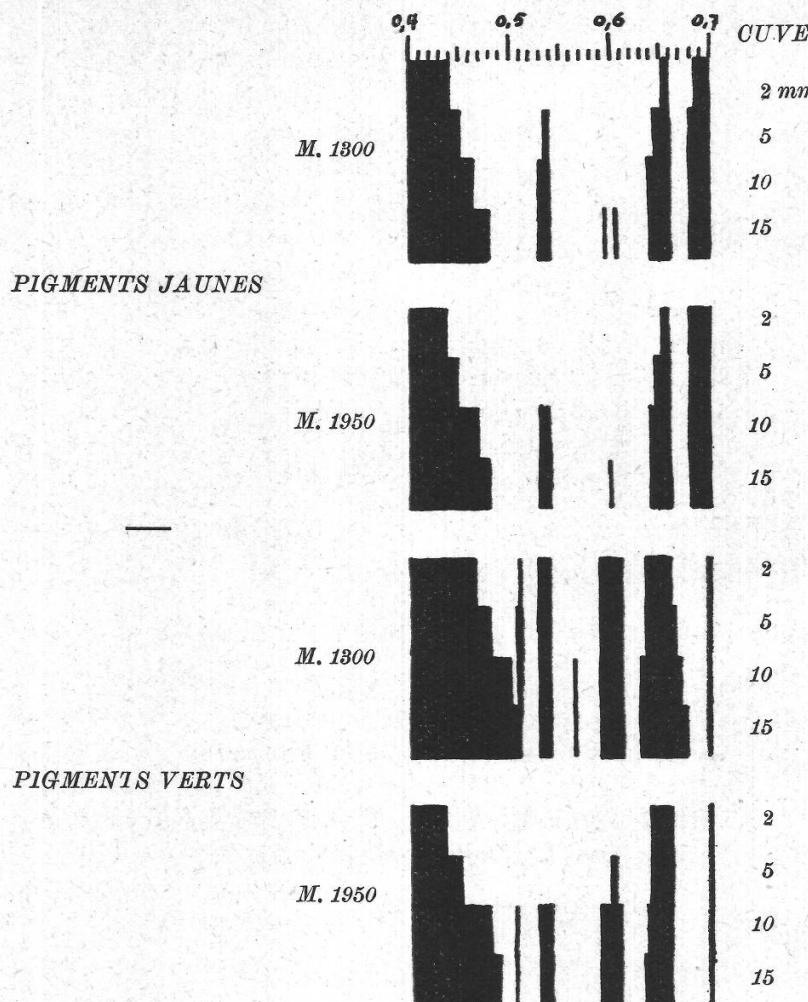
0,1 gr. sulfate d'aniline,  
10 cc. eau,  
1 goutte H<sub>2</sub> SO<sub>4</sub>.

ou en rouge cerise par une solution aqueuse à 5 % de phloroglucine.

Pour tous ces essais, les aiguilles ont été récoltées au mois d'août, à 9 heures et mises en œuvre à 11 heures.

I. a) Spectre d'absorption de *Picea excelsa*, sans séparer les pigments jaunes des verts. L'absorption est plus considérable dans le rouge à 1300 m qu'à 1950 m.

b) Après séparation des pigments, les spectres d'absorption des pigments jaunes sont identiques à 1300 et 1950 mètres. Pour les pigments verts, l'absorption est beaucoup plus forte à 1300 m qu'à 1950 m.



Il s'agit donc bien, pour les aiguilles de *Picea excelsa* exposées à un éclairage intense à 1950 m, d'une diminution de la quantité de pigments verts. La quantité de pigments jaunes ne varie pas.

## 2. Richesse en grains de chlorophylle.

Dessins 1 *Picea excelsa* 1300 m Exposé au soleil. Cellule riche en grains de chlorophylle.

*2	»	1300 m	»	à l'ombre. Cellule moins riche.
*3	»	1650 m	»	au soleil. Analogue à 1300 m, ombre.
*4	»	1650 m	»	à l'ombre. » soleil.
5	»	limite de 1950 m la forêt	»	au soleil. Grains moins nombreux que dans les cas précédents. Jaunâtres et souvent décolorés.

\* Les différences entre les cas intermédiaires 2, 3, 4 sont incertaines.  
Les cas 1 et 7, très nets, sont d'ailleurs plus importants.

*Les cellules sont les plus riches en grains de chlorophylle à 1300 m au soleil, et à 1650 m à l'ombre, pour les cas observés. L'appauvrissement est très sensible à 1950 m au soleil et est encore accentué pour les arbres d'avant-postes.*

Dessins 6	<i>Picea excelsa</i>	1950 m	Exposé à l'ombre. Grains nombreux, verts. limite de la forêt	Plus grands qu'au soleil.
7	» arbre isolé	2100 m	» au soleil. Grains très peu nombreux et petits. » à l'ombre. Même aspect que 1950 m, ombre.	
8	<i>Larix decidua</i>	1960 m		Même aspect au soleil et à l'ombre: grains de chlorophylle gros et peu nombreux.
9	»	1600 m 2100 m	» au soleil. Grains nombreux et petits. » à l'ombre. Même aspect. Branche basse tapie dans les Rhododendrons.	

*A 1960 m Larix decidua accuse une diminution du nombre de grains de chlorophylle pour les exemplaires fortement éclairés.*

### 3. Mise en évidence des grains d'amidon.

Dessins 10	<i>Picea</i>	1350 m	} Les grains sont petits à l'ombre et au soleil.
11	»	1600 m	
12	»	1650 m	} Les grains sont beaucoup plus gros au soleil qu'à l'ombre. La différence s'accentue avec l'altitude. A 2100 m, altitude extrême pour un arbre isolé, les grains sont très gros, tant à l'ombre qu'au soleil.
		1950 m	
		2100 m	

Les travaux de Böhm, Schimper, J.-R. Green, cités par Czapek (1922), font apparaître la formation des grains d'amidon dans le parenchyme foliaire comme un processus régulateur qui empêche les produits de l'assimilation d'atteindre une trop forte concentration lorsque leur transformation ne se fait plus assez rapidement, par suite d'une diminution de la quantité des diastases. J.-R. Green (1897) mit en évidence une perte de 68 % de diastases dans des feuilles exposées à fort éclairage pendant 14 jours, sous l'influence de l'augmentation des rayons ultraviolets.

Nos observations concordent avec ces résultats. Il est remarquable qu'à 2100 m, à 10 h. du matin, les cellules sont bourrées d'amidon, non seulement au soleil, mais aussi à l'ombre. Or, à l'ombre, on ne peut incriminer la valeur totale de l'éclairage, mais certainement l'excès de rayons à courte longueur d'onde par rapport aux autres.

Il est remarquable aussi que le dessin 1, fait d'après des aiguilles où la réaction n'a été faite que 24 heures après la cueillette, révèle de grandes quantités d'amidon pour les aiguilles à partir de 1650 m au

soleil. Ces faits montrent la grande pauvreté en diastases ou leur faible activité.

Dessins 13 *Larix decidua* 1425 m  
1600 m  
1950 m  
2100 m } Les grains d'amidon restent toujours petits, à toutes altitudes et tous éclairages.

*L'action des diastases ne semble pas être ralenties à la limite de la foreêt pour Larix decidua.*

Dessins 14 *Pinus Cembra* 1650 m  
2100 m } Même aspect des grains d'amidon Pourtant, à 2100 m, au soleil, les grains montrent une tendance au grossissement.

*Il est probable que, pour Pinus Cembra, à 2100 m, au soleil, les diastases commencent à diminuer.*

Dessins 15 *Pinus montana* 1700 m  
16 formes érigées 1720 m  
17 et couchées 1950 m } Grains petits et moyens, même aspect partout, sauf pour une forme érigée à 1950 m (limite) où les grains sont gros.

Résultats indécis, du fait que la forme érigée à 1950 m pourrait bien être un hybride de *Pin. sylvestris*  $\times$  *Pin. montana*.

4. Essais sur la présence de Coniférine par Thymol H Cl. La présence de coniférine est décelée par la couleur bleue. Il semble logique d'admettre que, toutes conditions étant égales, l'intensité de la couleur obtenue varie avec la quantité de coniférine.

La réaction a été effectuée une centaine de fois, sur de nombreux exemplaires. Les résultats ont montré une grande régularité de la réaction.

Dessins 18 *Picea excelsa* 1300 m Soleil. Epiderme, bois, sclérenchyme bleu vif.  
19 » 1300 m Ombre. » bleu vif.  
20 » 1300 m Détail de l'épiderme et du faisceau.  
21 » 1650 m Soleil. Epiderme, bois, sclérenchyme bleu pâle.  
22 » 1650 m Ombre. » bleu vif, comme 1300 m.  
23 » 1950 m Soleil. » bleu très pâle. Sclérenchyme bleu seulement à la périphérie. Bois vert-bleuâtre.  
24 » 1950 m Ombre. Epiderme, sclérenchyme bleu vif. Bois, bleu pâle.  
25 » 1950 m Soleil. Détail de l'épiderme et du faisceau

*La réaction décelant la présence de coniférine décroît en intensité à partir d'une exposition au soleil à 1650 m.*

Dessins 26 *Larix decidua* 1600 m Soleil  
27 » 1600 m Ombre. } Epiderme et du faisceau bleu vif.  
28 » 1960 m Soleil  
29 » 2150 m Soleil. Epiderme, bleu pâle. Bois vert-bleu.

*Pour Larix decidua, cette réaction diminue d'intensité à partir de 2150 m (limite supérieure).*

Dessins 30 *Pinus Cembra* 2200 m Soleil et Epiderme, bleu très pâle  
Ombre. Faisceau bleu intense.

*A la limite supérieure, le faisceau est aussi riche en coniférine au soleil qu'à l'ombre, chez Pinus Cembra.*

Dessins 31 *Pinus montana* 1700 m Soleil.  
32 *Pinus montana procumbens* 1950 m Soleil. } Pas de différence dans l'épiderme ni dans le bois.

*Sclérenchyme de P. procumbens plus riche en coniférine que celui de la forme érigée.*

Résultats indécis.

Dessins 33 *Pinus Cembra* 1650 m Ombre. Phloroglucine + H Cl.

Les réactions par la phloroglucine et par le sulfate d'aniline, portant sur la totalité de la matière ligneuse, n'ont jamais fourni de différences de nuances, ni en altitude ni en éclairage.

Les essais sur la coniférine ont porté sur

21 *Epicéas*  
16 *Larix*  
8 *Pinus Cembra*  
5 *Pinus montana*.

Nous ne reproduisons ici, en noir, que quelques-uns de nos dessins, qui furent colorés à la nuance exacte; nous tenons la série complète, teintée à l'aquarelle, à la disposition des personnes que la question intéresse spécialement.

### Conclusions.

Les faits observés dans les aiguilles, relatifs à la quantité de chlorophylle, d'amidon, de coniférine, présentent des variations quantitatives intéressantes.

*Picea excelsa* : *Diminution de la quantité de chlorophylle à partir de 1650 m, à exposition très éclairée.*

*Diminution de la quantité ou de l'activité des diastases à partir de la même altitude et de la même exposition.*

*Diminution de la coniférine à partir de la même altitude et de la même exposition.*

*Larix decidua* : *La quantité de chlorophylle commence à diminuer à 1950 m à exposition très éclairée.*

*L'action des diastases ne présente pas de symptômes de diminution.*

*La quantité de coniférine diminue à 2150 m.*

*Pinus Cembra* : *Pas de diminution de la quantité de chlorophylle.*

*Pas de diminution de la quantité de diastases ou de son activité.*

*Même teneur en coniférine partout.*

Ces faits ne sont pas imputables au vent. Ils ne sont pas explicables par l'action du froid, la formation des tissus se faisant en été, alors que la température diurne est élevée dans la haute montagne.

Par contre, ils sont explicables par l'action de la lumière :

- a) Leurs variations concordent avec les variations de l'éclairage.
- b) Ils sont en accord avec des faits semblables étudiés par divers auteurs, pour lesquels des travaux de laboratoire ont établi l'action de la lumière.

Nous admettons :

Pour *Picea excelsa* : qu'à partir de 1650 m l'intensité moyenne annuelle des rayons lumineux les moins réfrangibles (région rouge-orange) dépasse l'optimum et diminue progressivement la constitution de la chlorophylle; que l'assimilation de  $CO_2$  n'est pas diminuée et continue même à augmenter; mais que l'action des diastases ralentit rapidement sous l'effet de l'augmentation des rayons violets et ultraviolets.

Une des causes importantes de la limite supérieure de croissance de *Picea excelsa* est l'intensité de la partie la plus réfrangible du spectre lumineux (région violette) et des rayons ultra-violets.

Une autre cause intervient dans l'établissement de cette limite supérieure, par son action sur d'autres facteurs, notamment la température (B. Zinn, 1930).

Pour *Larix decidua* : qu'à partir de 2100 m la même action des rayons rouges se fait sentir; que l'action des diastases n'est pas diminuée à la limite supérieure de croissance.

La diminution de coniférine est peut-être liée à la diminution des pigments assimilateurs.

Pour *Pinus Cembra* : que jusqu'à sa limite supérieure de croissance, l'augmentation de l'éclairage n'a pas d'action défavorable.

Les conclusions auxquelles nous avons été amenés expliquent le fait que l'on rencontre très rarement, dans la région étudiée, des *Picea excelsa* présentant les symptômes de l'action du vent (dessication, déformation typique, rejet des branches) : la limite de croissance est inférieure à l'altitude où généralement ces vents froids sont destructeurs pour les arbres. Au contraire, on trouve beaucoup de *Larix* au-dessus de la limite supérieure de la forêt, et surtout des *Pinus Cembra* qui sont desséchés par ces vents.

Elles permettent aussi de comprendre que *Larix* et surtout *Pinus Cembra* conservent jusqu'à leur limite supérieure le port normal, aux branches entièrement formées. Malgré la diminution de chlorophylle, l'assimilation se poursuit intensément, la transformation des produits directs de l'assimilation continue normalement par suite de la résistance

des diastases aux rayons violets. La substance ligneuse se forme plus lentement, mais les branches acquièrent leur développement normal. Chez *Picea excelsa* au contraire, l'action des diastases étant fortement entravée, la substance ligneuse formée devient rapidement moindre.

Les rameaux se raccourcissent considérablement, d'où le port en forme de mât.

On remarquera par ailleurs la concordance observée entre le comportement des cellules du parenchyme et le port des arbres.

---

### Littérature.

- 1931 W. F. Barker: Quelques effets de la lumière. (Réd. gén. des Sciences. T. XLII, n° 21.).
- 1924 J. Ch. B o s e : Physiology of Photosynthesis.
- 1932 B r a u n - B l a n q u e t und Ed. R ü b e l : Flora von Graubünden. I. Studien über die Baumgrenze im Hochgebirge.
- 1898 B ü l e n : Ber. Schweiz. Bot. Gesellschaft 1898. Heft VIII.
- 1925—26 J o o s C a d i s c h : Zur Talgeschichte von Davos. (Jahresbericht der naturforschenden Gesellschaft Graubündens. LXIV. Band).  
Cartes : Reisekarte von Graubünden 1 : 300,000 (Rhät. Bahn, Chur).  
Touristenkarte von Davos und Umgebung, 1 : 50,000 (Kümmerly u. Frey).  
Davos 1 : 10,000 (Institut Cartographique suisse.).  
Flüelapoststrasse Davos-Süs (Kümmerly u. Frey).
- 1927 R. C o m b e s : La vie de la Cellule végétale, I.
- 1922 F. C z a p e k : Biochemie der Pflanzen, T. I.
- 1927 P. D a n g e a r d : Recherches sur l'assimilation chlorophyllienne. (Le Botaniste, 1927, fasc. 1—6.)
- 1927 C. D o r n o : Grundzüge des Klimas von Muottas-Mouraigl.
- 1928 — Tägliche, jährliche und sekuläre Schwankungen der Sonnenstrahlung in Davos.
- 1867 F a m i n t z i n e . Die Wirkung des Lichtes auf Algen. (Jahrb. für wiss. Bot. Bd. VI.)
- 1912 O. F e u c h t : Variationen mitteleuropäischer Waldbäume. (Vegetationsbilder R. IX, H. 8.)
- 1923 E. F u r r e r : Kleine Pflanzengeographie der Schweiz.
- 1897 J. R. G r e e n : Phil. Trans. Roy. Soc. London, 167, 1897.
- 1918 M. H e n r i c i : Chlorophyllgehalt und Kohlensäure-Assimilation bei Alpen- und Ebenenpflanzen. Dissertation. Verh. der naturforschenden Gesellschaft Basel.
- 1921 — Zweigipflige Assimilationskurven (ibid.).
- 1929 F. L i n d h o l m : Normalwerte der Gesamtstrahlung und der auf die Cadmiumzelle wirksamen Ultraviolettrstrahlung der Sonne für Davos. (Festschrift für die 110. Jahresversammlung der Schweiz. Naturf. Ges. in Davos.)
- 1911 L u b i m e n k o : L'assimilation chlorophyllienne et la production de substance sèche à la lumière blanche et à la lumière colorée. (Réd. gén. de Bot. T. 23.)

- 1923 Jean Massart: Biologie générale.  
1924 — Coopération et conflit des réflexes. (Acad. Sc. Belg. Mémoires. T. V. fasc. 8.)  
1923 H. Molisch: Mikrochemie der Pflanzen.  
1930 S. L. A. Odèn: L'éclairage électrique et la culture. (La Nature. 1<sup>er</sup> juin 1930, p. 524.)  
1909 Schinz et Keller: Flore de la Suisse. I.  
1898 C. Schroeter: Ueber die Vielgestaltigkeit der Fichte.  
1906 — Die Alpenflora der Schweiz und ihre Anpassungserscheinungen.  
1926 — Das Pflanzenleben der Alpen.  
1890 Timiriazeff: Comptes-rendus. Acad. Sc. : T. 110.  
1894 Wiesner: Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls tropischer Pflanzen.  
1907 — Der Lichtgenuss der Pflanzen.  
1902 Th. von Weinzierl: Alpine Futterbauversuche.  
1930 B. Zinn: Abhängigkeit der Lignin- und Xylembildung von äusseren Faktoren. Dissertation.
-