

Zeitschrift:	Mémoires de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Herausgeber:	Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Band:	1 (1922-1924)
Heft:	6
Artikel:	Nardus stricta : étude physiologique, anatomique et embryologique
Autor:	Coulon, Jacques de
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-287447

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: 18.02.2026

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

Nardus stricta.

Etude physiologique, anatomique et embryologique

PAR

JACQUES DE COULON

PRÉFACE

Ce travail a été exécuté au laboratoire de physiologie végétale de l'Ecole Polytechnique Fédérale à Zurich. Il a bénéficié des précieux conseils de M. le professeur P. Jaccard et l'auteur tient à le remercier tout particulièrement pour le bienveillant intérêt qu'il lui a témoigné en mettant à sa disposition un matériel de laboratoire nombreux et varié indispensable à la bonne conduite des expériences. M. A. Sprecher a grandement facilité l'élaboration de ce travail grâce à son appui continu et à la grande part qu'il a prise dans les recherches embryologiques ; l'auteur le remercie sincèrement et lui garde une très vive reconnaissance. M. le professeur Schröter particulièrement, ainsi que M. le professeur Wiegner et M. J. Braun ont facilité la compilation des travaux touchant les divers domaines auxquels se rapporte le sujet de cette thèse. M. le professeur Walckenier Suringar, M. le professeur Schoute, M. M. Kramer m'ont aimablement fourni des plantes provenant des Pays-Bas. D'autres plantes provenant de France, d'Italie, de Hollande et de nombreuses stations des Alpes et du Jura, m'ont été envoyées par M^{me} L. Dardel, avec une grande quantité de semences. M. G. Lardy a facilité mes recherches sur la dissociation des solutions nutritives. Ces aimables collaborateurs ont droit aux plus sincères remerciements.

Le *Nardus stricta* a été examiné aux points de vue physiologique, anatomique et embryologique. Le but proposé était tout d'abord de rechercher les relations qui existent entre cette plante et les divers terrains sur lesquels elle se développe. Ce n'est qu'au cours de ses expériences que l'auteur a été amené, par suite d'un intérêt toujours grandissant, à compléter cette étude physiologique par une étude anatomique et embryologique.

GÉNÉRALITÉS

Au double point de vue géo-botanique et systématique, le *Nardus stricta* (Nard dressé) a été plus d'une fois l'objet d'études approfondies. Jusqu'ici pourtant aucune d'entre elles n'indique exactement les conditions écologiques des différents terrains sur lesquels le *Nardus* se développe, en particulier leur constitution chimique et leur degré d'acidité. Sans vouloir retracer tout au long la systématique et l'écologie du *Nardus*, l'auteur se permettra d'en donner quelques brèves indications, tenant compte des travaux parus à ce sujet et en complétant le tout par des observations personnelles faites au cours de nombreuses excursions dans les Alpes et dans le Jura où le *Nardus* est le plus répandu.

D'après C. Schröter¹, on trouve le *Nardus* dans les pâturages et prés maigres entre 900 et 2500 mètres. L'altitude maximum en Suisse a été observée au Gornergrat (Valais) à 2900 mètres, l'altitude minimum à Giubiasco (Tessin) à 240 mètres ; en Hollande, il apparaît couramment au niveau de la mer et au-dessous soit à moins un mètre. Grâce à son extension verticale et horizontale, grâce aussi à sa grande facilité d'adaptation aux divers climats et terrains, le *Nardus* est très répandu dans nos prairies et nos pâturages. Il se rencontre en général dans les terrains humiques et selon W. Smith² « forms a zone marginal to areas of retrogressive peat ». Cependant il se rencontre tout aussi bien sur les terrains secs, chauffés par le soleil, formés d'une couche arable de quelques centimètres et reposant sur du rocher. C'est le cas habituel dans nos Alpes où le *Nardus* occupe les terrains secs et peu profonds. Mais, grâce à sa grande facilité d'adaptation, on le voit très souvent sur les terrains sablonneux du nord de l'Allemagne, sur les dunes hollandaises et dans les basses tourbières où selon J. Braun³, il apparaît dès que le terrain perd un peu de son humidité. Cependant E. Warming⁴ le signale sur des terrains dont le pour cent d'eau varie constamment, c'est-à-dire sur des terrains qui, selon les sai-

¹ C. SCHRÖTER : Das Pflanzenleben der Alpen 1918, p. 299.

² W. SMITH : The distribution of *Nardus stricta* in relation to peat. *Journal of ecology*, March 1918, 6, I.

³ J. BRAUN : Les Cévennes méridionales, Genève 1915.

⁴ E. WARMING : Botany of the Faeroës, Kopenhagen 1901, p. 952.

sons, sont secs ou recouverts par les inondations. Cette alternance a pour effet de diminuer le degré d'acidité des terres, ce qui provoque le remplacement des *Eriophorum* et des *Carex* par *Nardus stricta*, *Juncus squarrosus* et *Scirpus caespitosus*. En fait, le *Nardus* se rattache à la flore des marais tout en faisant partie de la flore des landes et des bruyères. Il apparaît de même très souvent comme sous-bois dans les forêts de pins, de hêtres, d'aroles, de mélèzes et sous les châtaigniers (Tessin). Au point de vue géologique, le *Nardus* recherche les terrains décalcifiés et siliceux. Selon C. Schröter, il est répandu surtout sur le granit, le gneiss, les mica-chistes, la serpentine, la molasse sablonneuse, les conglomérats et les schistes grisons. D'après les analyses faites sur place, j'ai toujours rencontré le *Nardus* sur des terrains contenant peu ou point de calcaire. C'est ainsi qu'il apparaît fréquemment dans le Jura, mais seulement sur les terrains d'origine glaciaire ou sur la crête des montagnes dans les endroits fortement décalcifiés. Il serait intéressant de savoir si cette plante, capable de se développer à des altitudes aussi variées et sur des terrains si divers, ne présente pas des variations soit morphologiques, soit anatomiques en rapport avec les stations qu'elle occupe. Etant donné sa grande facilité d'adaptation, le *Nardus* ne peut être utilisé comme indicateur de tel ou tel terrain, ou comme preuve indiscutable de la présence dans le sol de tel ou tel élément chimique. Néanmoins, on peut dire sans se tromper et selon les expériences physiologiques faites à ce sujet, qu'en général le *Nardus* habite les terrains décalcifiés et préfère la présence de l'humus. Remarquons d'ailleurs qu'en se décomposant ses rhizomes finissent par former à la surface du sol une couche d'humus de quelques centimètres, ainsi que j'ai pu l'observer sur des terrains argileux. Cet humus constitue un milieu excellent pour la germination des semences. Le *Nardus* peut donc être considéré comme indicateur des terrains humeux, qu'il contribue d'ailleurs à constituer.

Au point de vue agricole, le *Nardus* est nettement une des mauvaises herbes les plus répandues de nos régions alpines. Grâce à son extension régulière et continue, il recouvre rapidement de grands espaces dont il amoindrit fortement la production fourragère. Pour le combattre, le meilleur moyen connu jusqu'ici, consiste à répandre à la surface du sol des engrains sous forme de fumier, de purin ou d'engrais chimiques. On peut en inférer au premier abord que le *Nardus* est gêné par la présence de l'azote. Nous reviendrons plus loin sur cette question complexe et intéressante en étudiant la

composition chimique des solutions nutritives nécessaires à la plante.

Dans certaines régions la prédominance du Nardus s'explique surtout par la résistance que cette plante oppose à la dent et au piétinement des moutons. D'après W. Lüdi¹, le Nardus ne peut être considéré comme un constituant naturel de la prairie ; c'est le paccage qui l'introduit dans les pâturages et l'entretient. Pour R. Nordhagen², ce sont les excréments du mouton qui causent la prédominance du Nardus. Le fumier et le purin de mouton contenant un pour cent d'azote plus important que les autres engrais naturels entraînent la disparition de tout végétal ne pouvant résister à une forte concentration d'azote, tandis que dans ces conditions, le Nardus mieux adapté persiste et se propage. Du moment que le Nardus, moins que toute autre plante, ne supporte pas les engrais naturels, il est difficile d'admettre cette explication. A cet égard les expériences de Schröter et Stebler³ faites sur deux parcelles adjacentes couvertes de Nardus dont l'une contenait des engrais naturels, sont concluantes. Ajoutons que selon C.-H. Ostenfeld⁴ la prédominance du Nardus dans les îles Faeroës « ist most probably to be found in the insular climate and the abundant moisture in the soil and the air at all seasons ».

Comme fourrage, le Nardus vulgairement nommé « poil de chien » par les faucheurs du Jura, n'a pas grande valeur. Le bétail délaisse ses feuilles rudes et piquantes, contenant un fort pour cent de silice. Cependant à l'état jeune la plante contient une assez forte proportion de matières nutritives. L'analyse de jeunes feuilles de Nardus ramassées au Gothard au printemps 1921 (altitude 1900) a donné comme résultats :

Substances azotées	14,59 %
Extraits éthérés	2 %
Fibres	27,50 %

Plus la plante se développe, plus le pour cent de silice et de cellulose augmente aux dépens de la protéine et des hydrates de carbone. C'est pourquoi le bétail tolère le Nardus au printemps et

¹ W. LÜDI : Die Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentales und ihre Sukzession. 1921.

² R. NORDHAGEN : Vegetationsstudien auf Insel Utsire im westlichen Norwegen.

³ C. SCHRÖTER und F. STEBLER : Untersuchungen über den Einfluss der Düngung auf die Zusammensetzung der Grasnarbe. *Land. Jahrgang der Schweiz*. 1887, p. 113-116.

STEBLER, F. : Das Borstgras Landw. Jahrb. der Schweiz II, 1888, p. 139.

⁴ C. H. OSTENFELD : The Land-Vegetation of the Faeroës. *Bot. of the Faeroës*. 1901-1908, p. 952-956.

le rejette ensuite. Il serait intéressant d'étudier le coefficient de digestibilité du *Nardus* à l'état jeune, peut-être les résultats seraient-ils plus satisfaisants qu'ils ne semblent au premier abord.

CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES. — La morphologie de la plante présente ceci d'intéressant :

1^o Le style est simple au lieu d'être bifide comme dans la plupart des autres graminées.

2^o La glume inférieure de l'épillet manque.

Selon mes observations, le *Nardus* sur terrain plat croît dans toutes les directions, le rhizome engendre des ramifications qui s'allongent et finissent par s'entrecroiser ; sur terrain incliné, par contre, il remonte toujours la ligne de plus grande pente. Malgré l'affirmation contraire de quelques auteurs, je l'ai rencontré à plusieurs reprises et en grande quantité sur des terrains fortement inclinés formant avec l'horizon un angle de 45 à 60 degrés.

I

PHYSIOLOGIE

Le *Nardus stricta* n'a pas été jusqu'ici l'objet d'une étude physiologique expérimentale. En particulier, la façon dont il se comporte vis-à-vis des matières azotées n'a fait l'objet d'aucune étude approfondie. Malgré sa grande facilité d'adaptation et sa rapide expansion naturelle, sa culture en laboratoire se heurte à plus d'une difficulté et demande beaucoup de soins et une attention particulière. Les premiers essais de culture en solutions nutritives n'ont abouti à aucun résultat. Si la surveillance journalière vient à manquer, la plante est facilement envahie par les moisissures, les algues et les bactéries, d'autant plus qu'en se multipliant et en s'élargissant au moyen d'un rhizome, les parties les plus anciennes de celui-ci forment, en se décomposant, un milieu excellent et propice au développement des champignons. C'est pourquoi il est nécessaire de rajeunir la plante en élaguant les parties les plus âgées du rhizome. D'autre part, à l'inverse de ce que l'on pourrait supposer, le *Nardus* est très délicat et sensible au milieu ambiant. Les premières cultures en solutions nutritives n'ont donné aucun résultat appréciable, l'acidité et la composition chimique des sels n'étant sans doute pas dans le rapport voulu.

Les résultats de nos cultures expérimentales seront exposés comme suit :

1^o Cultures en solutions nutritives. (Influence des nitrates et de l'acidité des solutions.)

2^o Cultures en terre (terre siliceuses, humiques et calcaires).

3^o Influence de l'éclairage continu sur le développement des inflorescences.

Il arrive qu'une plante, vu son développement très lent, participe à deux ou plusieurs catégories d'expériences ; il ne sera pas toujours possible d'observer rigoureusement le classement ci-dessus.

1. CULTURES EN SOLUTIONS NUTRITIVES

Comment le Nardus se comporte-t-il dans les solutions nutritives ? Au début, ces recherches ont été difficiles à poursuivre ; la plante, dans la plupart des cas, refusa de se développer en milieu liquide malgré toutes les précautions prises pour permettre son développement normal. De nombreux essais de culture en solutions ont été effectués en partant de la graine, mais au début aucun d'eux n'aboutit à un résultat satisfaisant. C'est pourquoi j'abandonnai petit à petit les cultures faites en partant de la graine et n'utilisai pour mes recherches que de jeunes plantes vigoureuses, plus aptes à résister à l'invasion des algues, cause la plus fréquente du dépérissement des cultures. Néanmoins et pendant longtemps ces jeunes plantons se développèrent avec beaucoup de difficultés. Ce n'est que plus tard, en janvier 1922, que j'obtins des résultats à peu près concluants, mais pas suffisamment exacts pour que l'expérience mérite d'être décrite tout au long. Cet essai fut préparé avec quarante-huit plantes de Nardus disposées dans diverses solutions. Le but principal était de déterminer exactement l'influence des nitrates sur la plante. Malheureusement vers la fin de l'expérience les algues sont apparues dans les cultures et, malgré toutes les précautions prises, il est possible qu'elles aient fait varier les résultats. Néanmoins, je constatai déjà que les nitrates nuisent à la plante et que le Nardus se développe beaucoup plus rapidement dans les solutions qui ne contiennent aucune trace de matières azotées. Dans la suite je n'ai cité que les expériences dont je suis absolument sûr, laissant de côté toutes celles dont les résultats m'ont paru susceptibles d'avoir été influencés par des causes accidentelles.

a) *Influence des solutions Pfeffer, V. der Crone et V. der Crone modifiée.*

J'ai cherché tout d'abord à préciser l'influence des nitrates sur le Nardus stricta. Dans ce but j'employai des plantes provenant de Chaumont (altitude 1100 m.). Le 9 août 1922, six d'entre elles sont lavées à grande eau afin d'enlever toute trace de terre et disposées par groupe de deux dans les solutions ci-dessous :

Série A dans une solution de Pfeffer						
»	B	»	»	»	»	V. d. Crone
»	C	»	»	»	»	V. d. Crone

cette dernière modifiée comme suit :

KNO_3	0,2 gr. par litre
CaSO_4	0,5 gr. »
MgSO_4	0,5 gr. »
$\text{Fe}_3(\text{PO}_4)_2$	0,4 gr. »
KH_2PO_4	0,2 gr. »

La composition chimique de ces trois solutions permet d'établir le tableau suivant :

	Concentration	Nitrates
Pfeffer	2,48 gr.	66,90 %
V. d. Crone	2,50 gr.	40,00 %
V. d. Crone modifiée	1,80 gr.	11,11 %

Les plantes, soutenues au moyen d'une tige de verre recourbée en V passant sous le rhizome, étaient en outre maintenues en équilibre au-dessus de la solution par deux petites planchettes laissant entre elles un espace suffisamment large pour l'aération et pour permettre au rhizome de se développer. Les récipients utilisés (cylindres de verre de un litre de contenance) furent placés à l'air libre et enterrés. Durant les premiers jours, les plantes vivant encore de leurs substances de réserve, le développement fut à peu près le même partout. Quinze jours plus tard on pouvait observer déjà un léger déperissement des sujets de la série A, dont les feuilles devinrent vert clair. Le 3 septembre, les plantes de la série A ont péri, tandis que celles de la série B accusent un très faible développement. Le 29 septembre, soit 51 jours plus tard, la série B périsait également malgré le renouvellement régulier des solutions. Seules les plantes de la série C, sans accuser un développement intense, se maintinrent normalement.

Conclusions.

De ce qui précède, on peut conclure que des trois solutions employées, seule la solution V. d. Crone modifiée a donné des résultats positifs. C'est aussi celle qui contient la moins grande quantité de nitrates, ce qui permet de dire que ceux-ci ont une influence défavorable sur le développement de la plante.

b) Influence de la teneur en nitrates, du degré d'acidité et de la concentration des solutions.

a) Cultures du Nardus en solutions nutritives.

Dans l'expérience suivante, l'auteur se base sur les résultats obtenus précédemment et s'efforce de séparer les trois facteurs qui

paraissent agir d'une façon dominante sur le *Nardus stricta*. Ces trois facteurs sont : la teneur en nitrates, le degré d'acidité et la concentration des solutions. Il est difficile de les séparer complètement étant donné qu'ils sont corrélatifs de telle sorte qu'une variation de l'un d'entre eux entraîne immanquablement une variation des deux autres.

Faire varier l'acidité en conservant une concentration constante des sels dissous n'est possible que par l'addition d'un acide (par exemple l'acide phosphorique) et non pas en faisant varier la proportion des sels acides (KH_2PO_4 par exemple) que peut contenir la solution, ce qui entraînerait des variations trop grandes dans la proportion réciproque des différents sels et nuirait aux cultures.

Faire varier la concentration des nitrates sans changer le degré d'acidité des solutions, entraîne encore d'autres difficultés. Quoique KNO_3 soit un sel neutre, plus on en ajoute aux solutions nutritives, plus l'acidité de ces dernières diminue car on sait que le degré de dissociation d'une solution diminue lorsque sa concentration augmente. Néanmoins ces variations sont très faibles et pratiquement négligeables.

Enfin, il s'agissait encore de faire varier la concentration des nitrates sans changer cette fois-ci la concentration totale des sels dissous. En augmentant la proportion des nitrates, il faut donc diminuer celle des autres sels. Lorsque les sels dont on diminue la quantité sont neutres, l'acidité de la solution de change pas ; mais lorsqu'au contraire ils sont légèrement acides (phosphate acide de potasse par exemple), l'acidité diminue puisque le sel acide doit être remplacé par un nitrate qui est un sel neutre. Nous verrons donc dans la suite, en nous basant sur les expériences faites à ce sujet, qu'en conservant dans les solutions utilisées une concentration constante, mais en faisant varier la proportion des nitrates aux dépens des autres sels, l'acidité des solutions diminue progressivement.

En résumé nous aurons donc :

1^o Une série de solutions dans lesquelles la proportion des nitrates augmente, entraînant une augmentation de la concentration des sels, mais avec de faibles variations dans le degré d'acidité.

2^o Une série de solutions dans lesquelles la proportion des nitrates augmente sans que la concentration totale des sels soit changée, mais qui présentent également de faibles variations dans le degré d'acidité.

3^o Une série de solutions dans lesquelles la proportion des ni-

trates est constante mais avec un degré d'acidité croissant et sans augmentation de la concentration totale des sels.

Les acides employés pour faire varier le degré d'acidité ont été l'acide orthophosphorique et l'acide chlorhydrique préparés tous deux en solution normale. J'ai choisi ces deux acides parce qu'ils présentent en solutions normales une très grande différence dans le degré d'acidité. L'acide phosphorique est beaucoup moins ionisé que l'acide chlorhydrique. Une molécule-gramme d'acide phosphorique dans dix litres d'eau contient à peu près quatre fois moins d'ions H^+ qu'une solution analogue d'acide chlorhydrique. Ajoutons que l'acide orthophosphorique étant plus faible que les acides minéraux forts (HCl par exemple), ne peut dissoudre les sels correspondants qui se trouvent dans les solutions que nous utilisons. L'acide chlorhydrique, par contre, donne naissance en présence des ferrophosphates à des molécules non dissociées d'acide orthophosphorique ; leur nombre croît d'autant plus que nous ajoutons plus d'acide chlorhydrique ; la dissociation de la solution change quelque peu, le ferrophosphate se dissolvant légèrement dans HCl , [ce qui n'a pas lieu lorsqu'on emploie l'acide phosphorique seul. Lorsque les quantités d'acide chlorhydrique ajoutées sont minimes et que la concentration des solutions est très faible, il est possible de négliger complètement ce dernier facteur. " "

Composition chimique des solutions employées.

Solution № 1 Van der Crone

» » 2 Van der Crone plus 8 cm³ HCl normal

» » 3 Van der Crone plus 8 cm³ H₃PO₄ normal

» » 4 Pfeffer

» » 5 établie d'après l'analyse chimique de deux échantillons de terre prélevés sur des terrains où le *Nardus stricta* croissait en abondance.

	Echantillon 1	Echantillon 2
Azote libre	0,32 %	0,37 %
P_2O_5	0,12 %	0,10 %
K_2O	0,25 %	0,12 %
$CaCO_3$	—	—
CaO	trace	trace
MgO	—	—
$Fe_2O_3 + AL_2O_3$	riche	riche
Réaction	acide	acide

D'après le tableau ci-dessus, la solution № 5 a été établie comme suit :

	KNO ₃	_____
	KH ₂ PO ₄	0,5 gr. par litre
	Fe ₃ (PO ₄) ₂	0,5 gr. »
	CaSO ₄	0,1 gr. »
	MgSO ₄	0,1 gr. »
	FeCL ₃	2 gouttes

Solution	Nº	6	Sol.	Nº	5	plus	0,1	gr.	KNO ₃	par litre.
»	»	7	»	»	»	»	0,5	gr.	»	»
»	»	8	»	»	»	»	1,00	gr.	»	»
»	»	9	»	»	»	»	1,40	gr.	»	»
»	»	10	»	»	»	»	0,1	gr.	SO ₄ (NH ₄) ₂	»
»	»	11	»	»	»	»	0,2	gr.	»	»
»	»	12	»	»	»	»	0,5	gr.	»	»
»	»	13	»	»	»	»	1,00	gr.	»	»
»	»	14	»	»	»	»	1,40	gr.	»	»
»	»	15	»	»	»	»	5 cm ³	HCl	normal	
»	»	16	»	»	»	»	10 cm ³	»	»	
»	»	17	»	»	»	»	20 cm ³	»	»	
»	»	18	»	»	»	»	40 cm ³	»	»	
»	»	19	»	»	»	»	5 cm ³	H ₃ PO ₄	»	
»	»	20	»	»	»	»	10 cm ³	»	»	
»	»	21	»	»	»	»	20 cm ³	»	»	
»	»	22	»	»	»	»	40 cm ³	»	»	

Les trois solutions qui suivent ont une concentration constante avec augmentation proportionnelle des nitrates.

Solution № 23 :

KNO ₃	0,3	gr.	par litre.
KH ₂ PO ₄	0,35	gr.	»
Fe ₃ (PO ₄) ₂	0,35	gr.	»
CaSO ₄	0,05	gr.	»
MgSO ₄	0,05	gr.	»
FeCl ₃	2	gouttes	

Solution № 24 :

KNO ₃	0,5	gr.	par litre.
KH ₂ PO ₄	0,25	gr.	»
Fe ₃ (PO ₄) ₂	0,25	gr.	»
CaSO ₄	0,05	gr.	»
MgSO ₄	0,05	gr.	»
FeCl ₃	2	gouttes	

Solution № 25 :

KNO ₃	0,8	gr. par litre.
KH ₂ (PO ₄)	0,12	gr. " "
Fe ₃ (PO ₄) ₂	0,12	gr. " "
CaSO ₄	0,05	gr. " "
MgSO ₄	0,05	gr. " "
FeCL ₃	2	gouttes " "

L'acidité des solutions a été déterminée par deux méthodes très différentes. La première consiste à mesurer le degré d'acidité des solutions par la titration électrométrique, la seconde, plus empirique, à évaluer la concentration des ions H au moyen des indicateurs. La méthode électrométrique ayant donné, pour quelques solutions, des résultats peu vraisemblables, ceux-ci furent vérifiés par la méthode colorimétrique. Comme nous le verrons dans la suite, le degré d'acidité mesuré au moyen des indicateurs est certainement exact et répond entièrement à la composition chimique des solutions.

Nous exposerons ci-dessous brièvement les deux méthodes en indiquant les résultats qu'elles nous ont fournis sous la forme proposée par Sorenson¹, soit :

P = Valeur négative du logarithme de la concentration des ions H.

Titration électrométrique.

L'appareil employé à ce sujet, fut monté au laboratoire de chimie physique de l'Ecole Polytechnique Fédérale et établi selon les données de L. Michaelis².

Les deux électrodes employées furent, d'une part, une électrode au calomel, d'autre part une électrode d'hydrogène (électrode au travers de laquelle passe un courant continu d'hydrogène). La lecture des potentiels de la solution étudiée et de l'élément normal, fut faite à trois reprises sur le pont de Wheatstone et le rapport

$$\frac{CB}{CA}$$

où CB = Longueur mesurée sur le pont de Wheatstone pour chaque solution,

CA = Longueur mesurée sur le pont de Wheatstone pour l'élément normal

¹ S. P. L. SORENSEN : Ueber die Messung und die Bedeutung der H-ionen Konzentration bei enzymatischen Prozessen. *Bioch. Zeit.* 1909, 21, 131, 22, 352; citons en outre : CLARK, W., HANSFIELD, A., The determination of Hydrogen jons. Baltimore. 1922; HENRY, V., Traité de chimie physique ; O. ARRHENIUS, Bodenreaktion und Pflanzenleben. Leipzig, 1922.

² L. MICHAELIS : Praktikum der Physikalischen Chemie 1921, 121—152.

fut établi d'après la moyenne de ces trois lectures. Le calcul de la concentration des ions H des solutions, a été effectué au moyen des données ci-dessus et en employant la méthode de compensation de Poggendorf ainsi que la relation de Nernst

$$E = \frac{RT}{nF} \cdot 1_n \frac{C_{Hn}}{C_{Hx}}, \text{ où}$$

E = Force électromotrice de la pile formée par une de mes solutions et par une électrode normale au calomel.

R = Constante des gaz

T = Température absolue.

n = Valence.

F = Nombre de Faraday.

C_{Hn} = Concentration des ions H dans un acide normal.

C_{Hx} = » » » » la solution examinée.

En effectuant les calculs, nous avons trouvé pour chaque solution les valeurs suivantes :

Solution N° 1 P_h = 4,94

» » 2 P_h = 4,83

» » 3 P_h a été calculé d'après la seconde méthode

» » 4 P_h = 4,86

» » 5 P_h = 4,85

» » 6 P_h = 4,86

» » 7 P_h = 4,85

» » 8 P_h = 4,86

» » 9 P_h = 4,86

» » 10 P_h = 4,85

» » 11 P_h = 4,87

» » 12 P_h = 4,86

» » 13 P_h = 4,86

» » 14 P_h = 4,87

» » 15 P_h = 4,83

» » 16 P_h = 4,83

» » 17 P_h = 4,83

» » 18 P_h = 4,82

» » 19 P_h = 4,85

» » 20 P_h = 4,84

» » 21 P_h = 4,84

» » 22 P_h = 4,83

» » 23 } P_h calculé
» » 24 } d'après la seconde
» » 25 } méthode

Discussion.

Nous voyons que les chiffres obtenus diffèrent très peu entre eux ; il semblerait, d'après la méthode électrométrique, que toutes les solutions possèdent la même acidité. Mais en observant la composition chimique des solutions, il est peu vraisemblable que les solutions 5 et 18 par exemple, aient une concentration presque égale, du moment que la seconde contient en plus 40 cm³ de HCl normal par litre. Quoique cette méthode puisse donner d'excellents résultats et qu'elle permette d'arriver à une très grande précision, il faut reconnaître que les mesures qu'elle comporte sont très délicates et que les causes d'erreurs sont nombreuses. C'est pourquoi la concentration des solutions fut déterminée une seconde fois au moyen des indicateurs, d'après la méthode de Sörensen indiquée par L. Michaelis.

Détermination de la concentration des ions H au moyen des indicateurs d'après Sörensen¹.

La méthode décrite par L. Michaelis est basée sur le principe suivant : Comparer la solution à examiner avec d'autres solutions prises comme témoins (solutions régulatrices) ayant un degré d'acidité connu. Pour y parvenir, on ajoute à la solution cherchée quelques gouttes d'un indicateur approprié et l'on essaye, en mélangeant les solutions régulatrices, d'obtenir une nuance égale. Une table indique directement le degré d'acidité sans qu'aucun calcul soit nécessaire.

Ci-joint les nouvelles valeurs de P_h trouvées par cette seconde méthode, pour les solutions indiquées plus haut.

Solution	N°	1	P _h = 6,12
»	»	2	P _h = 4,52
»	»	3	P _h = 4,65
»	»	4	P _h = 4,50
»	»	5	P _h = 4,80
»	»	6	P _h = 4,80
»	»	7	P _h = 4,83
»	»	8	P _h = 4,85
»	»	9	P _h = 4,86
»	»	10	P _h = 4,88

¹ Par suite d'un retard dans l'obtention des indicateurs appropriés, ces mesures furent effectuées au laboratoire de chimie de l'Université de Zurich dirigé par M. Victor Henri, que je remercie pour l'obligeance avec laquelle il a bien voulu mettre à ma disposition toute son installation.

Solution	Nº	11	$P_h = 5,04$
"	"	12	$P_h = 5,08$
"	"	13	$P_h = 5,08$
"	"	14	$P_h = 5,10$
"	"	15	$P_h = 3,14$
"	"	16	$P_h = 2,92$
"	"	17	$P_h = 2,48$
"	"	18	$P_h = 2,12$
"	"	19	$P_h = 3,26$
"	"	20	$P_h = 3,16$
"	"	21	$P_h = 3,01$
"	"	22	$P_h = 2,85$
"	"	23	$P_h = 5,45$
"	"	24	$P_h = 5,85$
"	"	25	$P_h = 6,10$

Discussion.

Théoriquement, il faudrait tenir compte pour la détermination de P_h de la présence des sels en solution, qui, à côté des ions H, produisent d'autres ions ayant une action directe sur les indicateurs. En fait, l'erreur qui en résulte est extrêmement faible pour les solutions très diluées qui nous occupent ; et cette erreur, qu'elle soit positive ou négative, n'influence que la seconde décimale.

En comparant les chiffres obtenus par les deux méthodes, nous voyons que certains d'entre eux concordent approximativement. Pour les solutions numérotées de 5 à 14 par exemple, qui ont une acidité presque constante, la concordance est complète. Pour les autres solutions, par contre, les chiffres obtenus diffèrent notablement. Disons-le d'emblée, ce sont les résultats obtenus au moyen de la seconde méthode qui nous paraissent le plus sûrs, et voici pourquoi :

1^o La solution V. d. Crone est plus alcaline que la solution Pfeffer qui, à concentration presque égale, contient beaucoup plus de sels acides (KH_2PO_4 et $FeCl_3$).

2^o A volumes égaux, l'acide chlorhydrique étant plus fortement ionisé que l'acide phosphorique, toute addition de HCl entraîne tout naturellement une augmentation de l'acidité des solutions, c'est-à-dire une diminution de la valeur de P_h .

3^o A toute augmentation de la concentration des solutions correspond une très faible variation positive de la valeur de P_h . C'est ainsi qu'une augmentation de KNO_3 de 0,1 à 1,4 gr. par litre

abaisse le degré d'acidité de 4,80 à 4,86, une augmentation semblable de $\text{SO}_4(\text{NH}_4)_2$ le fait varier entre 4,88 et 5,10.

Vérification théorique de la seconde méthode.

Les résultats trouvés pour deux des solutions № 5 et № 20, par exemple, la seconde ayant été obtenue en ajoutant à la première 10 cm³ d'acide phosphorique normal, nous donnent :

1^o Par la méthode électrométrique :

$$\begin{aligned} \text{Solution № 5 } P_h &= 4,85 \\ \text{» } \text{» } 20 \text{ } P_h &= 4,84 \end{aligned}$$

2^o Par la méthode des indicateurs :

$$\begin{aligned} \text{Solution № 5 } P_h &= 4,80 \\ \text{» } \text{» } 20 \text{ } P_h &= 3,16 \end{aligned}$$

Théoriquement :

Une molécule-gramme contient $68 \cdot 10^{22}$ molécules (Nombre d'Avogadro).

Un litre d'eau (poids moléculaire = 18) contient :

$$\frac{1000 \cdot 6,8 \cdot 10^{22}}{18} = \frac{6,8 \cdot 10^{25}}{18} \text{ molécules}$$

Un litre d'acide phosphorique normal

$$\frac{6,8 \cdot 10^{22} \cdot 18}{6,8 \cdot 10^{25}} = 18 \cdot 10^{-3}$$

Dans 10 cm³ d'acide normal nous aurons donc :

$$\frac{6,8 \cdot 10^{22}}{100} = 6,8 \cdot 10^{20} \text{ ions H}$$

Or, d'après la méthode des indicateurs, nous avons trouvé, pour la solution № 5, une valeur de $P_h = 4,80$. Ce qui fait pour un litre :

$$\frac{6,8 \cdot 10^{25}}{18} \cdot 10^{-4,80} \text{ ions H}$$

En posant dans l'équation ci-dessus $\log 6,8 = 0,83251$, nous avons :

$$\frac{10^{0,83} \cdot 10^{25} \cdot 10^{-4,80}}{18} = \frac{10^{21,03}}{18} = 10^{20,77}$$

nombre des ions H dans un litre de la solution № 5.

A une valeur de $P_h = 4,80$ correspond une concentration de $10^{20,77}$ ions H par litre de solution.

J'ajoute à cette solution 10 cm³ d'acide phosphorique normal c'est-à-dire $6,8 \cdot 10^{20}$ ions H par litre. Le volume total s'élève à 1010 cm³, mais vu l'approximation des calculs, nous pouvons poser :

1000 au lieu de 1010

Nous aurons donc pour la concentration de la solution № 20

$$6,8 \cdot 10^{22} + 10^{20,77}$$

En réduisant au même exposant, nous avons :

$$12,68 \cdot 10^{22}$$

nombre des ions H dans un litre de la solution № 20

D'où nous déduisons pour la valeur de P_h :

$$\frac{12,68 \cdot 10^{20,18}}{6,8 \cdot 10^{26}}$$

$$\log 12,68 = 1,10312$$

$$\log 18 = 1,25527$$

$$\text{plus } 20$$

$$\underline{22,35839} =$$

log. du numérateur

d'où $P_h = 3,47$ (solution № 20)

$$\log. 6,8 = 0,83251$$

$$\text{plus } 25$$

$$\underline{25,83251} =$$

log. du dénominateur

Nous trouvons donc pour la solution № 20 : 1^o théoriquement une valeur de $P_h = 3,47$; 2^o par les indicateurs 3,16, et 3^o par la méthode électrométrique 4,84. L'erreur entre le nombre calculé théoriquement et la détermination électrométrique est donc de 140 %, tandis que, par les indicateurs, elle n'est que de 0,9 %. Nous n'avons pas envisagé dans ces calculs la présence des sels en solution, entre autres celles des phosphates $[(\text{KH}_2\text{PO}_4) \text{ et } \text{Fe}_3(\text{PO}_4)_2]$. Or l'on sait que lorsqu'un acide agit catalytiquement en présence d'un de ses sels, les ions H qu'il contient possèdent une activité plus grande, ce qui équivaut à une augmentation de son degré d'acidité, c'est-à-dire à une diminution de la valeur de P_h . Cette observation nous permet de dire que la différence $P_h = 3,47$ (méthode théorique) moins $P_h = 3,16$ (méthode des indicateurs) provient de la présence des phosphates dans la solution. En un mot, les résultats observés par la méthode des indicateurs sont plus exacts et sont en outre plus facilement et plus rapidement obtenus que par la méthode électrométrique. L'écart observé provient probablement de l'extrême sensibilité des électrodes à dégagement d'hydrogène, dégagement qui peut influencer la composition chimique des solutions. La méthode électrométrique est certainement d'un emploi difficile pour qui ne la pratique pas journallement ; celle des indicateurs nous donne au contraire plus rapidement des résultats, il est vrai moins précis, mais en définitive plus sûrs.

c) Cultures en solutions titrées.

L'expérience commencée le 20 mai 1922 comprenait au total soixante-quinze plantes de *Nardus*, réparties dans vingt-cinq solutions différentes. Chaque solution alimentait donc trois plantes cultivées chacune séparément. Par suite de l'exactitude avec laquelle les solutions ont été préparées et titrées, les causes d'erreur ont été en bonne partie supprimées et nous verrons dans la suite que dans chaque série, les plantes ont réagi d'une manière analogue. Les plantes utilisées pour ces cultures provenaient de Witikon aux environs de Zurich (altitude 600 m.). Récoltées le 19 mai 1922, après la floraison, les plantes en question étaient pauvres en substances de réserve, ce qui les rendait plus immédiatement dépendantes de la solution nutritive. Les feuilles ayant été coupées à quatre centimètres, et les racines à trois, je ne gardai pour l'expérience que les deux derniers centimètres du bout du rhizome, où se trouve le sommet végétatif de la plante. Pour éviter le développement des algues et des bactéries qui peuvent causer de sensibles variations dans les résultats, j'utilisai un fin treilli métallique parafiné et percé en son milieu de plusieurs ouvertures laissant passer les racines. Ce dispositif a pour avantage d'enrober le métal et d'empêcher son oxydation qui pourrait changer la composition chimique des solutions ; en outre il protège la solution contre l'apport des germes extérieurs et en la maintenant dans l'obscurité empêche le rapide développement des algues. Les soixante-quinze pots, tous préparés de la même manière et numérotés de 100 à 175, furent placés dans une serre bien aérée à l'abri de l'insolation directe. La température du milieu ambiant enregistrée trois fois par jour se maintint le matin à dix heures entre 16 et 20°, à 14 h. entre 22 et 30° (le plus souvent 26), à 18 h. entre 19 et 22° et la nuit entre 12 et 16°. Un système d'eau courante circulant autour des pots permettait de rafraîchir les solutions lorsque la température devenait trop élevée ; grâce au caractère particulier de l'été 1922, les plantes n'eurent d'ailleurs pas à souffrir de la chaleur et l'expérience s'effectua dans les meilleures conditions. Les solutions furent renouvelées tous les quinze jours, ce qui suppose en moyenne l'emploi de 200 litres de solutions nutritives par mois. Grâce à ce renouvellement continu, la concentration des sels dissous et le degré de dissolution restèrent constants. Les solutions étant continuellement bien aérées, les bactéries n'eurent pas le temps de se développer.

Je n'ai pas l'intention de décrire tout au long les observations faites durant les cent trois jours que dura l'expérience, je me contenterai d'un bref résumé en m'appuyant sur les dessins ci-joints suffisamment explicatifs et sur les graphiques et les photographies faites à la fin de l'expérience. Sur les photographies et les dessins, les séries sont indiquées par les numéros correspondants aux solutions (voir plus haut) ; chaque série est représentée par une seule plante au lieu de trois, ceci pour faciliter les comparaisons.

D'une façon générale, une différence très nette apparaît dès le début entre les séries contenant des nitrates et les séries acidifiées sans nitrate. Dans ces dernières, la croissance des feuilles est beaucoup plus lente ou même cesse de bonne heure. Nous allons suivre au moyen des dessins ci-joints le développement des diverses cultures et voir quelle a été l'influence de la dissociation, de la teneur en nitrates et de la concentration des solutions sur la croissance des plantes. Le tableau ci-joint permet de comparer le degré d'acidité, la concentration des sels azotés et la concentration totale des solutions avec le poids sec définitif des plantes correspondantes.

Solutions Nº	Acidité P_h	Concentration totale	Teneur en KNO_3	Teneur en $SO_4(NH_4)_2$	Poids sec par pl.
1	$P_h = 6,12$	2,5	40 °/o	—	0,40 gr.
2	$P_h = 4,52$	2,5	40 °/o	—	0,36 gr.
3	$P_h = 4,65$	2,5	40 °/o	—	1,066 gr.
4	$P_h = 4,50$	2,48	66,9 °/o	—	0,370 gr.
5	$P_h = 4,80$	1,20	—	—	0,716 gr.
6	$P_h = 4,80$	1,30	7,69 °/o	—	0,676 gr.
7	$P_h = 4,83$	1,70	29,41 °/o	—	0,733 gr.
8	$P_h = 4,85$	2,20	45,45 °/o	—	0,640 gr.
9	$P_h = 4,86$	2,60	53,84 °/o	—	0,383 gr.
10	$P_h = 4,88$	1,3	—	7,69 °/o	0,700 gr.
11	$P_h = 5,04$	1,4	—	14,28 °/o	0,400 gr.
12	$P_h = 5,08$	1,70	—	29,41 °/o	0,373 gr.
13	$P_h = 5,08$	2,20	—	45,45 °/o	— gr.
14	$P_h = 5,10$	2,60	—	53,84 °/o	— gr.
15	$P_h = 3,84$	1,20	—	—	0,343 gr.
16	$P_h = 2,92$	1,20	—	—	— gr.
17	$P_h = 2,48$	1,20	—	—	— gr.
18	$P_h = 2,12$	1,20	—	—	— gr.
19	$P_h = 3,26$	1,20	—	—	0,485 gr.
20	$P_h = 3,16$	1,20	—	—	— gr.

Solutions N°	Acidité P_h	Concentration totale	Teneur en KNO_3	Teneur en $SO_4(NH_4)_2$	Poids sec par pl.
21	$P_h = 3,01$	1,20	—	—	— gr.
22	$P_h = 2,85$	1,20	—	—	— gr.
23	$P_h = 5,45$	1,10	27,27 %	—	0,590 gr.
23 _p	$P_h = 3,16$	1,10	27,27 %	—	0,730 gr.
24	$P_h = 5,85$	1,10	45,45 %	—	0,670 gr.
24 _p	$P_h = 3,38$	1,10	45,45 %	—	0,750 gr.
25	$P_h = 6,10$	1,10	72,72 %	—	— gr.
25 _p	$P_h = 4,00$	1,19	72,72 %	—	0,350 gr.

Développement des séries 1-2-3-4.

Il est intéressant de comparer l'influence du degré d'acidité des solutions contenant un pour cent constant de nitrates et ayant la même concentration totale des sels (voir le tableau ci-contre). Il faut en excepter la solution N° 4 qui, à elle seule, forme un groupe à part.

Au bout de quinze jours une différence très nette s'établit entre ces diverses séries. Les séries 1-2-4 sont peu développées, en particulier la série 4 où les plantes ne donnent naissance à aucune racine. Les séries 1 et 2 supportent difficilement les nouvelles conditions qui leur sont imposées, l'acide chlorhydrique, même ajouté en petite quantité, joue un rôle nuisible et visiblement les plantes ne le supportent pas. Par contre la série 3 est superbe, les plantes sont très vigoureuses, les racines sont plus longues et les feuilles mieux développées, sont beaucoup plus nombreuses.

A la fin de l'expérience, la série 1 ne comprend plus que deux plantes, celles des séries 2 et 4 ont complètement péri, tandis que dans la série 3 les plantes sont très vigoureuses, (fig. 1) et accusent chaque jour un accroissement nouveau. L'allongement des racines est continu faisant face à une augmentation toujours plus grande du nombre des feuilles.

Le graphique ci-joint (fig. 2) nous permet de comparer le développement individuel des plantes de chaque série. Les courbes ont été établies d'après la moyenne des mesures faites à cinq reprises durant l'expérience. L'axe des x (xx^1) représente le niveau de l'eau, au dessus duquel j'ai reporté positivement sur l'axe des y (yy^1) la longueur des feuilles et négativement celle des racines. Il est facile de constater que dès le début une différence très nette se manifeste ; tandis que la série 3 se développe très rapidement et d'une manière continue, les plantes de la série 1 cessent bientôt de

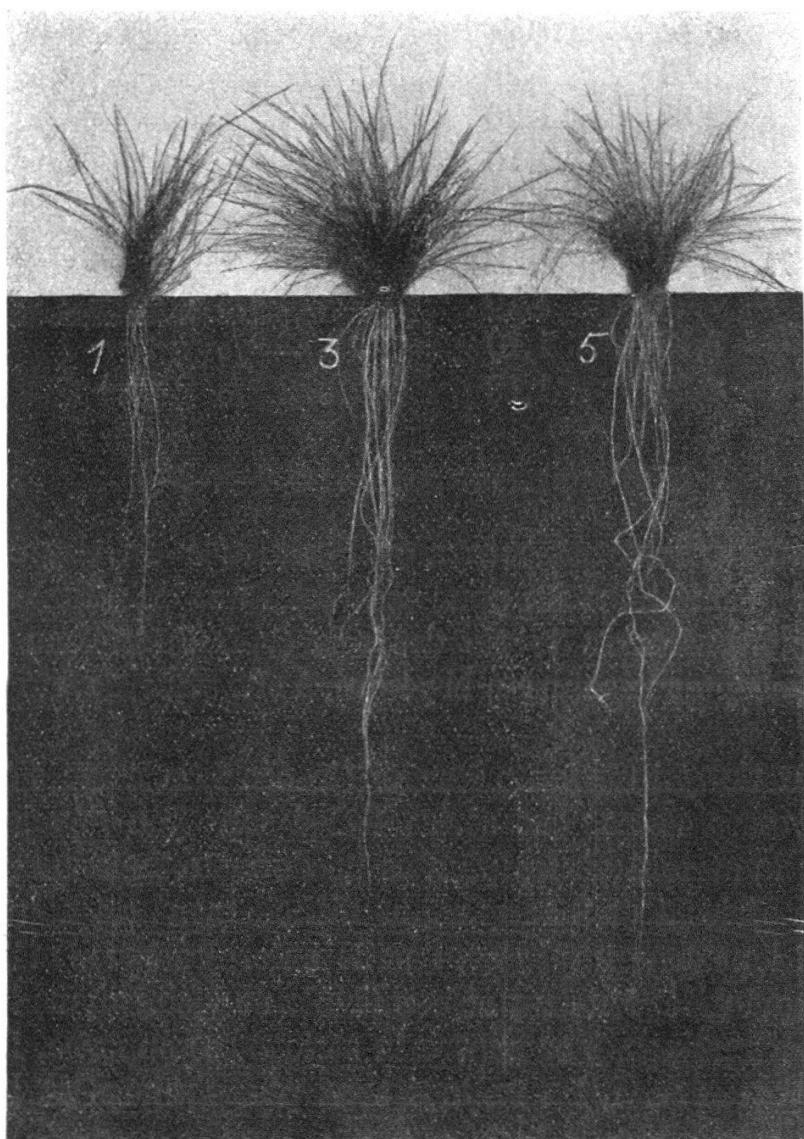


Fig. 1. — Développement des séries 1-3-5 à la fin de l'expérience.

1 — nitrates	40 % p	= 6,12
3 — " "	40 % p	= 4,65
5 — " "	0 % p	= 4,50

s'accroître. Après 39 jours environ, les séries 2 et 4 commencent à dépérir. Le point d'intersection sur l'axe des abscisses des courbes positives et négatives, représente le moment où toutes les plantes ayant péri, ces deux séries ont dû être supprimées.

L'expérience terminée, les plantes furent séchées à l'air libre puis pesées. Les résultats ci-dessous ont été obtenus en prenant la moyenne du poids sec des plantes de chaque série.

Solution 1 0,40 gr. par plante

2 0,36 gr.

3 1,66 gr.

4 0,37 gr.

Il est incontestable que l'assimilation des plantes de la série 3 a été bien supérieure à celle des plantes des autres séries. Le poids sec des plantes de cette série est trois à quatre fois plus élevé que celui des séries 1-2-4, de sorte que le résultat final concorde avec les observations faites pendant la durée de l'expérience.

Conclusions.

D'après les observations faites ci-dessus, nous pouvons conclure que :

1^o Le degré d'acidité des solutions joue un rôle important dans

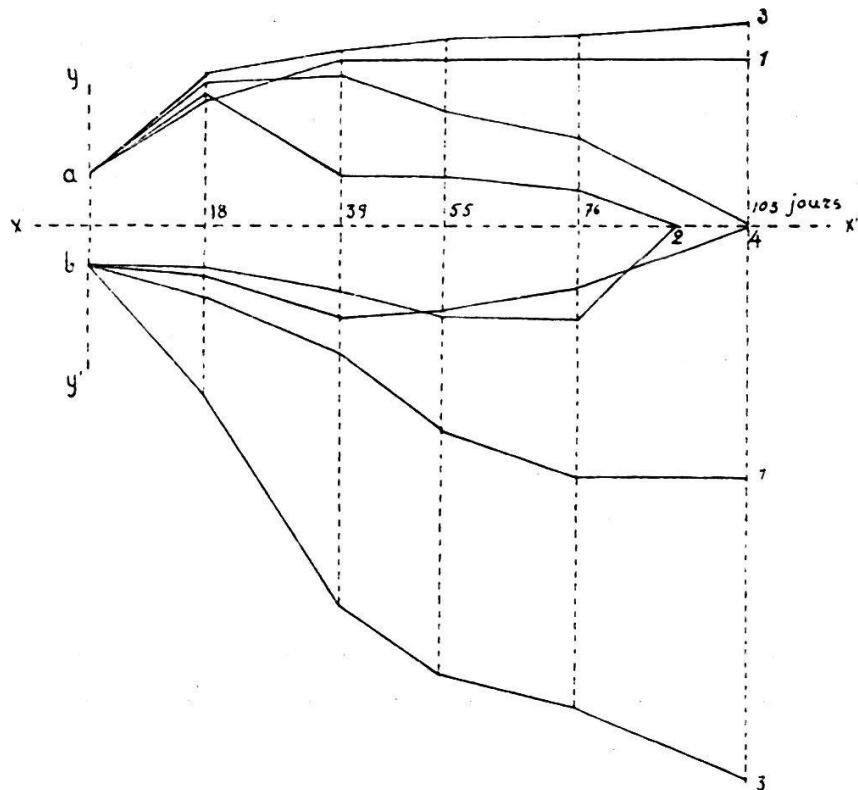


Fig. 2. — Graphique représentant le développement des feuilles et des racines du Nardus dans les quatre premières séries ; a = longueur des feuilles ; b = longueur des racines au début de l'expérience.

la nutrition du *Nardus stricta*. Pour une valeur de $P_h = 6,12$ la plante se développe difficilement et incomplètement, alors que pour une valeur de $P_h = 4,65$ elle accuse au contraire un développement rapide et régulier. L'influence de la dissociation est d'autant plus évidente que dans les deux cas la teneur en nitrates et la concentration totale des sels sont les mêmes. En présence des nitrates le *Nardus* demande pour se développer un degré d'acidité plus fort, grâce auquel il assimile facilement les matières azotées.

2^o Les solutions acidifiées avec de l'acide chlorhydrique (série 2) n'ont donné aucun résultat. Cet acide, même en petite quantité

agit comme un poison ; il empêche les plantes de se développer et finalement les fait périr. La présence du chlore en trop forte proportion est la cause incontestable de ce dépérissement.

3^o La solution de Pfeffer, une fois de plus, ne donne aucun résultat, malgré son degré d'acidité relativement élevé ($P = 4,50$) qui suffirait amplement à contrebalancer l'influence des nitrates de la solution. Dans ce cas, la cause première du dépérissement des plantes provient uniquement de la présence en trop grande quantité du nitrate de calcium. Calculé d'après le poids moléculaire, le calcium y est représenté dans la proportion de 39, 2 %. Un litre de la solution Pfeffer contenant 1,33 gr. de CaNO_3 , les 0,52 gr. de calcium qu'elle renferme forment le 20,96 % de la totalité des sels dissous. Le calcium y est donc dans une proportion bien supérieure à celle des autres sels.

Le résultat des analyses des terres de *Nardus* (voir page 255) montre que celles-ci ne contiennent que des traces de calcium ; il est donc évident que la solution Pfeffer, malgré tous les avantages qu'elle présente quant à la concentration en nitrates et à son degré d'acidité, ne convient pas pour le *Nardus* à cause du calcium qui s'y trouve en trop grande quantité. Le *Nardus* supporte les nitrates même en forte proportion, mais pas sous forme de nitrates de calcium.

~Développement des séries 5-6-7-8-9.

Nous venons de voir que le *Nardus stricta* n'assimile les nitrates qu'en présence d'un acide. Etant donné un degré d'acidité invariable fixé au préalable, il était intéressant de connaître quelle concentration de nitrates la plante peut supporter. C'est ce que j'ai essayé de déterminer en prenant comme base une solution titrée exactement, à laquelle j'ajoutai une quantité toujours plus forte de nitrate de potasse. Ce sel étant neutre ne fait varier le degré de dissociation qu'entre des limites très restreintes, surtout lorsqu'il est ajouté par petites quantités (voir le tableau page 264). La solution 5, choisie comme base, possède une très faible concentration ; son degré d'acidité relativement élevé provient uniquement de la présence en forte proportion du phosphate acide de potasse. Il est vrai qu'en ajoutant des nitrates, ce qui élève la concentration totale des sels dissous, on augmente la pression osmotique des solutions. En partant d'une solution incomplète (solution 5), ayant la composition chimique moyenne de la terre de *Nardus*, mais sans azote, on constate que la plante réagit favora-

blement dès qu'on ajoute à la solution l'élément qui lui manque, soit l'azote, et qu'elle dépérit dès que cet élément se trouve représenté en trop forte proportion.

Dès le début une différence très nette apparaît entre la série 5 et les séries suivantes. Les plantes des solutions sans nitrate donnent rapidement naissance à de longues racines et à une quantité de jeunes pousses foliacées, de telle sorte que durant les quatre premières semaines, elles dépassent par leur vigoureux développement toutes celles des autres séries. Il semble donc au premier abord que la solution 5 représente le milieu idéal du *Nardus stricta*. Les autres séries se développent plus lentement et, à toute augmentation des nitrates correspond une diminution de la longueur des racines et un allongement des feuilles. Nous voyons cependant que, petit à petit, le développement des plantes de la série 5 se fait moins rapidement, puis s'arrête, les feuilles deviennent vert-clair et leur nombre ne s'accroît plus. Les plantes assimilent difficilement, il leur manque un élément indispensable, l'azote qui fait complètement défaut dans les solutions. Au début elles ont sans doute vécu des quelques substances de réserve contenues dans le rhizome, mais celles-ci étant épuisées, il s'en est suivi un déperissement lent mais continu de toute la série. Il est étonnant néanmoins de voir avec quelle rapidité les racines se sont développées dans les solutions sans nitrate ; grâce peut-être à leur faible concentration, et peut-être au fait que la proportion entre le degré d'acidité et la dilution des solutions était dans le rapport voulu ; en tout cas on ne saurait attribuer ce développement à l'absence des nitrates.

Dans les séries 6-7-8 les plantes se sont comportées d'une façon satisfaisante ; les racines sont moins longues, il est vrai, mais l'assimilation est plus normale. Au début, aucune différence notable n'est apparue entre les séries 6 et 8, seule la série 9 dépérit visiblement, la concentration étant trop forte. En procédant par élimination, nous pouvons admettre que pour une valeur de $P_h = 4,80$ le pour cent des nitrates supporté par la plante, ne dépasse pas 53,84 %. A partir du 1er août 1922, soit soixante-seize jours plus tard, la série 8 apparaît plus faible, moins vigoureuse que les deux séries précédentes ; dès lors le pour cent des nitrates supporté est donc inférieur à 45,45 %. A la clôture de l'expérience, soit cent trois jours plus tard, les séries 6 et 7 poursuivent en apparence un développement identique. Pourtant, dans la série 6, les plantes ont des racines plus fournies (fig. 3) que celles de la série 7, par contre celles de cette dernière ont des feuilles plus longues que celles de

la série précédente. L'examen du graphique ci-joint (fig. 4) nous montre qu'à chaque augmentation de la teneur en nitrates correspond une diminution de la longueur des racines et un allongement des feuilles.

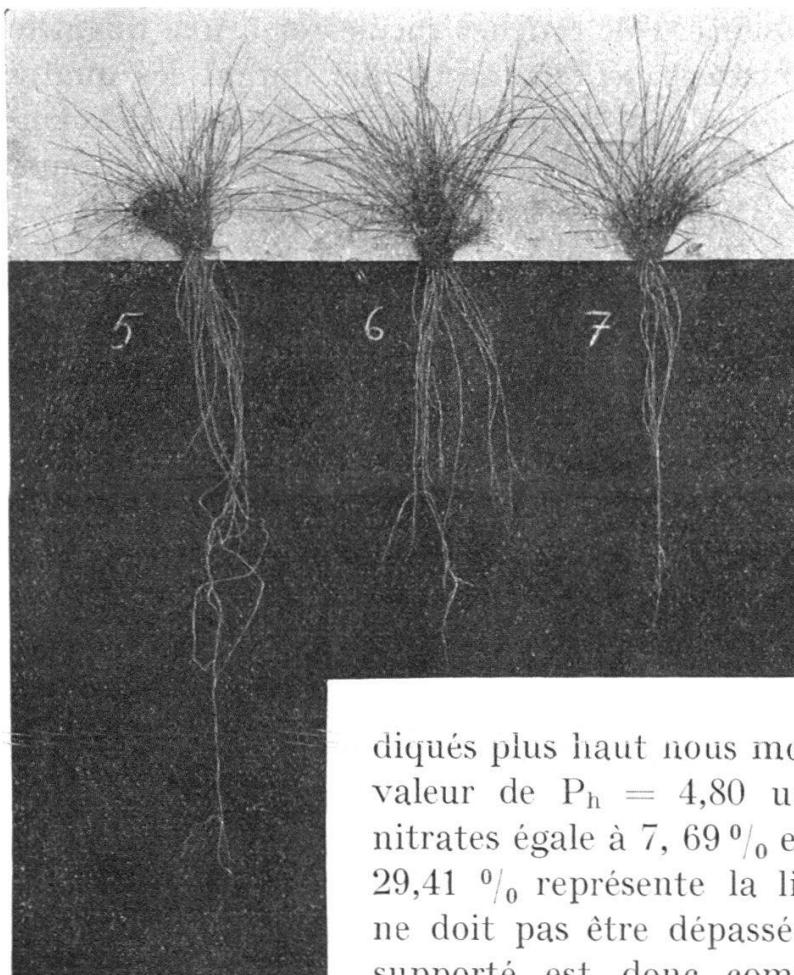


Fig. 3. — Développement des séries 5-6-7 à la fin de l'expérience.

valeur il faut tenir compte aussi du poids sec des plantes séchées à l'air libre après l'expérience. C'est ce qu'indiquent les chiffres ci-dessous :

Série 5 = 2,15 gr.	soit 0,7166 gr.	par plante.
» 6 = 2,03 gr.	» 0,6766 gr.	»
» 7 = 2,20 gr.	» 0,7333 gr.	»
» 8 = 1,92 gr.	» 0,6400 gr.	»
» 9 = 1,15 gr.	» 0,3833 gr.	»

Ce tableau montre que les plantes de la série 7 ont assimilé bien davantage que celles des autres séries en particulier que celles de

Petit à petit, les séries 5-8-9 déprissent ; il ne reste plus que les deux séries 6 et 7. En observant la courbe de croissance des feuilles de cette dernière série, on constate qu'elle continue à croître positivement, tandis que celle de la série 6 reste au même niveau.

Les chiffres indiqués plus haut nous montrent que pour une valeur de $P_h = 4,80$ une concentration de nitrates égale à 7, 69 % est insuffisante et que 29,41 % représente la limite supérieure qui ne doit pas être dépassée. Le % de nitrates supporté est donc compris entre 7, 69 et 29,41 %. L'intervalle entre ces deux chiffres est malheureusement encore trop grand pour qu'il soit permis d'en prendre la moyenne comme valeur optimum. Pour déterminer cette

la série 6. Dès lors nous pouvons conclure que, pour une valeur de $P_h = 4,80$, la plante se développe le plus normalement dans une solution contenant à peu près 20 à 29 % de nitrates, ce qui fait approximativement 0,4 gr. par litre. Il n'y a pas lieu de tenir compte

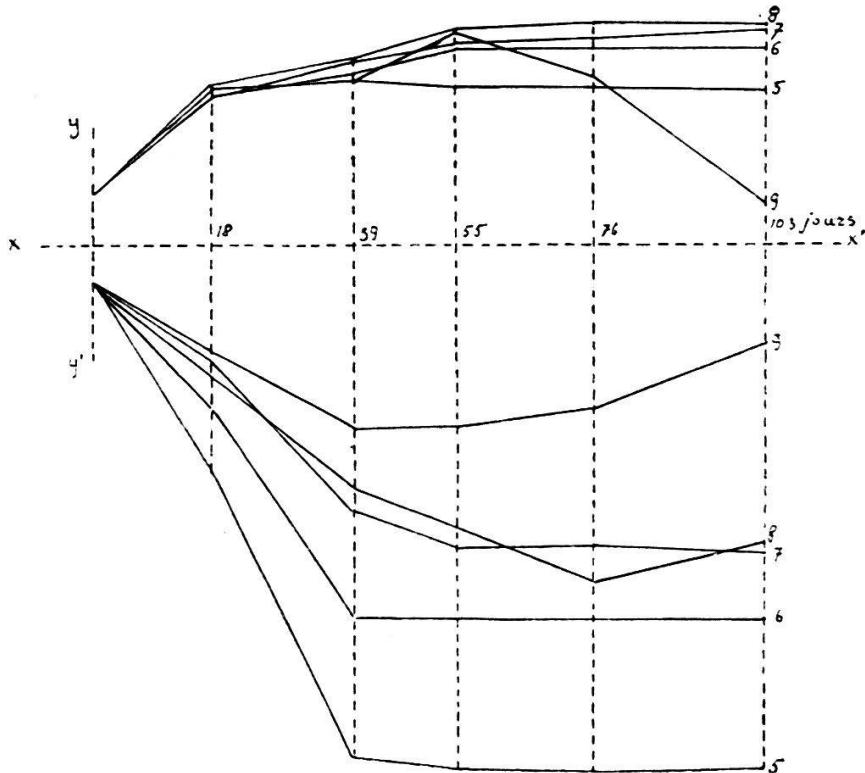


Fig. 4. — Graphique représentant le développement des feuilles et des racines du Nardus dans les solutions 5-6-7-8-9.-

de la série 5 qui pourtant a assimilé une quantité notable de sels minéraux, puisque ces plantes sont en décroissance.

Conclusions

Pour déterminer plus exactement le rapport ci-dessus, il serait nécessaire de faire varier le % des nitrates dans des limites plus étroites. Mais ce qui importe pour le moment c'est d'avoir établi que la quantité des nitrates absorbés ou plutôt supportés par la plante varie avec la valeur de P_h , autrement dit que cette quantité est intimement liée au degré d'acidité du milieu ambiant. Nous avons vu précédemment que pour une valeur de $P_h = 4,65$ (sol. 3) la plante se développe dans des solutions contenant 40 % de nitrates. Dans le cas présent pour une valeur de $P_h = 4,80$, le rapport s'abaisse à 20 % environ, enfin comme nous l'avons vu, pour $P_h = 6,12$ (sol. 1) cette proportion descend jusqu'à zéro.

Nous pouvons en déduire déjà qu'à une diminution de la valeur de P_h correspond une plus forte assimilation des nitrates ; puis,

qu'en l'absence des nitrates, la plante se développe jusqu'à un certain point, correspondant probablement à la disparition des substances de réserve, après quoi elle dépérît.

Développement des séries 10-11-12-13-14.

Me basant sur les analyses chimiques citées plus haut, il devient évident que le *Nardus stricta* a besoin d'azote et surtout ne fuit pas la présence de cet élément, puisque la terre dans laquelle il se développe en contient en moyenne 0,35 %, quantité relativement

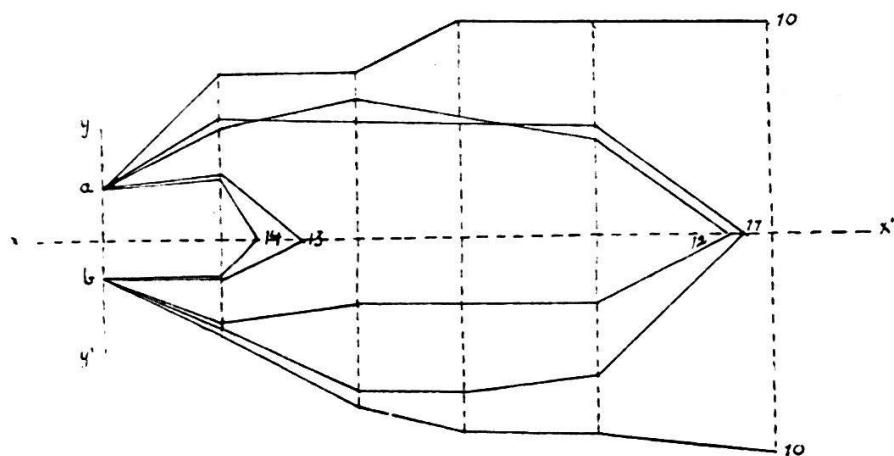


Fig. 5. — Représentation graphique du développement des séries 10-11-12-13-14.

grande. En remplaçant dans les séries 10 à 14 le nitrate de potasse par le sulfate d'ammonium, j'ai voulu voir simplement si le *Nardus* assimile de préférence l'azote sous cette dernière forme. Dans ces séries 10 à 14 comme dans les précédentes, l'acidité a peu varié et seule la concentration des solutions a augmenté avec la teneur en sulfate d'ammonium. Ces solutions ont été préparées exactement comme les précédentes sauf que KNO_3 a été remplacé par $\text{SO}_4(\text{NH}_4)_2$, (voir plus haut le tableau page 256).

Dans la suite nous constaterons que la plupart des plantes supportent difficilement ces nouvelles conditions, elles sont peu vigoureuses, donnent naissance à quelques longues feuilles vert-foncé mais pas en quantité aussi grande que dans les séries précédentes. Dès le début, la série 14 commença à dépérir (voir le graphique fig5) et fut supprimée après 40 jours environ. La série 13 subit le même sort quelques jours plus tard, tandis que les plantes des séries 11 et 12 n'ont péri que peu de jours avant la fin de l'expérience. Seule la série 10 qui ne contenait que des traces de sulfate d'ammonium se comporte d'une manière relativement satisfaisante ; dans cette

solution les feuilles se sont bien développées et les plantes sont comparables à celles de la série 7.

Le calcul des poids moléculaires du KNO_3 et du $\text{SO}_4(\text{NH}_4)_2$ nous donne :

$$\text{p. m. } \text{KNO}_3 = 101 \text{ où N} = 13,86 \%$$

$$\text{p. m. } \text{SO}_4(\text{NH}_4)_2 = 132 \text{ où N} = 21,21 \%$$

On peut donc admettre qu'à poids égal, le $\text{SO}_4(\text{NH}_4)_2$ contient beaucoup plus d'azote assimilable que le KNO_3 . C'est pourquoi, pour un même degré d'acidité, la plante en supporte moins. Il n'y a pas lieu de tenir compte de la formation possible de sulfate acide qui aurait augmenté le degré de dissociation des ions hydrogène, la température, durant l'expérience, étant restée trop basse pour cela. D'ailleurs, même si cette augmentation avait eu lieu, elle aurait été contrebalancée par un faible dégagement d'ammoniaque.

Le calcul du poids sec des plantes a donné les résultats suivants :

Série 10 = 2,10 gr. soit 0,700 gr. par plante

» 11 = 1,20 gr. » 0,400 gr. par plante

» 12 = 1,12 gr. » 0,373 gr. »

» 13 |
 | Les plantes ont péri.
» 14 |

Ces chiffres prouvent d'une façon indiscutable, que le Nardus ne supporte que des traces de $\text{SO}_4(\text{NH}_4)_2$; à une augmentation même très faible de ce sel correspond une diminution notable de la quantité des matières minérales assimilées. Témoin la solution 11 qui contient seulement 0,2 gr. de sulfate d'ammonium par litre.

Conclusions.

Pour une valeur de $P_h = 4,80$, le Nardus stricta supporte le sulfate d'ammonium jusqu'à la proportion maximum de 0,1 gr. par litre, ce qui correspond à 0,021 gr. d'azote. Tandis qu'en présence des nitrates la proportion d'azote pour $P_h = 4,85$, augmente jusqu'à 0,065 gr. par litre (sol. 7). On en peut conclure que le Nardus comme la plupart des plantes supérieures, assimile l'azote sous forme de nitrates, plutôt que sous forme d'autres combinaisons azotées.

Développement des séries 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22.

Il nous reste à établir, si, en l'absence des nitrates, le Nardus réagit favorablement vis-à-vis d'une augmentation du degré d'acidité.

Les résultats obtenus ont été, à cet égard, pour la plupart tout à fait négatifs. L'adjonction d'acide phosphorique et plus spécialement celle d'acide chlorhydrique, a empêché les plantes de se développer. Les séries 18 et 22 n'ont donné ni feuille ni racine et durent être

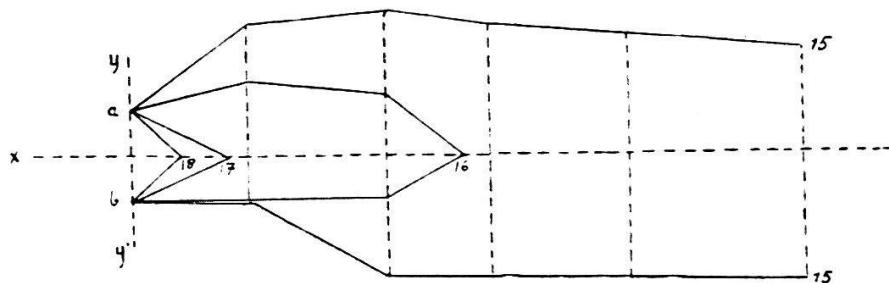


Fig. 6. — Représentation graphique du développement des séries 15-16-17-18.

supprimées dix jours environ après le début de l'expérience; les valeurs correspondantes de $P_h = 2,12$ et $Ph = 2,85$ sont trop élevées et les plantes n'ont pu supporter ce degré d'acidité. Il en a été de même dans la suite pour les séries 16, 17, 20 et 21, qui ont péri au cours de l'expérience. Seule la série 15, acidifiée avec 5 cm^3 de ClH normal et la série 19 acidifiée avec 5 cm^3 de H_3PO_4 normal, ont végété très faiblement jusqu'à la fin, mais on ne peut tirer de ce fait

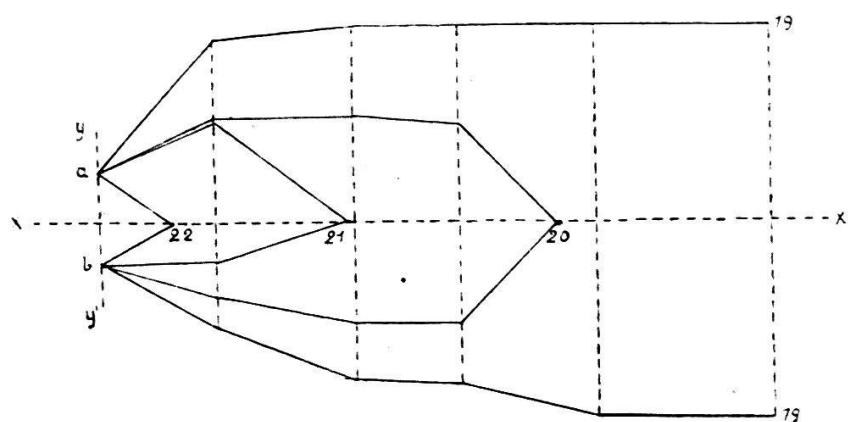


Fig. 7. — Représentation graphique du développement des séries 19-20-21-22.

aucune conclusion positive. En observant les graphiques ci-joints (fig. 6 et 7), il est aisé de suivre le développement de chacune des séries. Nous voyons qu'à volume égal le ClH est moins bien supporté par la plante que le H_3PO_4 .

Le calcul du poids sec des plantes a donné les résultats suivant :

Série 15 = 1,03 gr. soit 0,343 gr. par plante.

16 = a péri

Série 17 = a péri	
» 18 = »	
» 19 = 1,45 gr. soit 0,485 gr. par plante.	
» 20 = a péri	
» 21 = »	
» 22 = »	

Ces chiffres montrent que, dans les conditions réalisées par cette expérience, l'assimilation a été nulle ou très faible.

Conclusions.

En comparant les chiffres ci-dessus avec le poids sec moyen d'une plante de la série 5, qui s'élevait à 0,76 gr., nous voyons que la différence est très grande. Les solutions employées ne contenant pas de nitrates et ayant exactement la même composition chimique, il est évident que seule l'augmentation du degré d'acidité a été la cause du dépérissement constaté. Autrement dit : dans les solutions sans nitrate, à toute diminution de la valeur de P_h correspond une diminution notable et rapide du développement des plantes. Pour une valeur de $P_h = 4,80$ (sol. 5) les plantes se sont développées vigoureusement jusqu'à épuisement des réserves du rhizome ; pour une valeur de $P_h = 3,26$ (sol. 19), les plantes se sont développées avec peine et pour une valeur de P_h inférieure à 3,14, elles ont péri. L'action de l'acide phosphorique n'est donc utile qu'en présence des nitrates, il favorise leur assimilation et assure un vigoureux développement de la plante. Ces deux éléments forment chez le *Nardus stricta* un tout inséparable et si l'un deux vient à manquer, l'autre n'a plus aucune influence et nuit même au développement général du *Nardus*.

Développement des séries 23, 24, 25.

Jusqu'ici nous avons suivi le développement du *Nardus stricta* dans des solutions où la teneur en nitrates variait avec la concentration des sels dissous. Dans les séries 23 à 25, seule la teneur en nitrates varie aux dépens des autres sels, ceux-ci diminuant d'autant plus que les nitrates augmentent (voir le tableau page 256). Remarquons que dans ces trois séries le degré d'acidité est faible et qu'il correspond à un % de nitrates relativement élevé. On peut donc prévoir, en se basant sur les résultats déjà obtenus, que le développement des plantes ne se fera pas sans difficulté. Néanmoins, il était intéressant de voir si seule la présence des nitrates en est la cause ou si c'est l'augmentation de la concentration des solutions

qui joue le rôle dominant. Dans les séries 23, 24, 25 cette concentration reste constante, nous pouvons donc observer séparément l'influence des nitrates.

Dès le début, ces séries se sont distinguées des précédentes par le fait que seules les feuilles se sont développées aux dépens des raci-

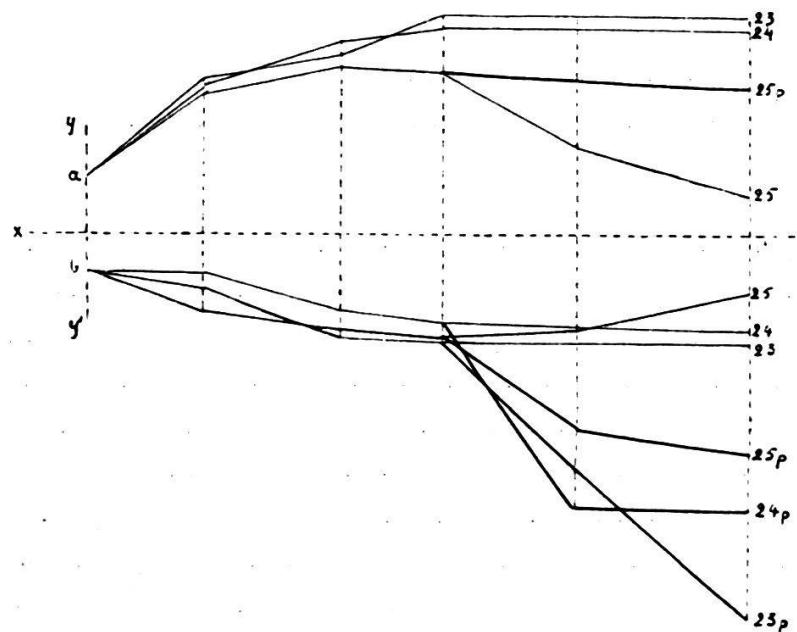


Fig. 8. — Graphique représentant le développement des séries 23, 24, 25, et 23p, 24p, 25p.

nes qui sont restées très courtes et peu nombreuses. Il en fut de même dans la suite et nous voyons que cette proportion anormale subsiste jusqu'à la fin. Seules les plantes de la série 25 font exception; la teneur en nitrates de leur solution nutritive correspondant à 72,72 % des sels dissous étant décidément trop forte, elles ne peuvent la supporter.

Le 14 juillet 1922, voulant vérifier encore une fois l'influence favorable de l'acide phosphorique en présence des nitrates, je mis à part dans chaque série un pot auquel j'ajoutai 8 cm³ d'acide phosphorique normal. Les solutions titrées à nouveau ont donné les résultats suivants :

$$\begin{aligned} \text{Solution } 23_p \text{ P}_h &= 3,16 \\ \text{"} \quad 24_p \text{ P}_h &= 3,38 \\ \text{"} \quad 25_p \text{ P}_h &= 4,00 \end{aligned}$$

(L'indice p désigne les solutions nouvellement acidifiées).

Dès lors, une différence notable se manifeste, les plantes plongées dans les solutions acidifiées réagissent rapidement donnant naissance à de nombreuses racines qui dépassent bientôt celles des plantes correspondantes ; c'est ce que le graphique ci-joint (fig. 8) nous

montre clairement. A partir du jour où les solutions ont été acidifiées, les courbes de croissance de racines deviennent de plus en plus négatives, tandis que celles des solutions non acidifiées restent toutes au même niveau. La série 25, par exemple, dépèrit visiblement, les deux courbes, positive et négative, tendent à se rencontrer sur l'axe

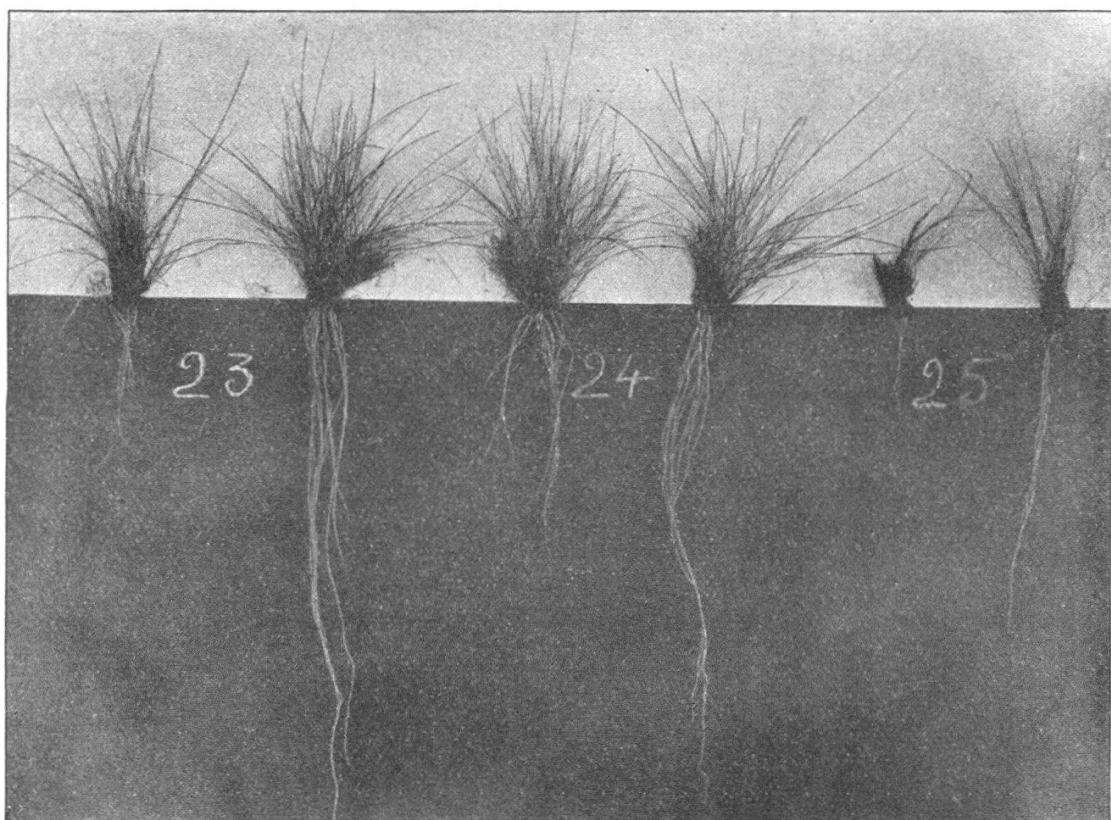


Fig. 9. — 23 : à gauche $p = 5,45$ nitrates $27,27 \%$
 à droite $p = 3,16$ » $27,27 \%$
 24 : à gauche $p = 5,85$ » $45,45 \%$
 à droite $p = 3,38$ » $45,45 \%$
 25 : à gauche $p = 6,10$ » $72,72 \%$
 à droite $p = 4,00$ » $72,72 \%$

des abscisses, tandis que la plante 25_p est en pleine croissance. Une photographie faite à la fin de l'expérience (fig. 9) nous montre plus clairement encore, avec quelle intensité les plantes réagissent dans les milieux acidifiés. Partout cette différence est très notable, en particulier pour la solution 23 où l'action de l'acide phosphorique a, semble-t-il, été la plus vigoureuse. Même dans la solution 25 dans laquelle les nitrates représentent le 72,72 % des sels dissous, cette influence a été favorable et bien que la plante n'accuse pas un vigoureux développement, la différence est néanmoins visible. A l'appui de ces observations, il y a lieu de citer encore les chiffres suivants, concernant le poids sec des plantes de chaque série :

Série	23	0,59	gr. par plante.
»	23 _p	0,73	gr. » »
»	24	0,67	gr. » »
»	24 _p	0,75	gr. » »
»	25	—	—
»	25 _p	0,35	gr. » »

Les résultats ci-dessus ne sont pas tout à fait comparables, en ce sens que les plantes de cette série n'ont été placées dans les solutions 23_p, 24_p, 25_p, que 48 jours avant la fin de l'expérience. Néanmoins, la différence d'assimilation est déjà très notable ; elle eut été beaucoup plus importante encore, si les solutions acidifiées avaient été utilisées dès le début.

Conclusions.

Il est prouvé une fois de plus que la présence des nitrates empêche les racines de se développer mais qu'elle favorise par contre l'allongement des feuilles, en leur donnant une coloration vert foncé, que n'ont pas les feuilles nourries au moyen des solutions sans nitrate. A elle seule, la concentration des solutions ne joue pas un rôle déterminant dans les cultures, son action dépend du degré d'acidité, comme le montre la photo fig. 9 : pour une valeur de $P_h = 3,38$, par exemple le *Nardus* se développe fort bien dans des solutions contenant 45,45 % de nitrates, et supporte même une concentration de nitrate dépassant 70 %. Ceci confirme la remarque faite par J. Amann ¹ à propos de la végétation bryologique et montre que les plantes supérieures, comme les mousses sont « adaptées biologiquement et physiologiquement à une réaction du terrain bien déterminée ».

d) Cultures sur terres humiques ou calcaires.

Avant de discuter les résultats mentionnés ci-dessus, citons encore un essai de culture en terre. Les plantes employées pour cette expérience provenaient de Witikon et furent ramassées en même temps que celles des essais précédents. Elles furent préparées et rajeunies de la même façon, puis mises en pots et réparties en trois séries correspondant à trois terres différentes. Chaque série fut constituée par cinq plantes.

Série 26 Terre de *Nardus* non calcaire.

- » 27 » humique et calcaire.
- » 28 » calcaire pauvre en humus.

¹ J. AMANN : Contribution à l'étude de l'édaphisme physico-chimique. *Bull. d la Soc. vaud. d. Sc. Nat.* 1919, 52, 363—381.

L'expérience débute le même jour que les essais précédents et se termine à la même date de sorte que les résultats sont comparables entre eux. La photographie ci-jointe (fig. 10) nous montre le développement final atteint par les plantes de ces trois séries. On voit

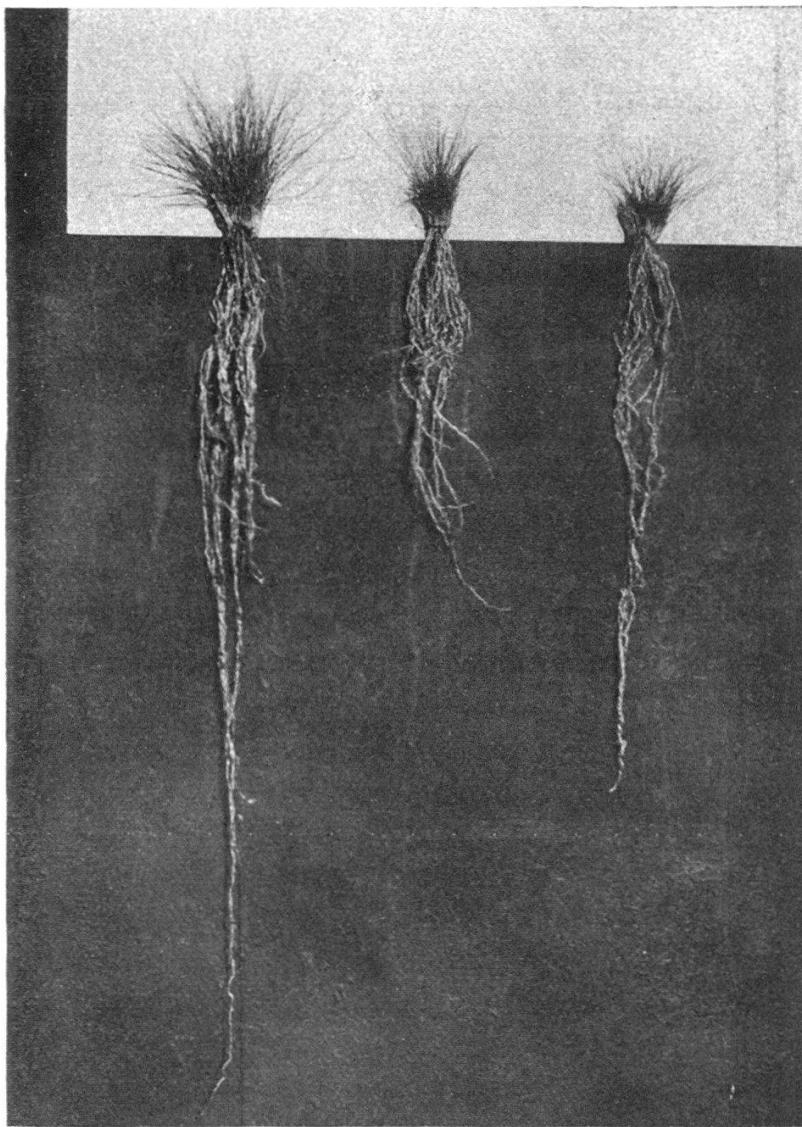


Fig. 10. 26 : sans calcaire ; 27 : calcaire plus humus ; 28 : calcaire.

clairement que celles de la série 26 sont de beaucoup les plus vigoureuses, elles présentent un développement analogue à celui qu'elles atteignent dans les stations des Alpes et du Jura. Les séries 27 et 28 sont nettement moins belles ; malgré la présence de l'humus, le calcaire à une action nocive, empêchant le développement normal.

Les feuilles et les racines de chaque plante, mesurées à la fin de l'expérience, atteignent les longueurs suivantes :

Série 26 :

Long. des feuilles : 17-16,2-19,5-16-16	en moyenne 16,94
» » racines : 56-76-73,5-85-74	» » 72,90

Série 27 :

Long. des feuilles : 14,5-11-13,5-13,5-10	en moyenne 12,50
» » racine : 40-50-37-39-42	» » 41,60

Série 28 :

Long. des feuilles : 11,5-10,5-12,5-12,5-10,5	en moyenne 11,25
» » racines : 53-32-50-30	» » 41,12

Le poids sec des plantes a donné :

Série 26 = 23,48 gr. soit 4,696 gr. par plante
27 = 9,20 gr. » 1,84 gr. » »
28 = 8,53 gr. » 1,67 gr. » »

Ces chiffres prouvent clairement qu'en l'absence du calcaire, la plante assimile plus facilement et en beaucoup plus grande quantité. En présence du calcaire, l'assimilation diminue et, avec elle, la longueur des feuilles et celle des racines ; de plus, dans la terre non calcaire, la couleur des feuilles est beaucoup plus foncée. Cette couleur correspond au numéro 284 du code des couleurs de Chevreul, celle des séries 27 et 28 au numéro 317. Comme on le voit, l'écart entre ces deux couleurs est très sensible.

Comparons maintenant les chiffres se rapportant à la série 26 avec ceux obtenus précédemment pour les séries 1 et 3 (voir page 35), on a :

	Long. d. feuilles	Long. d. racines	Poids sec par plante
Série 1	10,5 cm.	15 cm.	0,385 gr.
» 3	16 »	43,5 »	1,66 gr.
» 26	16,94 »	72,9 »	4,696 gr.

La série 1 correspond à une solution V. d. Crone.

La série 3 correspond à une solution V. d. Crone plus 8 cm³ H₃PO₄ normal.

La série 26 correspond à une culture en terre non calcaire.

Comment expliquer, au point de vue biologique, la grande différence qui existe entre ces trois séries ? Pourquoi en particulier nos plantes ne sont-elles pas développées dans la solution 3 comme dans la terre de Nardus ? Les plantes cultivées en terre ont en effet des feuilles mieux développées, des racines deux fois plus longues et deux fois plus nombreuses ; enfin, le poids sec moyen est près du triple de celui des plantes de la solution 3. Il manque donc à cette

solution, qui pourtant a donné précédemment les meilleurs résultats, un élément indispensable au développement normal de la plante. Un élément qui permet au Nardus d'assimiler une quantité bien supérieure de matière minérale.

L'étude anatomique dont il sera parlé plus loin établit que :

1^o A l'état sauvage, les cellules de l'écorce interne des racines secondaires du Nardus, contiennent régulièrement des mycorhizes.

2^o Dans les solutions nutritives ces mycorhizes n'apparaissent pas.

Faut-il admettre que les mycorhizes jouent ici un rôle dominant, que leur présence est nécessaire et qu'elle assure le complet développement de la plante ? L'on sait déjà que ces organes symbiotiques apparaissent plus volontiers dans les terrains secs qu'aux endroits humides et qu'ils jouent un rôle dans la nutrition azotée et dans l'absorption des sels minéraux. Le Nardus stricta ayant des mycorhizes endotrophes, il est peu vraisemblable que celles-ci absorbent directement les sels minéraux. Enfermés soit dans les cellules de l'épiderme, soit dans les cellules de l'écorce interne des racines, ces champignons n'entrent guère en communication directe avec le milieu ambiant, mais on peut admettre qu'ils influencent la perméabilité des cellules et permettent l'absorption d'une quantité plus grande de matière minérale. L'on sait d'après les travaux de B. Hansteen¹ et de H. Fitting² que la perméabilité des membranes plasmiques est amoindrie par les ions potassiques d'une solution de KNO_3 . Si l'on se rappelle que le Nardus réagit vivement lorsqu'on ajoute un acide à sa solution nutritive et que par ce traitement l'absorption des matières minérales est fortement accrue, il paraît légitime d'admettre que l'acide phosphorique augmente la perméabilité des cellules radiculaires du Nardus. Peut-on supposer que chez le Nardus sauvage, les mycorhizes endotrophes enfermées dans l'écorce interne des racines influencent la perméabilité des membranes plasmiques et facilitent l'absorption des sels minéraux et des nitrates en particulier grâce au CO_2 provenant d'une respiration intensive ? Nous posons la question sans la résoudre. Il serait intéressant en tout cas de savoir quel est l'acide qui influe le plus sur la perméabilité des membranes plasmiques.

¹ B. HANSTEEN : Ueber das Verhalten der Kulturpflanzen zu den Bodensalzen. *Jahr. f. wiss. Bot.* 53, Heft 4.

² H. FITTING : Untersuchung über die Aufnahme von Salzen in die lebenden Zellen. *Jahr. f. wiss. Bot.* 1915, 56, 1—63.

H. FITTING : Untersuchung über isotonische Koeffizienten und ihre Nutzen für Permeabilitätsbestimmungen. *Jahr. f. wiss. Bot.* 57, 553—609.

En ajoutant à la solution 3, par exemple, quelques gouttes d'acide phosphorique normal, on modifie l'absorption des sels nutritifs dans le même sens que les mycorhizes, tandis que l'acide chlorhydrique n'a donné à cet égard aucun résultat.

En somme, il semble que l'absorption d'azote nitrique ou ammoniacal par le *Nardus* croissant dans les stations naturelles, soit favorisée par la présence des mycorhizes et tout particulièrement par les acides (CO_2 en particulier) qu'elles dégagent et grâce auxquels la perméabilité des membranes cellulaires pour les sels nutritifs se trouve accrue. Si à la suite d'une fumure appropriée la quantité des matières azotées contenue dans le sol augmente, il est compréhensible que le *Nardus* dépérisse lorsque la quantité d'acide fournie par les mycorhizes ne correspond plus à l'augmentation des nitrates. Si donc, dans les stations naturelles, le *Nardus* supporte mal une addition d'azote dépassant une certaine concentration, c'est à mon avis parce que la présence de cet élément en trop forte quantité, trouble la proportion convenable établie entre les nitrates du sol et les acides fournis par les mycorhizes.

2. INFLUENCE DE L'ÉCLAIRAGE ÉLECTRIQUE SUR LE DÉVELOPPEMENT DES INFLORESCENCES

Ici comme précédemment, le *Nardus stricta* s'est révélé très délicat, sensible et difficile à cultiver. Au début, la plupart des essais n'ont pas réussi et de nombreuses cultures préparées avec du matériel provenant de Witikon (600 m.), de Chaumont (1100 m.), du Rigi (1800 m.), de la Furka (2200 m.), n'ont donné que de maigres résultats. Seules quelques plantes se sont développées normalement mais sans jamais donner aucune inflorescence. Il est étonnant de voir une mauvaise herbe se propageant si rapidement dans la nature, se montrer si dépendante des conditions artificielles réalisées par les cultures en laboratoire. Les premiers résultats positifs ont été obtenus par des cultures faites dans la terre humide et sans calcaire, ramassée dans les Alpes aux endroits où poussait le *Nardus*. Au printemps 1921, un certain nombre de cultures furent entreprises dans l'espoir d'obtenir durant l'été le matériel nécessaire à une étude embryologique. Plusieurs plantes furent placées par groupe de trois sous de grandes cloches de verre afin d'activer leur croissance et d'éviter toute pollinisation étrangère. Toutes se développèrent rapidement, mais aucune inflores-

cence ne se forma et, à l'entrée de l'hiver aucun résultat n'avait encore été obtenu.

C'est alors qu'au début de novembre 1921, m'inspirant des expériences de Klebs¹, je soumis plusieurs plantes de *Nardus* à un éclairage intermittent puis continu de 2000 bougies. Klebs ayant obtenu de forts beaux résultats avec le *Sempervivum*, il était tentant de répéter l'expérience avec *Nardus stricta*.

Installation.

L'installation fut préparée sous une chapelle vitrée, longue de 130 cm. et large de 50 cm. Celle-ci fut tapissée intérieurement de blanc pour faciliter la réflexion de la lumière, et de noir extérieurement pour éviter toute déperdition. Une lampe de 2000 bougies fut disposée à 65 cm. au-dessus des pots ; les plantes les plus rapprochées étaient à 40 cm. de la lampe (sauf une, placée sur un socle à 18 cm.), les plus éloignées à 75 cm. Un thermohygromètre placé à l'intérieur de la chapelle enregistrait journellement les variations de chaleur et d'humidité. L'aération fut assurée par un courant d'air continu.

Choix des plantes.

Dans le choix des plantes j'ai tenu compte avant tout de leur provenance et de l'altitude où elles avaient été ramassées. Tous les exemplaires en pot ont été cultivés dans la terre de *Nardus*, deux seulement ont été mis dans du terreau calcaire. J'y ai joint également quelques exemplaires cultivés en solutions nutritives et un pied cultivé dans un extrait de terre, obtenu en faisant passer un litre et demi d'eau sur un kilo de terre de *Nardus*. Parmi les solutions nutritives employées se trouvait une solution de phosphate acide de potasse à 3 % (3 gr. par litre d'eau utilisée). Cette solution devait, me semblait-il, favoriser le développement de la plante, davantage que la solution V. d. Crone qui est plus alcaline.

Dans les pots se trouvaient des plantes provenant de trois altitudes différentes :

Witikon 600 mètres.

Chaumont 1100 "

Rigi 1800 "

Trois des pots furent cultivés sans eau afin de voir dans quelle mesure la sécheresse influe sur le développement des fleurs. Enfin un pot fut placé à 18 cm. de la lampe de 2000 bougies dans l'espoir

¹ G. KLEBS : Ueber die Blütenbildung bei *Sempervivum*. *Flora*, 1918, 11, 12, 128—151.

que cet éclairage intense produirait plus vite l'effet désiré. La température enregistrée par le thermohygromètre varia entre 25 et 30°, elle se maintint le plus souvent à 28°. Au début toutes les plantes n'étaient naturellement pas au même stade de développement. J'ai choisi tout d'abord quelques exemplaires très vigoureux à côté desquels j'en ai ajouté d'autres plus faibles, afin de voir comment les uns et les autres se comporteraient au point de vue de la floraison. Ce qu'il convient de comparer, ce sont moins les plantes entre elles que la marche de leur développement du début à la fin de l'expérience.

Ci-joint la numérotation des différentes cultures.

- 1 Plante dans V. d. Crone modifiée (cultivée dep. le 14 févr. 1921).
- 1a » » » » » (» » le 9 août 1921).
- 2 » de Chaumont non arrosée.
- 2a » du Rigi. » »
- 2b » » » »
- 3 » » sous cloche durant l'été 1921.
- 3a » » » » » » »
- 4 » dans solution de phosphate acide de potasse.
- 4a » » » » » » » »
- 5 » du Rigi en pot à l'air libre depuis le 12 juin 1921.
- 6 » » dans un extrait de terre de Nardus.
- 7 » dans une solution V. d. Crone modifiée dep. le 14 fév. 21.
- 8 » dans de la sciure de bois plus de la solution Pfeffer,
 en pot depuis le 28 mai 1921, arrosée avec de l'eau
 depuis le 3 octobre 1921.
- 9
- 9a } Plantes en pots, sous cloches durant l'été 1921.
- 9b
- 9c
- 10 Plante de Chaumont en pot depuis le 8 juin 1921.
- 11 » du Rigi placée à 18 cm. de la lampe de 2000 bougies.

Observation du 28 novembre 1921.

D'une façon générale, durant les premiers jours de l'expérience, les plantes ont dépéri visiblement, puis s'étant adaptées au milieu ambiant, elles ont toutes repris et se sont développées plus ou moins bien suivant les conditions particulières dans lesquelles elles se trouvaient à la date du 3 novembre 1921. Néanmoins le but proposé n'était pas atteint, puisqu'aucune plante n'avait donné de fleurs.

Les plantes des pots 3 et 4 (fig. 11) ont crû très vigoureusement, mais présentaient un étiolement vert. Le sujet 5 par contre resta petit mais touffu, il devint chaque jour plus fourni et développa

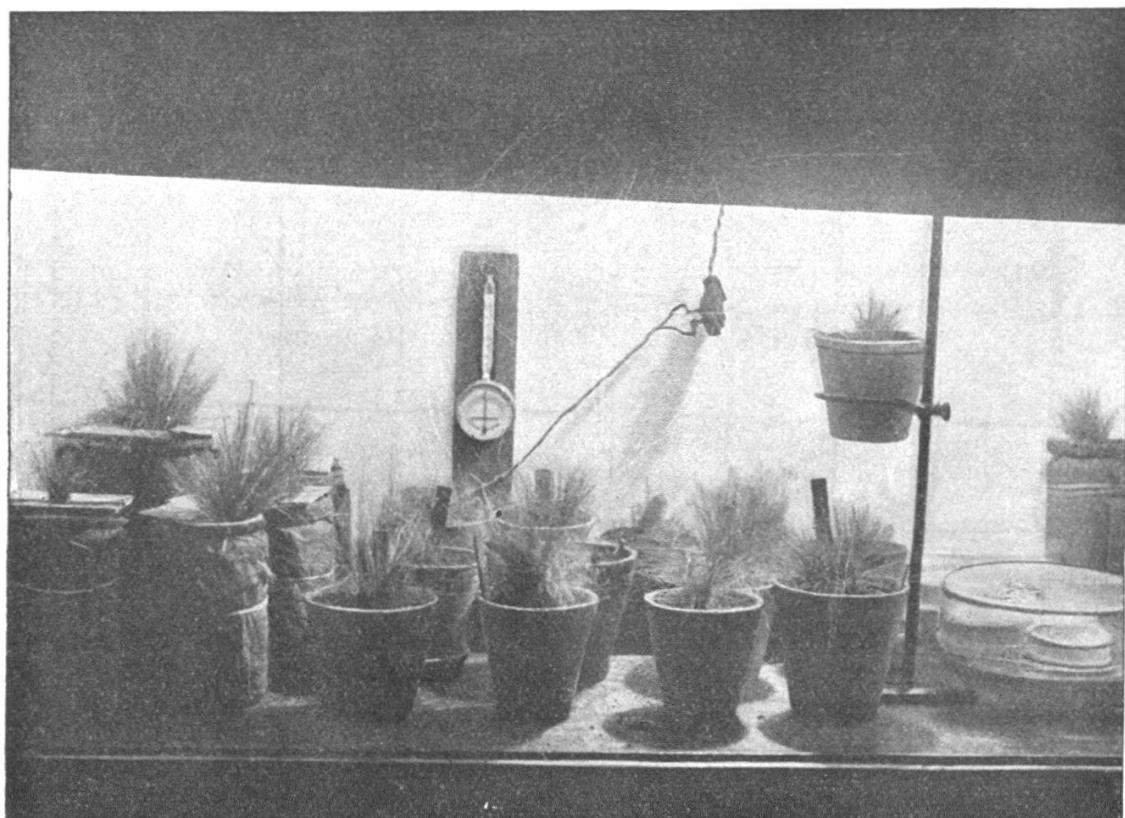


Fig. 11. — Plantes de *Nardus stricta* soumises à un éclairage de 2000 bougies.

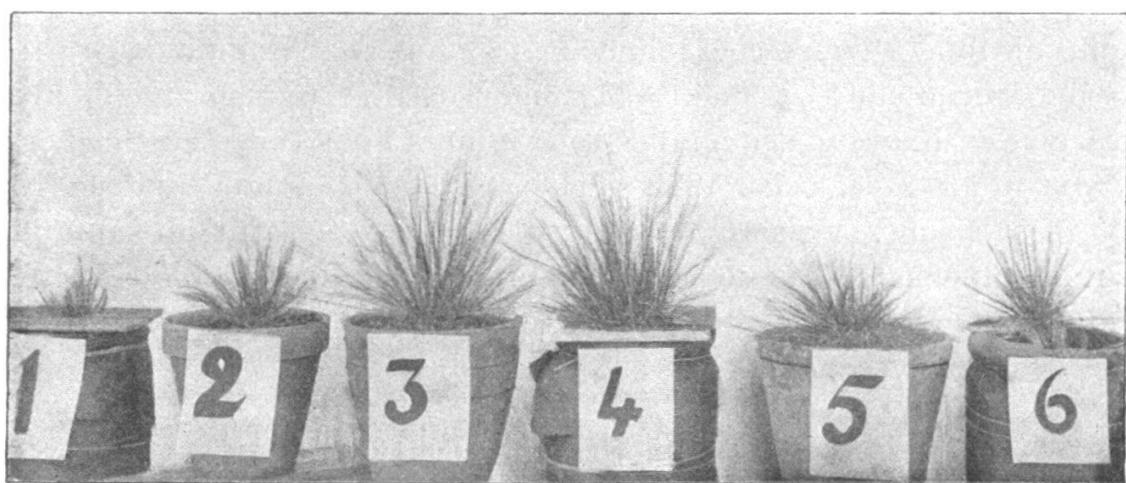


Fig. 11 bis. — Développem^t d'une partie des plantes 25 j. après le début de l'expérience.

des feuilles rudes au toucher comme celles des plantes sauvages. La plante 1 se montra peu fournie, ses feuilles s'accrûrent, mais leur nombre resta constant. Le sujet 11 placé près de la lampe de 2000

bougies, après avoir eu de la peine à s'adapter, a fini par reprendre, grâce aux nombreux arrosages. Les plantes non arrosées n'ont donné aucun résultat.

Observation du 12 janvier 1922.

A cette date, la production de fleurs n'est pas encore obtenue. En comparant la photographie ci-jointe (fig. 12) avec la précédente, il est aisément de remarquer que les plantes du pot 4 se sont relativement

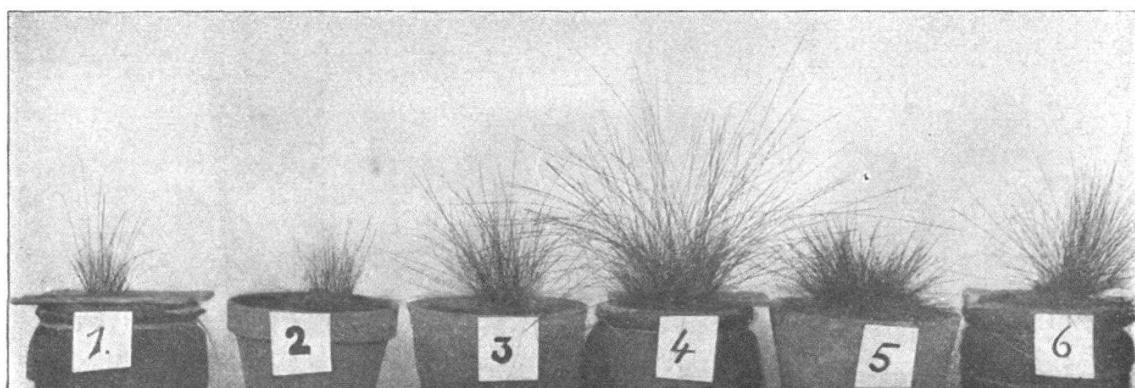


Fig. 12. — Développement des mêmes plantes 75 jours après le début de l'expérience.

le mieux développées ; celles des pots 5 et 6 ont, en proportion, moins augmenté, mais sont cependant plus touffues ; leurs feuilles sont plus rudes et toute la plante a un aspect vigoureux. Le numéro 1 a sensiblement augmenté, la plante n'émet pas de nouvelles feuilles mais continue à pousser en longueur. Le numéro 2 diminue par suite du manque d'eau. La plante 11, vigoureuse et touffue, augmente très peu en hauteur, les feuilles sont minces mais rudes au toucher.

Jusqu'au 27 janvier 1922 l'éclairage a été en moyenne de 10 heures par jour. A partir de cette date, l'éclairage fut interrompu afin d'empêcher la désassimilation durant les heures d'obscurité, d'augmenter les réserves de la plante et de favoriser ainsi la formation des inflorescences.

Observation du 13 février 1922.

Le résultat cherché a été enfin obtenu ; plusieurs exemplaires ont donné des fleurs.

Le pot N° 2 depuis le 11 février 1922.

»	»	»	2a	»	le 19	»	»
»	»	»	2b	»	le 12	»	»

Il a donc fallu en moyenne 11 jours d'éclairage continu pour obtenir des inflorescences. Ceci est d'autant plus frappant qu'en date du 12 janvier 1922 les plantes allaient périr.

La plante N° 3 est en fleur le 8 février 1922, le 13, ses inflorescences sont complètement épanouies ; toute la touffe est très vigoureuse, et s'est énormément développée. La lumière continue a



Fig. 13. — Développement atteint par les plantes à la clôture de l'expérience.

donc produit l'effet souhaité, ce qui est conforme aux observations faites par Klebs. Les plantes 9 et 9a des deux pots qui contenaient de la terre calcaire, ont péri malgré les conditions favorables d'humidité, de lumière et de chaleur ; elles n'ont pas supporté le calcaire.

Dans la suite, d'autres plantes ont donné des fleurs aux dates ci-dessous :

N° 3a le 15 fevr. 1922 soit après 19 jours d'éclairage continu.

N° 10 le 19 » » » 23 » » »

N° 6 le 22 » » » 26 » » »

N° 9b le 1 mars » » » 33 » » »

N° 5 le 8 » » » 38 » » »

N° 11 le 20 » » » 24 » » »

Les inflorescences de cette dernière plante se sont développées d'une façon anormale.

Observations du 13 mars 1922 et clôture de l'expérience.

L'expérience a réussi en bonne partie. D'une façon générale, toutes les plantes en pot ont donné des résultats, sauf

1^o Celles dont la terre contenait du calcaire (9 et 9a) ;

2^o Celle cultivée dans la sciure de bois (8) ;

3^o Celle du pot 9c, dont les fleurs seraient sûrement sorties si l'expérience avait été continuée, car le 13 mars les gaines forlifères étaient gonflées et prêtes à s'ouvrir.

Quant aux plantes cultivées dans les solutions nutritives, elles n'ont donné aucun résultat, excepté celle placée dans l'extrait de terre de Nardus (pot N^o 6 ; les fleurs sont visibles sur la photographie, fig. 13).

Ci-joint un tableau permettant de suivre le développement de feuilles de chaque plante, et indiquant pour chacune d'elle le nombre des jours d'éclairage électrique nécessaire à la formation des inflorescences.

Pots N ^o	Long. des feuilles au début de l'expérience.	Long. des feuilles à la fin de l'expérience.	Nombre de jours nécessaire à la formation des fleurs.
1	8 cm.	30 cm.	—
1a	10 »	14 »	—
2	6 »	30 »	100
2a	5 »	35 »	99
2b	6 »	28 »	101
3	11,5 »	25 »	97
3a	15 »	39 »	104
4	15 »	44 »	—
4a	10 »	28 »	—
5	7 »	28 »	125
6	7 »	26 »	111
7	18 »	39 »	—
8	6 »	30,5 »	—
9	8 »	a péri	—
9a	13 »	d péri	—
9b	14 »	42 »	117
9c	14,5 »	26,5 »	—
10	7 »	27 »	108
11	9 »	16 »	109

Le nombre de jours nécessaire à la formation des inflorescences du Nardus a été beaucoup plus grand que le temps indiqué

par Klebs pour ses essais avec *Sempervivum*. A ce propos, il faut tenir compte du fait que les plantes, avant de fleurir, ont dû accumuler dans leurs rhizomes les substances de réserve dont elles étaient dépourvues et qui sont nécessaires à la formation des fleurs. L'expérience montre que si la plante possède déjà des substances

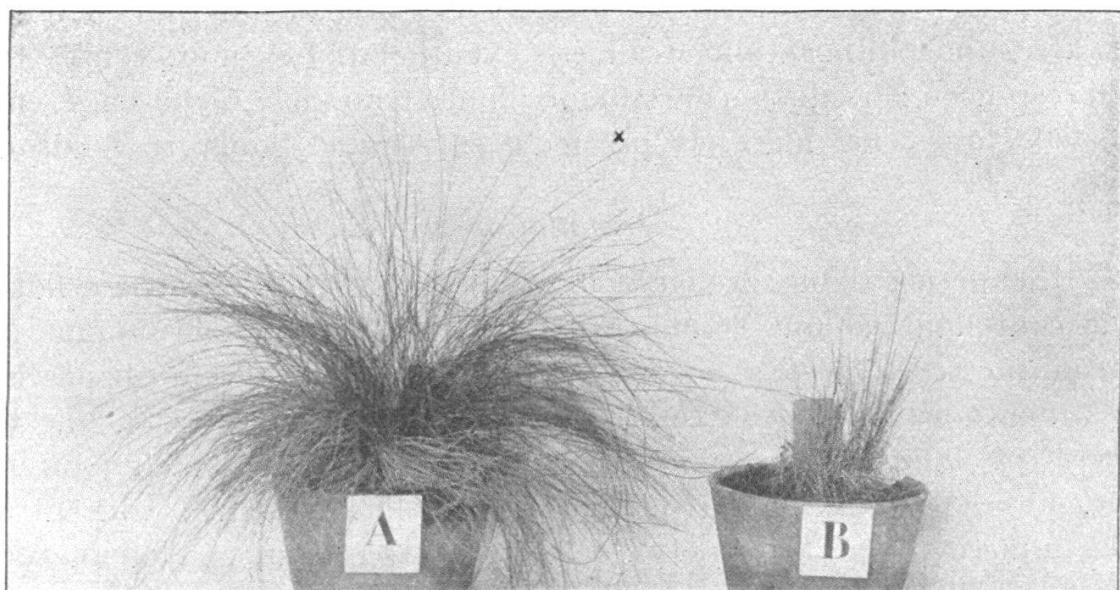


Fig. 14. — A Plante de *Nardus* placée sous une lampe de 2000 bougies pendant 130 jours et représentant 15 inflorescences.
B Plante témoin, n'ayant aucune fleur.

de réserve, il lui suffit de quelques jours d'un faible éclairage continu pour fleurir.

En comparant la figure 11 avec la figure 13, il est aisément de constater l'influence très marquée de l'éclairage continu. Nous reviendrons sur ce sujet dans le chapitre traitant l'anatomie physiologique du *Nardus stricta*.

Mentionnons encore ici les résultats obtenus avec la plante N° 3a, laquelle est représentée par la figure 14, à côté d'une plante témoin, provenant du même endroit et ramassée au même moment. Le témoin est resté tout l'hiver devant une fenêtre tournée au Sud et à une température moyenne de 18 à 20°. Par contre, les feuilles de la plante soumise à un éclairage continu se sont développées rapidement, atteignant jusqu'à 39 cm. ; en même temps quinze inflorescences se sont développées (malheureusement les fleurs sont très difficiles à voir sur la photographie). Pendant quatre mois, le sujet témoin est resté à peu près au même stade de développement et n'a donné aucune inflorescence.

Nouvelles cultures du Nardus soumises à un éclairage électrique continu.

Me basant sur les excellents résultats obtenus durant l'expérience précédente, j'installai une nouvelle série de cultures en terre, en vue d'obtenir rapidement le matériel nécessaire à l'étude embryologique du *Nardus*. Ces cultures ayant été préparées au mois de janvier, il était inutile de prendre des précautions particulières contre une pollinisation étrangère éventuelle. Les nombreuses inflorescences obtenues constituent donc pour les recherches embryologiques un matériel précieux sur lequel nous reviendrons plus tard.

Installation.

L'expérience fut préparée dans un local chauffé, bien éclairé, ne contenant aucune conduite de gaz. Sur une planche longue de trois mètres, placée à 40 cm. au-dessus du sol, furent disposées, à intervalles réguliers, trois lampes de 100 bougies. Chacune de ces trois lampes (placées à 45 cm. au-dessus de la planche) furent entourées d'un grand abat-jour de papier blanc destiné à concentrer la lumière sur les cultures. L'éclairage fut continu et chacune des lampes illuminait en moyenne un groupe de 10 pots ; de temps à autre, les lampes furent renouvelées afin de maintenir, autant que possible, une intensité lumineuse constante. Les plantes choisies pour cette expérience provenaient de Witikon. Ramassées sous 20 cm. de neige, ces plantes passèrent dans l'espace de 12 heures de -5° à une température de $+28^{\circ}$ en moyenne, avec éclairage continu. Elles furent transportées adhérentes à leur motte de terre puis empotées à leur arrivée au laboratoire et placées directement sous les lampes de 100 bougies. Les plantes récoltées pendant l'hiver disposaient des substances de réserve acquises durant l'été précédent, pour la formation des inflorescences. L'expérience commença le 16 janvier 1922, les plantes furent arrosées deux fois par jour pour contrebalancer l'énorme évaporation produite par l'éclairage artificiel et la température du laboratoire.

Observations.

Après 24 heures, les plantes commencèrent déjà à réagir, émettant de petites feuilles vertes qui faisaient tache au milieu de l'ensemble grisâtre des feuilles sèches de l'année précédente. Durant les jours qui suivirent, toutes se développèrent rapidement et le 25 février, soit 9 jours plus tard, les premières inflorescences apparaissaient. Devançant même le *Nardus*, quelques *Carex praecox*

disséminés parmi les touffes étaient à ce moment-là déjà en pleine floraison. L'examen des pots montra que toutes les plantes donnaient des fleurs ; beaucoup d'entre elles étaient encore enfermées dans les gaines gonflées et prêtes à s'ouvrir pour laisser passer l'inflorescence. Le développement des fleurs se poursuivit rapidement et quelques jours plus tard l'on pouvait observer 5 à 8 inflorescences par pot. Le but était atteint, et vers la fin de janvier, je possépais déjà pour l'étude embryologique un matériel considérable qui, sans le secours de l'éclairage électrique continu, n'aurait pu être obtenu que quatre à cinq mois plus tard. Grâce au temps gagné, j'ai pu ainsi étudier le mode de fécondation du *Nardus* sans avoir à tenir compte des conditions de pollinisation naturelle, c'est-à-dire des grains de pollen qui, en temps ordinaire auraient pu se trouver dans l'air du laboratoire. Ajoutons que les anthères n'apparurent jamais à l'extrémité des épillets, la dissection de ceux-ci permit de constater que les étamines restent avortées à l'intérieur des glumes. Néanmoins les fruits se développèrent rapidement et contenaient un embryon complètement formé.

J'ai employé cet éclairage continu pendant trois mois ; dès qu'une série de plantes avait fleuri, elle était remplacée par une autre, provenant directement de Witikon, ce qui m'a permis, durant les mois d'hiver de récolter un matériel suffisant. Comme Klebs lui-même l'avait observé, plus l'on se rapproche du printemps, plus le temps nécessaire à la formation des inflorescences diminue. Des plantes placées le 25 février sous la lumière continue, produisirent en sept jours des inflorescences, soit en deux jours de moins qu'au début. Le fœhn s'étant mis à souffler durant quelques jours, accéléra encore le développement, si bien qu'à la fin de mars et au début d'avril, trois jours suffisaient pour obtenir des inflorescences. En disséquant en date du 6 février une souche de *Nardus*, j'ai pu constater à l'aide de la loupe, que les inflorescences sont déjà formées à l'état embryonnaire dans les pousses hibernantes et atteignent à l'intérieur de la gaine 5 à 8 mm. de long. Il suffit alors de quelques jours de lumière et de chaleur pour amener la plante à une pleine floraison.

Conclusions.

Cette expérience, bien qu'entreprise dans un autre but, prouve une fois de plus que la fleur passe petit à petit, durant l'hiver, de l'état embryonnaire à un stade plus avancé avec une rapidité qui dépend de la température extérieure. Au milieu de janvier il a fallu,

à l'aide de l'éclairage continu, 9 jours pour obtenir des inflorescences, tandis qu'au début d'avril, trois jours suffisaient pour atteindre le même résultat.

3. INFLUENCE COMPARÉE DE LA LUMIÈRE ET DE LA CHALEUR SUR LE DÉVELOPPEMENT DES INFLORESCENCES DU *NARDUS STRICTA*

Il reste à déterminer la part d'influence de la chaleur et celle de la lumière sur le développement des inflorescences, afin de savoir lequel de ces deux facteurs agit le plus directement.

Le 7 février 1922, huit plantes ramassées, sous la neige à Witikon ont été disposées par groupe de deux comme suit :

Groupe I soumis à un éclairage continu de 100 bougies, température moyenne 26-29°.

Groupe II soumis à un éclairage continu de 2000 bougies, température moyenne 28°.

Groupe III disposé dans un thermostat vitré placé à la lumière du jour, température 27-28°.

Groupe IV placé devant une fenêtre orienté au Sud, température moyenne 18-20°.

J'ai pu constater en examinant les plantes avant l'expérience, que les inflorescences étaient déjà formées à l'état embryonnaire dans le rhizome. Il ne s'agit donc pas ici de provoquer la formation des inflorescences, mais simplement d'activer le plus possible leur développement.

Observations du :

14 février 1922. Aucune inflorescence n'apparaît. Il s'en formera sous peu dans les groupes I, II et III. Les gaines sont gonflées et prêtes à s'ouvrir pour laisser passer l'inflorescence.

15 février 1922. L'une des plantes du groupe I a une fleur. Le groupe III est très avancé également, il semble que d'ici quelques heures les inflorescences sortiront.

16 février 1922. Le groupe I a quatre fleurs. Le groupe III reste stationnaire, les inflorescences sont prêtes à sortir, mais elles restent enfermées dans les gaines.

19 février 1922. Les plantes du groupe II donnent leurs premières fleurs. Le groupe I en a des quantités tandis que le groupe III continue à rester stationnaire. Le groupe IV se développe lentement, d'ici quelques jours, les plantes auront également des fleurs.

21 février 1922. Les inflorescences des groupes I et II se développent très bien, le groupe III n'en a toujours pas, tandis que le groupe IV en aura sous peu.

Conclusions.

D'après les observations faites, il semble qu'au début, la chaleur a une grande influence sur le développement des inflorescences. Dans les groupes I, II et III, il est aisé de constater qu'au début les inflorescences se sont développées avec une vigueur égale.

Dans la suite il n'en a plus été ainsi et tandis que les fleurs des groupes I et II se sont développées rapidement, celles du groupe III sont restées enfermées dans les gaines. La température ayant été la même dans les deux cas, on ne peut attribuer ce fait qu'à la différence de lumière.

La chaleur joue donc, au début, un rôle prépondérant et favorise la croissance rapide de l'inflorescence embryonnaire. Au moment où l'inflorescence sort de la gaine c'est la lumière qui devient le facteur principal et assure le développement complet de la fleur.

4. ÉTUDE SUR LA GERMINATION DES SEMENCES DE NARDUS STRICTA

Jusqu'ici le Nardus n'a été l'objet d'aucune étude expérimentale ayant pour but de contrôler le pouvoir germinatif des semences. Seuls, F. G. Stebler et C. Schroter, en 1888, nous donnent quelques brefs renseignements sur la germination de ces semences. Leurs observations ont été faites sur du matériel provenant de la Fürstenalp (2300 m.). Celles que j'ai poursuivies ont porté sur des graines de diverses provenances récoltées à des altitudes variées. Je constatai que la rapidité avec laquelle le fruit se développe dépend de l'altitude à laquelle il se trouve. C'est ainsi qu'à Witikon (600 m.), les fruits apparaissent complètement formés au début de juin, alors qu'à une altitude supérieure entre 2300 et 2500 mètres, la pollinisation n'a lieu qu'au milieu d'août. Les graines, une fois formées, ne germent pas tout de suite ; selon la règle générale une période de repos est nécessaire pour les amener à la maturation complète. J'ai essayé à plusieurs reprises de faire germer des graines fraîches, mais toujours le pour cent de celles qui se sont développées a été très faible et la durée de germination très longue. Même les graines ramassées dans le courant de l'année, soit trois à quatre mois après leur maturité, n'ont donné aucun résultat sa-

tisfaisant. Le froid hivernal par contre semble être une des conditions nécessaires pour assurer la germination des graines. Dans les expériences qui suivent, je n'ai employé que des semences âgées d'une année en moyenne et ayant toutes subi des températures inférieures à zéro degré.

La dissémination des graines se fait dans la nature par des moyens purement mécaniques. L'axe de l'inflorescence du *Nardus* comme celui de toutes les graminées sauvages est très cassant, ainsi que l'axe de l'épillet, de sorte qu'il suffit souvent d'un frôlement pour détacher les graines, lesquelles s'échappent avec les glumes qui les entourent. Dans la nature cette dissémination se fait :

1^o Par le bétail qui, tout en broutant autour des touffes de *Nardus*, piétine les plantes et détache ainsi les épillets de l'axe qui les soutient.

2^o Par les brusques coups de vent qui, passant au travers des plantes, provoquent le frottement continu des inflorescences entre elles, ce qui fait tomber les épillets.

3^o Par la neige qui sur les terrains très inclinés glisse et enlève au passage les épillets. J'ai remarqué ce phénomène au Gothard au-dessus de Réalp, où, en cherchant des graines de *Nardus* après la fonte des neiges, je remarquai partout que les inflorescences de l'année précédente étaient dépourvues de graines, aplatises contre terre et toutes dirigées contre le bas des pentes. Par contre à l'abri des rochers épars dans les pâturages les inflorescences étaient chargées de graines ; plus l'on s'éloignait des rochers, plus le nombre des graines sur les inflorescences diminuait. Il est donc évident que la neige est un des moyens de dissémination des semences de *Nardus*, tout au moins sur les pâturages très en pente. Le *Nardus* se propage d'ailleurs davantage à l'aide de son rhizome qu'à l'aide de ses semences et rarement j'ai rencontré de toutes jeunes plantules ne possédant pas déjà un rhizome de deux à trois ans. Du reste, les semences de *Nardus* sont relativement pesantes et ne peuvent guère être transportées loin des plantes qui les produisent. Elles tombent le plus souvent dans leur voisinage immédiat où, grâce à l'humidité constante qui y règne, elles germent soit à la lumière, soit dans une obscurité plus ou moins complète. Afin de voir dans quelles conditions de lumière les semences de *Nardus* germent le plus volontiers, je préparai, le 20 juin 1922, l'expérience suivante :

Les semences utilisées à cet effet provenaient du Zugerberg, elles étaient âgées d'une année ; après les avoir dépouillées des

glumes, elles furent disposées par groupe de 100 dans trois germinateurs contenant :

I. Deux groupes de 100 graines soumis à un éclairage continu de 400 bougies et à une température de 30 à 34° en moyenne.

II. deux groupes de 100 graines maintenus dans une obscurité complète mais dans les mêmes conditions de température que le groupe I.

III. Deux groupes de 100 graines disposés à la lumière du jour et à une température de 20 à 25° environ.

Tableau des germinations.

Date d'observation	Nombre de germinations dans les groupes			Nombre de jours
	I	II	III	
23 juin	1-0 °/o	2-6 °/o	—	3
27 "	7-3	6-12	—	7
28 "	8-4	9-17	3-3	8
29 "	11-4	16-30	7-6	9
30 "	12-4	22-50	18-14	10
31 "	12-4	27-61	34-32	11
1 juillet	13-5	35-66	49-48	12
3 "	18-7	40-74	77-70	14
4 "	20-10	51-74	92-90	15
5 "	26-17	69-74	97-95	16
7 "	28-17	73-78	98-95	18
12 "	58-36	88-81	99-96	23
15 "	58-38	92-86	100-98	26
21 "	60-40	95-91	100-98	32

Afin d'obtenir des résultats plus concluants, je recommençai l'expérience en date du 25 juillet 1922. Les observations faites ainsi sur un nombre total de 400 semences par groupe permettent de tirer des conclusions plus exactes et plus sûres.

L'expérience comprend cette fois quatre groupes de 200 graines ; afin de contrôler l'influence de la température, celle-ci fut mesurée journallement. Chaque groupe était formé de deux germinateurs ayant chacun 100 graines.

Groupe I soumis à un éclairage continu de 400 bougies ;

» II placé dans l'obscurité et à la même température que le groupe I ;

» III placé à la lumière du jour ;

» IV placé dans l'obscurité, à la même température que le groupe III.

Date d'ob- servation	Nombre de germinations dans les groupes				Température en degrés centigrades				Nombre de jours
	I	II	III	IV	I	II	III	IV	
26 juillet	—	—	—	—	31	31	23	22	1
27 "	—	—	—	—	32	30	22	21	2
28 "	2-0	5-1	—	—	32	30	20	20	3
29 "	14-2	13-2	—	—	32	31	20	20	4
30 "	19-2	23-8	—	4-2	32	32	21	20	5
31 "	22-2	33-9	0-2	4-3	32	31	21	21	6
1 ^{er} août	27-10	41-14	0-4	21-9	33	31	22	22	7
2 "	28-13	49-17	0-6	46-21	34	32	22	22	8
3 "	33-18	49-17	1-18	70-55	33	31	21	21	9
4 "	37-20	50-21	3-40	81-75	33	31	22	22	10
5 "	37-21	50-23	8-65	90-84	33	32	22	22	11
9 "	50-42	59-36	64-99	93-92	34	32	24	24	15
11 "	59-51	66-36	75-100	94-96	34	31	22	22	17
15 "	65-60	65-46	80-100	94-96	34	31	22	22	21
18 "	71-64	67-49	91-100	94-97	33	32	23	23	24
26 "	75-74	78-75	96-100	95-99	32	30	21	21	32
4 sept.	80-82	95-94	96-100	96-100	28	27	20	21	41
19 "	85-82	98-96	96-100	97-100	30	29	20	20	56

Les conclusions de ces expériences de germination sont indiquées dans le résumé placé à la fin de ce travail.

Influence de l'altitude sur le pouvoir germinatif des semences.

Pour cette étude j'ai réuni des semences de plus de 30 stations différentes et ramassées à des altitudes très diverses. Malheureusement le matériel qui m'a été envoyé de l'étranger, n'a pu être utilisé qu'en partie à cause de la difficulté qu'il y avait de séparer nettement les graines sèches de l'année précédente de celles de cette année. Néanmoins, j'ai pu poursuivre toute une série d'essais dont les résultats sont exposés dans le tableau ci-dessous. Toutes les semences employées sont de l'année 1921, elles ont été récoltées en 1922 durant les mois d'avril, mai, juin et juillet, à des altitudes variant entre 1100 et 2550 mètres. Le matériel étranger provenant de stations inférieures comprises entre zéro et 100 mètres d'altitude, quoique très utile au point de vue anatomique, n'a pu me servir dans ces recherches pour les raisons indiquées plus haut. Les expériences ci-dessous ont été faites à une température variant entre 19 et 24°.

Lieu	Altitude	Nombre des semences employées	Pourvoir germinatif	Après un nombre de jours de :
Chaumont	1100	300	39 %	42
Zugerberg	1350	600	24 %	42
Route du				
Grimsel	1200	300	44 %	28
Rigi	1400	300	29 %	32
Rigi	1650	200	18 %	32
Grossthal	1800	300	64 %	24
Grossthal	1950	100	42 %	24
Route de				
la Furka	1850	300	32 %	42
La Rösa	1920	600	20 %	41
La Rösa	1950	600	10 %	41
La Rösa	1980	600	9 %	41
Route du Grim-				
sel sur Gletsch	2000	600	0,5 %	17
Grimselpass	2175	600	0,14 %	32
Glacier du				
Rhône	2206	600	1 %	42
Flumserberg	2000	300	23 %	31
Flumserberg	1500	300	51 %	31
Val Fex	2525	400	0,6 %	20
Heimhütte	2550	300	0,0 %	—
Rückhübelhütte	2200	400	51 %	31
»	2400	200	15 %	31

En comparant le pouvoir germinatif des graines de Zugerberg avec celui des semences obtenu par les expériences précédentes, l'on constate que la différence est grande. Dans le premier cas les graines ont été dépouillées des glumes et ont fourni un pour cent de germination de 98 à 100 %. Dans le second cas, les semences choisies au hasard ont été directement posées sur des germinateurs sans subir aucune préparation. Leur pouvoir germinatif est dès lors descendu à 48 %. Cette énorme différence ne provient nullement de ce que les glumes retardent ou empêchent la germination, mais uniquement de ce qu'environ le 50 % des épillets sont vides. Ce fait a été vérifié sous la loupe binoculaire grâce à laquelle je pus disséquer facilement un grand nombre d'épillets. Des observations analogues ont été faites sur du matériel provenant d'altitudes supérieures ; c'est ainsi qu'à la Heimhütte, à 2550 m., je cons-

tatai que tous les épillets étaient vides. Dès lors, il est compréhensible que le pouvoir germinatif des semences récoltées à cette station ait été nul. A mesure que l'altitude diminue apparaît de temps à autres une graine normalement développée qui, placée sur un germinateur, germe après quelques jours. D'une façon générale l'on peut dire que chez le *Nardus*, *les graines normalement développées germent toutes ou presque toutes*, leur faible pouvoir germinatif apparent provient uniquement de ce que la plupart des épillets sont vides. Nous avons vu déjà que ces graines sont influencées par la lumière et la chaleur, ainsi que l'a déjà remarqué W. Kinzel pour d'autres semences ; placées à la lumière du jour et à 22° en moyenne, elles germent presque toutes. Il y aurait lieu naturellement de refaire les essais ci-dessus avec des semences libérées des glumes, mais aux altitudes supérieures, les graines bien développées sont si rares, que pour réunir un minimum de 400 graines par station, il faudrait rassembler un matériel considérable, contrôler l'un après l'autre les épillets en apparence bien formés afin de voir s'ils sont vides ou s'ils renferment une semence. Ceci exigerait un travail mécanique prolongé, peu en rapport avec les résultats définitifs que l'on pourrait obtenir. D'ailleurs, d'après mes observations, les épillets étant vides à partir de 2550 m. environ, l'expérience complète serait impossible à réaliser.

L'exposition du terrain, sa composition chimique et les conditions atmosphériques sont certainement causes des variations que l'on peut observer dans le tableau précédent. Si les conditions extérieures restent à peu près les mêmes, le pouvoir germinatif des semences, c'est-à-dire leur formation à l'intérieur des glumes, diminue nettement avec l'altitude. Témoins les résultats obtenus au Rigi, dans le Grössthal, à la Rösa, au Grimsel, au Flümserberg, à la Rückhübelhütte, stations dans lesquelles la récolte des semences s'est faite à diverses altitudes. Partout l'on voit que le pouvoir germinatif des semences est inversément proportionnel à la hauteur à laquelle elles ont été ramassées. J. Braun¹ cite les chiffres suivants concernant des semences de graminées obtenues à des altitudes supérieures à 2500 mètres :

<i>Nardus stricta</i>	2600 m.	pouvoir germinatif	0 %
<i>Festuca varia</i>	2550 m.	»	0 %
<i>Avena versicolor</i>	2920 m.	»	0 %
<i>Poa violacea</i>	2270 m.	»	0 %

¹ J. BRAUN : Die Vegetationsverhältnisse der Schneestufe in den Rätisch-Lepon-tischen Alpen. *Nouveaux mémoires de la Société Helvétique des Sciences Naturelles*. XLVIII, 25-26.

La perte des facultés germinatives des semences de graminées avec l'altitude est donc un phénomène assez général. Il serait intéressant pourtant de savoir si les épillets récoltés par J. Braun étaient vides ou contenaient des semences.

A quoi attribuer l'avortement des semences aux altitudes supérieures ? Comme on l'a vu précédemment, plus on s'élève dans la région des pâturages des Alpes, plus la fécondation des semences est retardée et plus leur maturité complète est incertaine. A 2400 mètres environ, j'ai rencontré des *Nardus* en fleurs vers le milieu d'août. Or à cette altitude, des gelées estivales peuvent endommager les jeunes ovaires qui ne supportent pas des températures inférieures à zéro. Dans le cas du *Nardus*, cette stérilité est peut-être en rapport avec son mode de reproduction dont il sera parlé plus loin.

II

MORPHOLOGIE ET ANATOMIE

Au point de vue morphologique, le Nardus a été plus d'une fois l'objet d'études approfondies. En 1887 Hackel¹ en a fait une première description. A. Grob² en 1896 décrit la structure de l'épiderme foliacé avec les différentes variétés de poils qui s'y développent. C. Schröter³ en 1908, donne une description générale de la plante avec quelques observations sur la structure anatomique et sur le développement du rhizome. Les caractères principaux qui distinguent le Nardus des autres graminées sont :

1^o Développement unilatéral des épillets sur l'axe de l'inflorescence.

2^o Le style est simple au lieu d'être bifide comme chez la plupart des graminées.

3^o La glume extérieure de l'épillet n'existe pas ; cependant il m'est arrivé de la rencontrer dans la nature, mais sur deux ou trois épillets seulement.

A ces caractères particuliers déjà connus, il y a lieu d'ajouter que les anthères sont bifides seulement à leur partie inférieure, l'autre extrémité se termine en pointe (fig. 32). Ces anthères, lorsqu'elles sont normalement développées, sont presque aussi longues que l'épillet et le point d'attache du filet est situé à la base de l'anthère, à l'endroit où elle commence à se bifurquer. A ce sujet il y a lieu de signaler que les dessins de Nebs empruntés par Hackel sont quelque peu fantaisistes ; le développement de l'inflorescence est basipète et non pas acropète, les étamines ne se bifurquent pas aux deux extrémités et sont beaucoup plus longues que ces dessins ne l'indiquent.

Dans les pages suivantes je traite surtout l'anatomie physiologique du Nardus. Il est intéressant de voir quelle sont les trans-

¹ E. HACKEL : Gramineae.—Dans Engler A. et Prantl K. *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*. II, 6^{te} Abt. 77.

² A. GROB : Beiträge zur Anatomie der Epidermis der Gramineaenblätter. *Biblioteca Botanica*, 1896, 36, 1-122.

³ C. SCHRÖTER : Das Pflanzenleben der Alpen. 1918, 299-307.

formations morphologiques et anatomiques provoquées sur les différents organes par la culture en solution nutritive.

Les racines.

Les racines du *Nardus* ont déjà été étudiées par C. Schellenberg¹ qui constata pour la première fois la présence de mycorhizes chez cette plante. Selon mes observations, ces racines peuvent atteindre un développement qui, au premier abord, semble hors de proportion avec celui de la partie aérienne. A La Rösa (Grisons), dans un terrain humide reposant sur une couche argileuse et recouvert de *Nardus*, je cherchai à connaître la disposition du système radiculaire de cette plante en la déterrant soigneusement. Les racines très nombreuses forment en dessous du rhizome un complexe très serré composé de grandes et de petites racines. Une partie d'entre elles s'étale presque horizontalement dans un rayon de 30 à 40 cm., les autres s'enfoncent dans l'argile sous un angle toujours plus grand, et plusieurs pénètrent verticalement dans le sol atteignant une longueur de 50 cm. et plus. (Les cultures en pot au laboratoire m'ont permis d'observer sur une plante des racines de 85 cm., la longueur moyenne des feuilles étant de 18 cm.) Sur une coupe en profondeur le système radiculaire se présente ordinairement sous forme d'une demi-ellipse dont le petit axe est au niveau du sol. Cette forme varie avec l'inclinaison du terrain. Sur un terrain horizontal, le rhizome se développe dans toutes les directions entraînant une disposition rayonnée des racines. Si le terrain est incliné, cette disposition change, le rhizome suit alors une direction fixe, toujours la même et remonte la ligne de plus grande pente. Dans ce cas, les racines se développent alternativement de chaque côté du rhizome et pénètrent dans le sol sous des angles variés. Il n'y a plus foisonnement de racines, mais celles-ci se succèdent régulièrement à mesure que la plante remonte la pente.

Le *Nardus* développe deux types de racines : le premier type est formé par des racines ayant un diamètre de 0,8 à 1,1 mm., elles pénètrent profondément dans le sol, émettent latéralement des racines secondaires dont la longueur varie entre 1 et 6 cm. (le plus souvent entre 2 et 3 cm.). Ces racines donnent elles-mêmes des racines de 3^e ordre.

Le second type comprend des racines beaucoup plus minces atteignant comme diamètre 0,4 à 0,5 mm., elles s'enfoncent dans le sol de 20 à 25 cm., donnent naissance à des racines secondaires

¹ C. SCHELLENBERG : cité par C. SCHRÖTER : Das Pflanzenleben der Alpen.

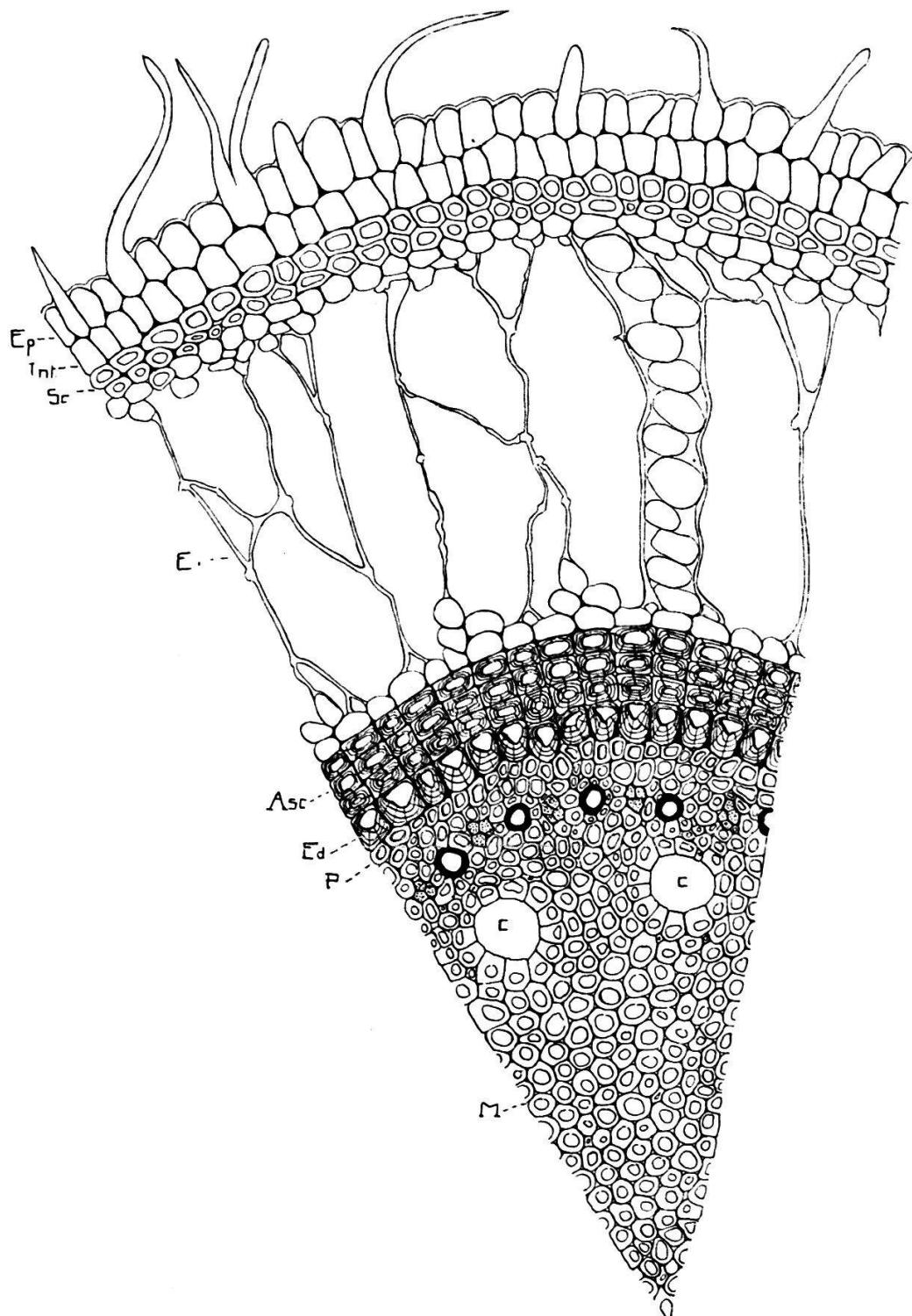


Fig. 15. — *Nardus stricta*, coupe à travers une racine hygrophile ; *Ep.* épiderme ; *Int.* intercutis avec assise sclérenchymateuse (*Sc*) ; *Ei.* écorce interne ; *Asc.* Assise sclérifiée ; *Ed.* endoderme ; *P.* pérycycle ; *C.* vaisseaux ou canaux centraux ; le liber est en pointillé, le bois primaire en noir. *M* = moëlle sclérifiée. Gr. ca 250.

très fines, nombreuses, variant de 3 à 20 mm. de longueur et d'où partent des racines de 3^e et 4^e ordre.

La structure interne des racines du premier type correspond sensiblement à celle des racines de graminées, décrites par A. Vol-

kart¹. La moelle, complètement sclérifiée est entourée d'un cercle de vaisseaux centraux (fig. 15). Le nombre des faisceaux ligneux et libériens varie beaucoup, il est d'environ 50 dans les grosses racines adultes et descend jusqu'à 3 dans les racines de 3^e et 4^e ordre. La différence entre les vaisseaux et la moelle est très peu marquée dans les racines adultes. Le tout est complètement sclérifié et seule une légère variation de coloration permet, si la coupe est mince, de distinguer ces deux éléments. Le péricycle est très peu différencié, lui aussi, il se confond le plus souvent avec les cellules sclérifiées qui l'entourent. L'endoderme enfin est fortement lignifié, ne possède aucune cellule de passage et donne naissance, en dehors, à l'écorce interne. Les trois premières couches de cellules de l'écorce interne sont complètement sclérifiées et font partie du tissu mécanique réalisé par le cylindre central. Les autres cellules issues de l'endoderme forment l'aérenchyme de l'écorce. Dans les racines plus jeunes cet aérenchyme s'étend régulièrement jusqu'à l'assise sclérifiée de l'écorce externe, de sorte que nous avons depuis l'endoderme un développement rayonné. Dans les racines adultes l'aérenchyme présente de grandes cavités formées par la résorption partielle des cellules dont les restes sont encore visibles. L'écorce externe est formée vers l'intérieur de plusieurs assises sclérifiées, au-dessus desquelles apparaît l'intercutis et l'épiderme, tous deux légèrement lignifiés. L'assise pilifère donne naissance à une quantité de poils pouvant atteindre une longueur égale au diamètre de la racine. Ces poils s'étendent sur toute la longueur de la racine et deviennent plus nombreux à mesure qu'on se rapproche du point végétatif. Dans les grosses racines, je n'ai pas constaté la présence de mycorhizes.

La structure anatomique des racines du second type (fig. 16) diffère peu de celle que nous venons de décrire. La moelle est plus lignifiée encore que dans le premier cas, mais le diamètre du cylindre central est beaucoup plus petit. Le nombre des canaux aérifères se réduit à trois, il est rarement plus élevé (il était de dix dans les racines du premier type). Le nombre des cordons libériens et ligneux est de 13 à 15 au maximum.

C'est par l'écorce que les grandes et les petites racines se dis-

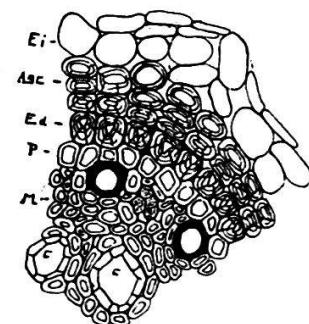


Fig. 16.

Nardus stricta, coupe à travers une racine xérophile (voir explication des lettres fig. 15)
Gr. ca 250.

¹ A. VOLKART et O. KIRCHNER : *Lebensgeschichte der Blütenpflanzen*, I, II, 47.

tinguent le plus. Dans ces dernières la structure de l'écorce externe est irrégulièrement formée, très réduite et peut parfois disparaître complètement. L'écorce interne est formée seulement par quelques assises de cellules dont les deux premières sont sclérisées et entourent l'endoderme. Ces racines sont ainsi souvent réduites à

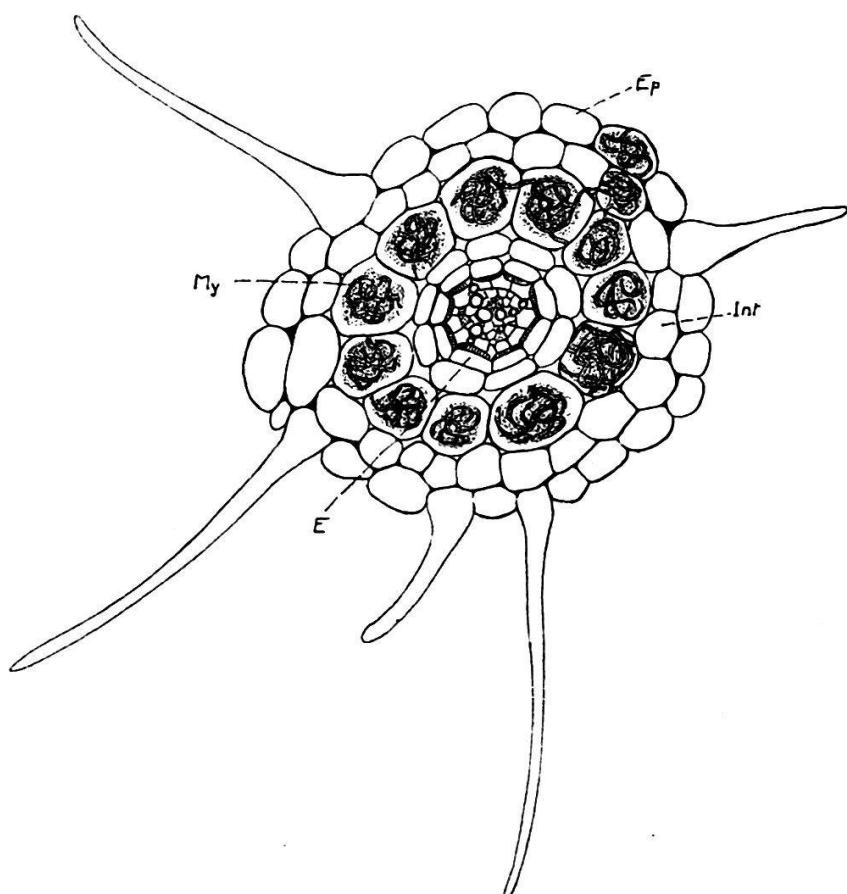


Fig. 17. — *Nardus stricta*, coupe à travers une racine secondaire ; *Ep.* épiderme ; *Int.* intercutis ; *E*, endoderme ; *My.* mycorhizes.

un cylindre central, entouré de l'endoderme et d'une partie des cellules qui en dérivent.

Nous avons donc, chez le *Nardus*, deux espèces de racines qui correspondent par leur structure anatomique aux deux types xérophyle et hygrophyle décrits par Volkart chez les graminées. Il est probable que leur développement dépend du milieu ambiant, c'est-à-dire des terrains très variés sur lesquels sa plante apparaît. Peut-on les considérer comme un moyen augmentant les possibilités d'adaptation du *Nardus* ? Un fait certain c'est que dans les solutions nutritives, les racines xérophiles n'apparaissent pas.

La structure des racines secondaires est en général la même pour les deux types (fig. 17). Seule une légère différence dans le

développement des cordons ligneux et libériens permet de les distinguer. Les racines secondaires du premier type contiennent en général trois à quatre faisceaux libériens et ligneux, avec plusieurs assises d'aérenchyme ; les racines secondaires du 2^e type n'ont au maximum que deux à trois cordons libériens et ligneux, avec une écorce interne formée de deux couches de cellules en moyenne. Enfin, dans les deux cas, les mycorhizes apparaissent très nombreuses, occupant la couche extérieure de l'écorce interne dont les cellules sont à cet effet très développées (fig. 17). Elles apparaissent moins régulièrement dans les cellules de l'épiderme et dans l'intercutis. Ces champignons endotrophes ne se trouvent que dans les racines secondaires et tertiaires, leur quantité diminue à mesure que l'on se rapproche des racines principales.

En comparant les racines provenant du *Nardus sauvage*, avec celles qui se développent dans les solutions nutritives, on remarque tout d'abord que la sclérisation des tissus est moindre chez les secondes que chez les premières (fig. 18). Le péricycle s'y distingue nettement de la moelle par une légère sclérisation. L'endoderme aussi a subi l'influence des solutions et éprouve une transformation complète. Les cellules en U ne sont plus renforcées et les ponctuations simples ont disparu ; les parois anticlines des cellules sont très minces, c'est à peine si l'on remarque sur les faces internes et externes un léger épaississement. Par contre, les deux assises d'écorce interne qui suivent sont légèrement sclérisées, et à elles seules forment la gaîne protectrice qui complète le tissu mécanique du cylindre central. L'intercutis est resté le même, la couche sclérenchymateuse seule a légèrement diminué. L'assise pilifère est presque complètement dépourvue de poils. Enfin les méats intercellulaires sont beaucoup plus grands, correspondant à une forme plus ar-

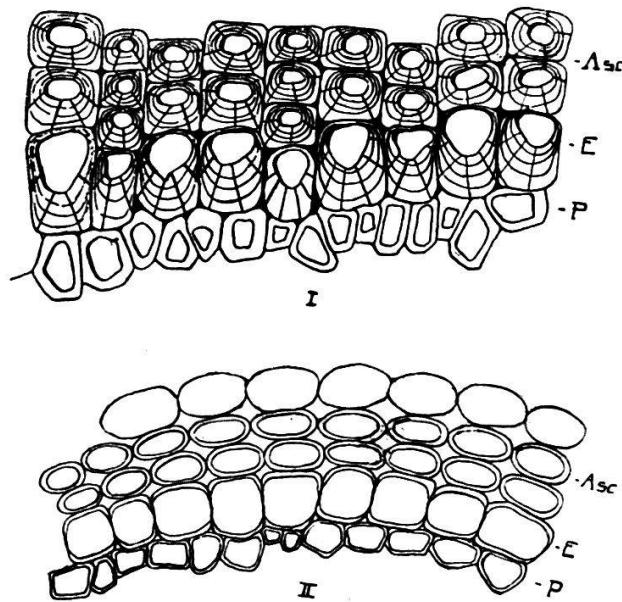


Fig. 18. — *Nardus stricta* ; I, coupe à travers l'endoderme d'une racine sauvage ; II, même coupe faite sur une racine développée en solution nutritive ; *Asc.* assise sclérisée de l'écorce interne ; *E.* endoderme ; *P.* péricycle.

rondie des cellules (fig. 19). En résumé l'action des solutions nutritives a eu pour effet de diminuer la sclérisation des tissus. Cette influence peut s'expliquer par le fait que, dans la serre où les solutions avaient été disposées, l'intensité lumineuse était moindre qu'à l'air libre. Les rayons lumineux pour parvenir jusqu'à la plante,

devant passer à travers une double vitre, l'assimilation s'en trouvait amoindrie, d'où le développement plus faible du tissu sclérenchymateux. Au point de vue mécanique l'on peut dire que la résistance opposée à la croissance des racines par le milieu ambiant, est moindre dans les solutions que dans la terre. Au point de vue physiologique, et en se basant sur les analyses de Czapek¹, on peut supposer que le faible développement du tissu scléreux résulte aussi en partie

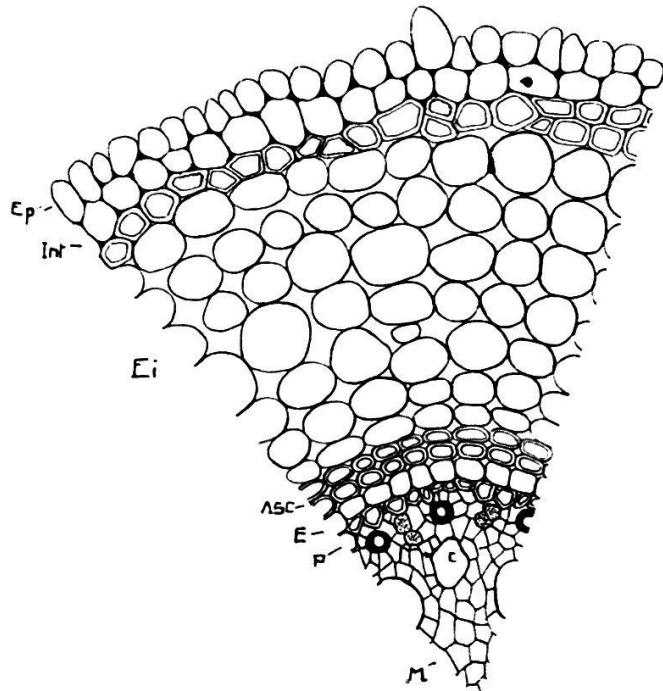


Fig. 19. — *Nardus stricta*, coupe à travers une racine développée dans une solution nutritive (voir l'explication des signes fig. 15). Gr. 195.

de l'absence presque complète du calcium dans les solutions.

Le rhizome.

Il n'y a pas lieu de s'étendre longuement sur la morphologie interne et externe du rhizome. C. Schröter nous donne à ce sujet toutes les indications nécessaires. Je me contenterai ici de citer quelques chiffres concernant la composition chimique du rhizome. L'analyse montre que celui-ci contient, en automne en particulier, des quantités très notables de substances de réserve. J'ai réuni à cet effet plus de 100 plantes de *Nardus*, ramassées au Zugerberg (1100 m.) en automne 1921. Les racines et les feuilles furent supprimées et je ne gardai pour l'analyse que les rhizomes proprement dits avec la partie inférieure des gaines foliacées, contenant une bonne part des substances de réserve. Après les avoir lavés pour

¹ F. CZAPEK : Biochemie der Pflanzen. 1913, I, 693.

enlever toute trace de terre et de sable, puis séchés à l'air libre pendant huit jours, ils furent réduits en poudre et analysés selon les méthodes employées pour l'analyse des fourrages. Les résultats ont été les suivants :

Cendres	3,5 %
Substances protéiques	7,6 %
Extraits éthérés	1,44 %
Fibres	26,50 %
Hydrate de carbone	25,04 %

En automne, les hydrates de carbones forment donc la majeure partie des substances de réserves qui, au printemps, permettent le développement rapide des inflorescences, malgré l'assimilation encore faible de toutes les pousses foliacées. L'analyse microchimique du rhizome montre que l'amidon est disséminé dans tout le parenchyme, mais qu'il est plus particulièrement rassemblé autour des points végétatifs. Des cristaux de phléine ($C_{90} H_{150} O_{75}$) se rencontrent également dans tout le parenchyme, mais plus volontiers autour des vaisseaux conducteurs. Les cultures faites sous un éclairage continu n'ont donné que des rhizomes peu développés, ne contenant presque aucune substance de réserve. Ces rhizomes restent plus petits, plus frêles que ceux des plantes sauvages. Les plantes soumises à l'éclairage continu sont en outre caractérisées par ce que Bonnier¹ a nommé « l'étiollement vert ». Les feuilles se développent et se multiplient rapidement, mais la plante ne forme aucune réserve.

Les feuilles.

La structure anatomique des feuilles a été indiquée schématiquement par A. Grob dont l'ouvrage a été cité plus haut. Je me contenterai d'en donner ici des dessins plus détaillés et de comparer cette structure avec celle des feuilles développées sous l'influence de l'éclairage continu de 2000 bougies.

G. Bonnier a déjà remarqué chez diverses plantes, que l'éclairage continu a pour effet de diminuer le degré de sclérisation et de différenciation de la plupart des tissus. En comparant les dessins ci-joints (fig. 20 et fig. 21), on constate que sous l'éclairage continu :

1^o Les cellules de l'épiderme sont plus développées, les parois plus minces, moins lignifiées et les lumens des cellules plus grands.

¹ G. BONNIER : Influence de la lumière électrique continue sur la forme et la structure des plantes. *Rev. gén. d. Bot.* 1897, 241-289-332-409.

2^o Le nombre des fibres subit une diminution notable, et les ponctuations simples n'existent plus.

3^o Le nombre des vaisseaux du métaxylème augmente et le tissu scléreux autour des vaisseaux conducteurs est réduit.

4^o Les stomates apparaissent sur la partie externe des feuilles ;

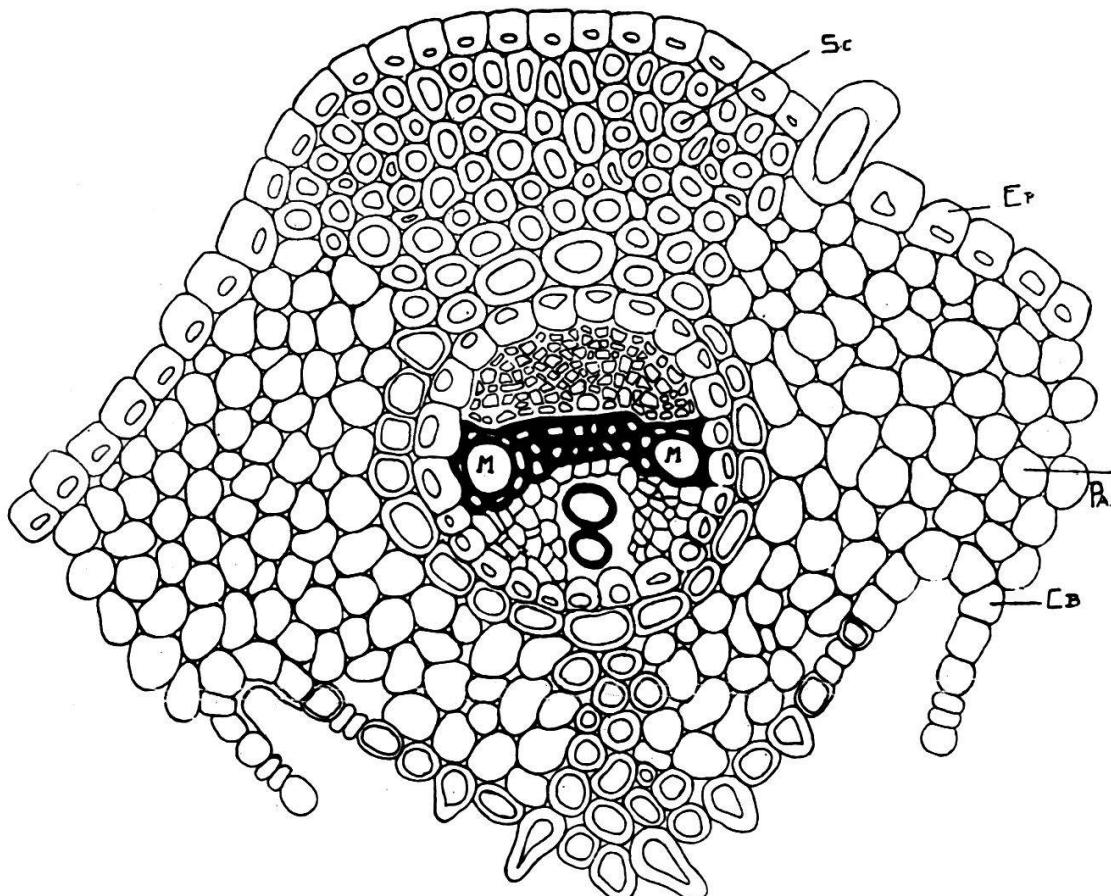


Fig. 20. — *Nardus stricta*, coupe à travers la nervure centrale d'une feuille sauvage ;
Sc. sclérenchyme ; Ep. épidermis ; Pa. parenchyme ; Cb. cellules bulliformes ou de charnière. Gr. 200.

on observe une augmentation des poils sur la face interne et externe.

5^o Les feuilles sont plus larges, plus souples, étalées, et ne sont pas enroulées comme à l'état sauvage.

6^o Enfin les cellules bulliformes ou de charnière sont beaucoup plus développées, elles sont deux à trois fois plus grandes sous l'éclairage continu.

Dans le cas du *Nardus*, la position des cellules bulliformes, et leur développement extraordinaire obtenu sous l'éclairage électrique, confirment les observations de Tschirch¹, disant que ces cel-

¹ A. TSCHIRCH : Beiträge zu der Anatomie und dem Einrollungsmechanismus einiger Grasblätter. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1882, 13, 293.

lules ne jouent aucun rôle mécanique. En effet, elles se développent en arc de cercle (fig. 21) autour d'un point fixe placé au sommet des replis intérieurs de la feuille. En se dilatant tangentielle-
ment, elles ne peuvent en aucun cas provoquer l'étalement du limbe. Disons plutôt qu'elles jouent le rôle d'un réservoir d'eau,

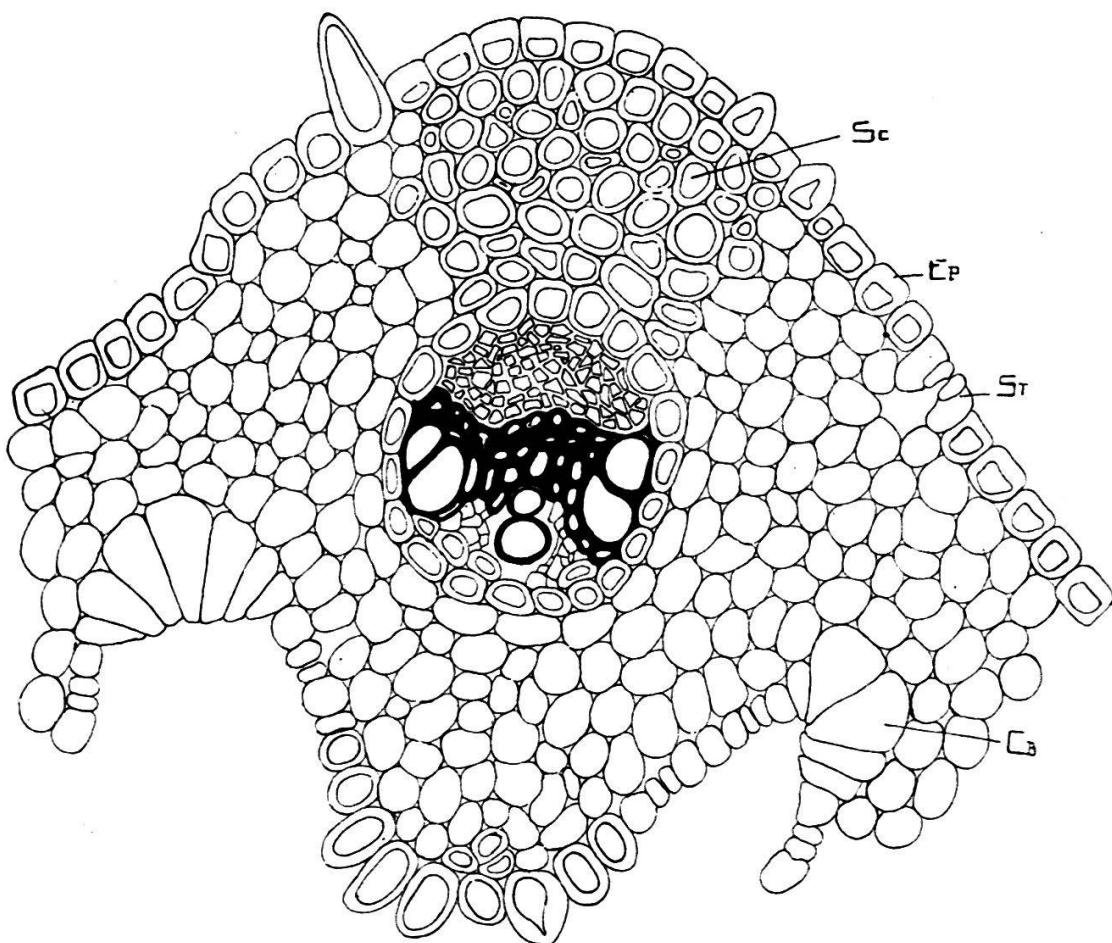


Fig. 21. — *Nardus stricta*, coupe à travers la nervure centrale d'une feuille ayant poussé à 70 cm. environ d'une lampe de 2000 bougies. (à comparer avec la fig. 20). Gr. 200.

dont le contenu diffuse selon les besoins dans les tissus environnans ; on pourrait à cet égard les désigner comme *cellules aquifères*.

La structure anatomique des tiges a subi les mêmes variations, le tissu lignifié, fortement représenté à l'état sauvage, diminue en partie sous l'éclairage continu et fait place au parenchyme. Les inflorescences sont par ce fait plus flexibles, plus élégantes et ne restent plus érigées comme chez les plantes sauvages. D'habitude la tige ne possède qu'une zone d'accroissement qu'on aperçoit au milieu du rhizome. Après dix jours d'éclairage continu sous une lampe de 100 bougies, à 28° en moyenne, l'unique gaine foliacée s'élève du milieu des feuilles. Il s'est donc formé une deuxième zone

d'accroissement correspondant à un premier entrenœud qui normalement n'existe pas. Après vingt jours nous voyons que la différence est encore plus marquée. Enfin sous la lumière continue de 2000 bougies à 34° en moyenne, apparaît une troisième zone d'accroissement correspondant à un deuxième entrenœud. Dès lors,

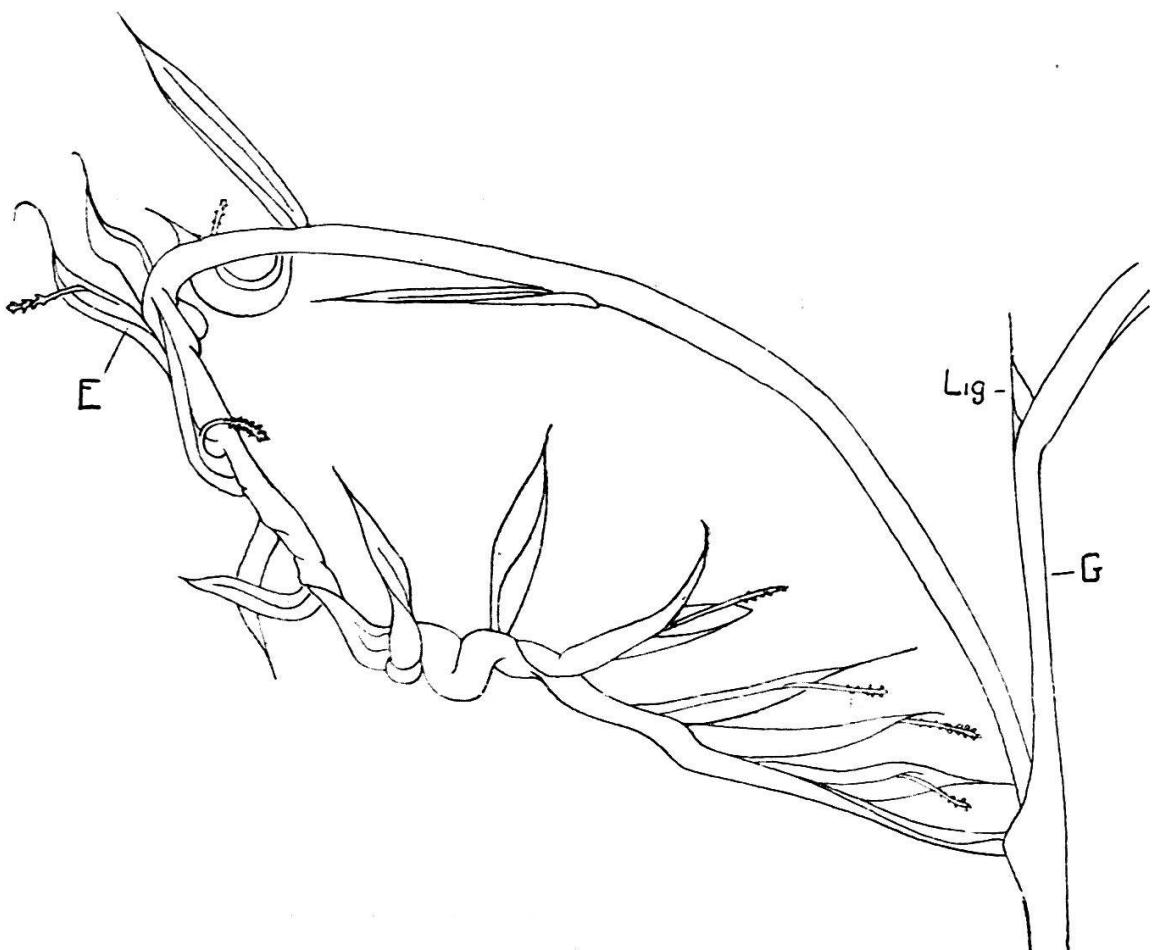


Fig. 22. — *Nardus stricta*, plante placée à 18 cm. d'une lampe de 2000 bougies, développement anormal de l'inflorescence ; *Lig.* ligule ; *G.* gaine ; *E.* épillet déformé.

l'axe de l'inflorescence comprend au total deux entrenœuds et trois feuilles qui, s'échelonnent en alternant le long de la tige. A la lumière continue la morphologie externe de l'inflorescence varie, grâce en bonne partie à la température et au degré hygrométrique qui sont très élevés dans le cas présent. On peut admettre aussi que ce développement exceptionnel est en rapport avec la quantité des substances de réserve emmagasinées par la plante.

Signalons encore une anomalie présentée par une plante ayant cru à 18 cm. de la lampe de 2000 bougies et à une température de 35 à 38° en moyenne. Chez cette plante les inflorescences qui, dans la règle, apparaissent à l'extrémité de leurs gaines protectrices,

sont sorties latéralement recourbées en boucle et portant des épillets complètement déformés et froissés (fig. 22). Ce développement particulier résulte d'un phénomène physiologique ayant eu pour effet d'obstruer l'extrémité des gaines protectrices et d'empêcher ainsi les inflorescences de sortir par la voie normale. Une coupe faite à l'extrémité de la gaine (voir fig. 23) montre que le parenchyme est très peu développé par rapport au sclérenchyme qui occupe toute la partie interne de la gaine (fig. 24). La ligule, dont on remarque la partie inférieure, est complètement lignifiée et grâce au développement qu'elle acquiert, obstrue totalement le passage réservé normalement à la sortie des inflorescences. L'épiderme interne de la gaine ainsi que la ligule forment un tout compact et résistant que ne peut vaincre la faible pression produite par la jeune inflorescence. Une seconde coupe faite en *b* montre (fig. 25) que la sclérisation est beaucoup moins marquée. Seul l'épiderme interne est lignifié ; au-dessous des cordons libéro-ligneux on aperçoit encore quelques cellules sclérisées, reste du tissu ligneux qu'on remarque dans la coupe *a*. Une troisième coupe faite en *c*, c'est-à-dire au niveau où l'inflorescence apparaît, permet de constater la disparition de ce tissu. Dès lors, il est clair que cette lignification exagérée a empêché l'inflorescence de sortir par l'extrémité de la gaine, la forçant de s'échapper latéralement à l'endroit où la résistance était la moins forte. Dans la suite, ces inflorescences sont restées pour la plupart recourbées en cercle (fig. 26). Quelques-unes ont acquis des formes extraordinaires, provenant des froissements et des pressions subies dans la gaine. D'autres enfin ont réussi à sortir par la voie normale et sont en général moins déformées ; ajoutons que si la morphologie des inflorescences a changé, la constitution des épillets est restée la même.

Comment expliquer cette sclérisation extraordinaire ? Si elle provient d'une assimilation plus intensive, elle aurait dû se développer également sur toute la longueur des feuilles et non pas se localiser en certains endroits seulement. La cause de cette sclérisation excessive est due probablement à l'action combinée de la

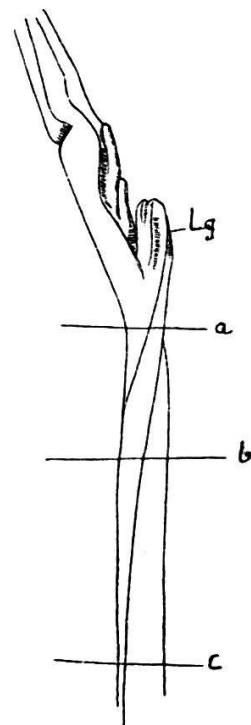


Fig. 23.
Nardus stricta,
gaine d'une inflo-
rescence,
dont l'extrémité
est complètement
sclérisée ;
voir les fig. 24
et 25.

lumière et de la chaleur intenses développées par la lampe de 2000 bougies, mais il est difficile de dire dans quelles proportions l'une et l'autre ont agi. Il y a lieu de remarquer encore que la structure anatomique de cette plante placée à 18 cm. de la lampe électrique, se rapproche beaucoup de celle des plantes sauvages ; extérieure-

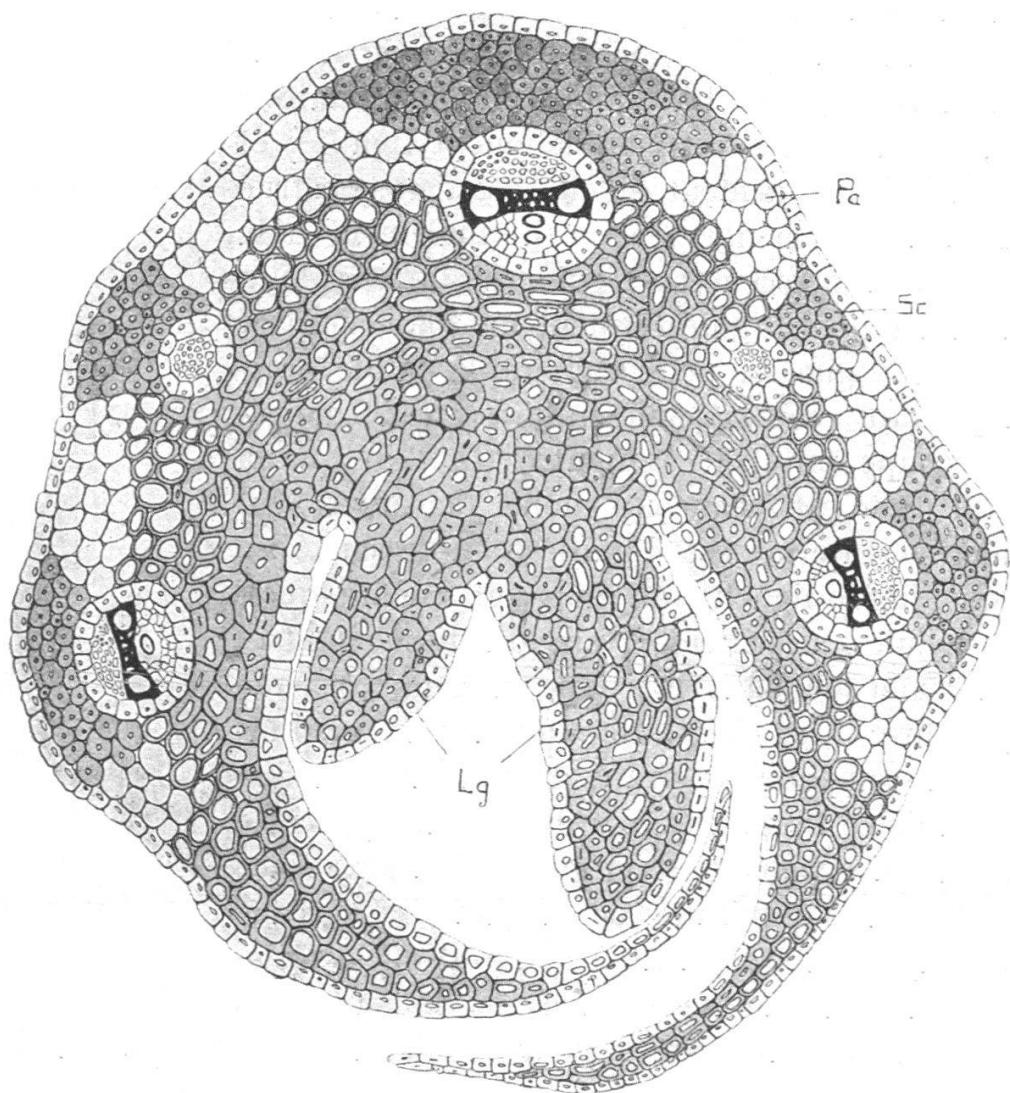


Fig. 24. — *Nardus stricta*, coupe faite en *a* (fig. 23), montrant la proportion énorme du tissu scléreux par rapport au parenchyme ; *Sc*, sclérenchyme ; *Lg*, base de la ligule qui est complètement sclérisée. Gr. 65.

ment les feuilles sont rigides, vigoureuses et non plus étiolées, comme celles des plantes placées quelques centimètres plus bas. Il est certain que la lumière joue à cet égard un grand rôle ; la plante placée tout près de la lampe, s'est trouvée dans des conditions lumineuses, d'intensité semblable à celle qu'elle trouve dans la nature et dès lors s'est développée d'une manière analogue.

Autres anomalies.

Selon C. Schröter, on sait que la glume extérieure de l'épillet n'existe pas. Cependant sous la lampe de 2000 bougies, je l'ai vu se former à plusieurs reprises et prendre un développement très marqué (fig. 28). Dans ce cas elle entoure complètement la glumelle et la glumellule et se termine par une arête, de sorte que l'épillet apparaît plus gros et se termine par deux arêtes au lieu d'une (fig. 27).

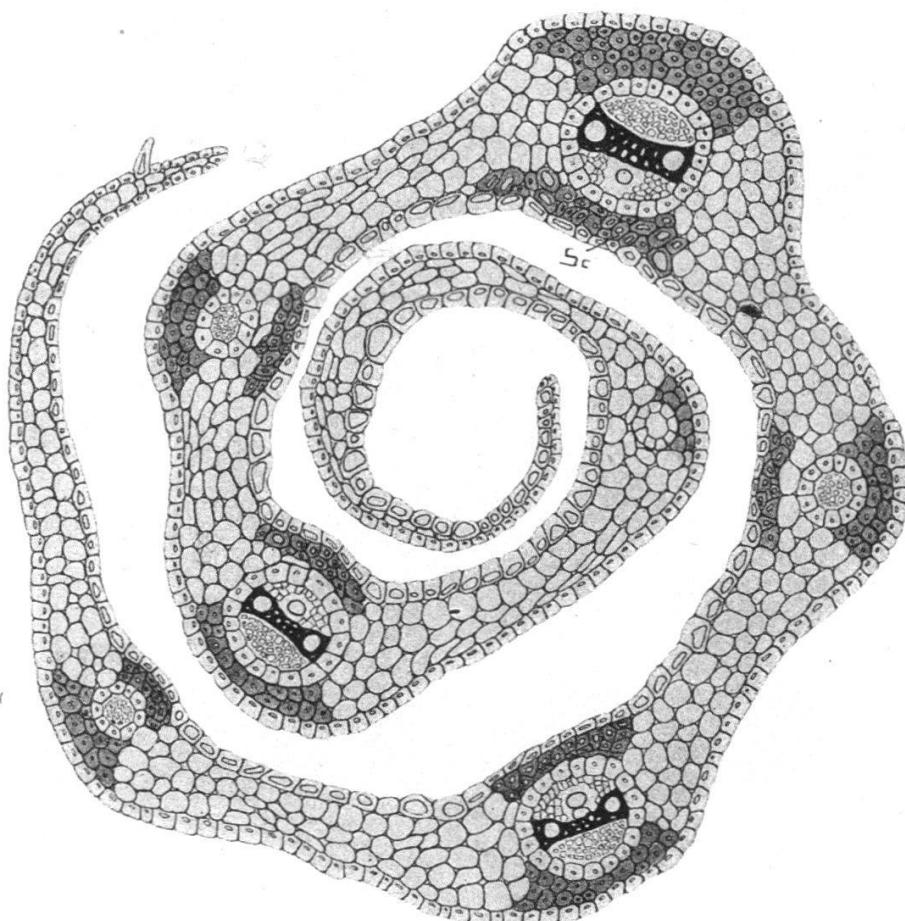


Fig. 25. — *Nardus stricta*, coupe faite en *b* (fig. 23), montrant la diminution notable du tissu scléreux en faveur du parenchyme ; *Sc*, reste du tissu scléreux. Gr. 65.

J'ai constaté également la présence de cette glume dans la nature, mais très rarement, tandis que sous l'éclairage continu je l'ai rencontrée deux ou trois fois sur une même inflorescence. Il est intéressant de constater que, grâce à un éclairage continu cette glume réapparaît, alors que dans la nature, elle ne se présente presque jamais. Il y aurait lieu de refaire une expérience semblable en choisissant les plantes à la fin de l'automne, au moment où il n'y a pas trace d'inflorescence embryonnaire dans le rhizome. Peut-être qu'en sou-

mettant ces plantes nuit et jour à l'éclairage d'une lampe de 2000 bougies au minimum, on arriverait à provoquer ce phénomène régulièrement dans tous les épillets.

Une autre anomalie intéressante rencontrée dans la nature consiste dans le développement en panicule des inflorescences de Nar-

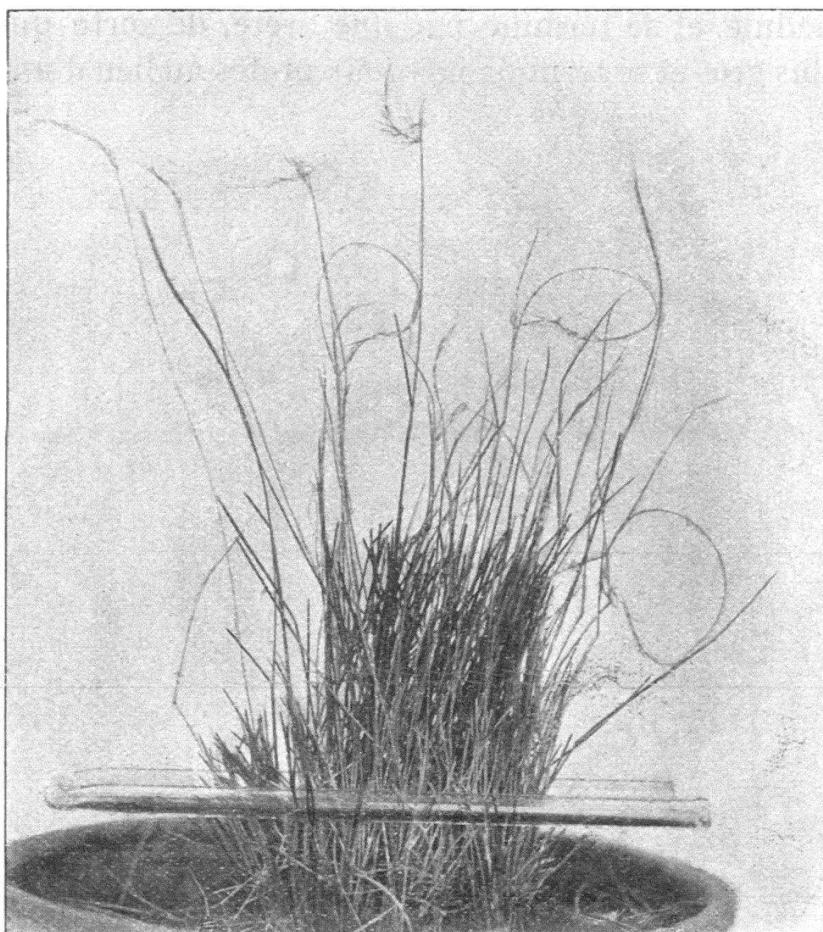


Fig. 26. — *Nardus stricta*, plante s'étant développée à 18 cm. d'une lampe de 2000 bougies.

dus. J'ai rencontré ce cas couramment sur un espace de quelques centaines de mètres carrés (Val Fex, Grisons). L'étude anatomique des tiges montre que le nombre des faisceaux libéro-ligneux est beaucoup plus grand et correspond à une plus grande quantité d'épillets et de ramifications. Ce même phénomène s'observe également sur d'autres plantes de la tribu des Hordeae ; d'après Penzig¹, nous le trouvons chez *Lolium italicum*, *L. perenne*, *L. temulentum*, *Agropyrum campestre*, *Agr. repens*, *Secale cereale*, *Triticum*, *Hordeum*. Nous nous trouvons peut-être en face d'une forme ancestrale semblable à celle du maïs où les axes secondaires se sont unis pour former un spadice.

¹ O. PENZIG : Pflanzenteratologie.

III

EMBRYOLOGIE

Je n'ai pas l'intention de décrire tout au long, les transformations subies par l'ovaire depuis son origine, ni par conséquent de suivre le développement complet de l'embryon du *Nardus* jusqu'à la maturation du fruit. Je me contenterai seulement de soulever quelques points qui me paraissent spécialement intéressants, concernant le développement de l'androcée et celui du sac embryonnaire jusqu'à l'apparition de l'embryon.

1. DÉVELOPPEMENT DE L'ANDROCÉE

En disséquant des graines mûres provenant de Chaumont (altitude 1100 m.), je remarquai en écartant soigneusement les glumes que les trois étamines étaient encore en place, mais avortées et aplatis contre la partie médiane du fruit (fig. 29). Un grand

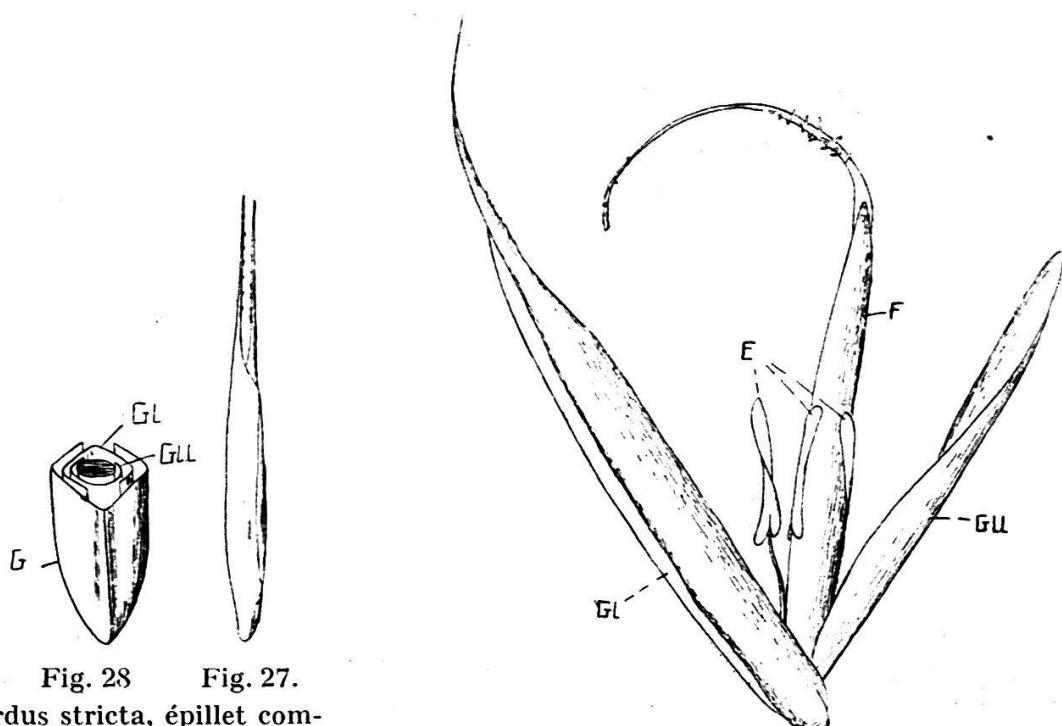


Fig. 28 Fig. 27.

Nardus stricta, épillet complet développé sous un éclairage continu de 2000 bougies ; *G*, glume ; *GL*, glumelle ; *Gll*, glumellule.

Fig. 29. — *Nardus stricta*, épillet provenant de Chau-
mont (1100 m.) ; *Gl*, glumelle ; *Gll*, glumellule ;
F, fruit ; *E*, étamines avortées.

nombre d'épillets provenant du même endroit m'ayant permis de faire une constatation analogue, il devenait intéressant d'étudier la question plus à fond. En dessinant au fur et à mesure les épil-

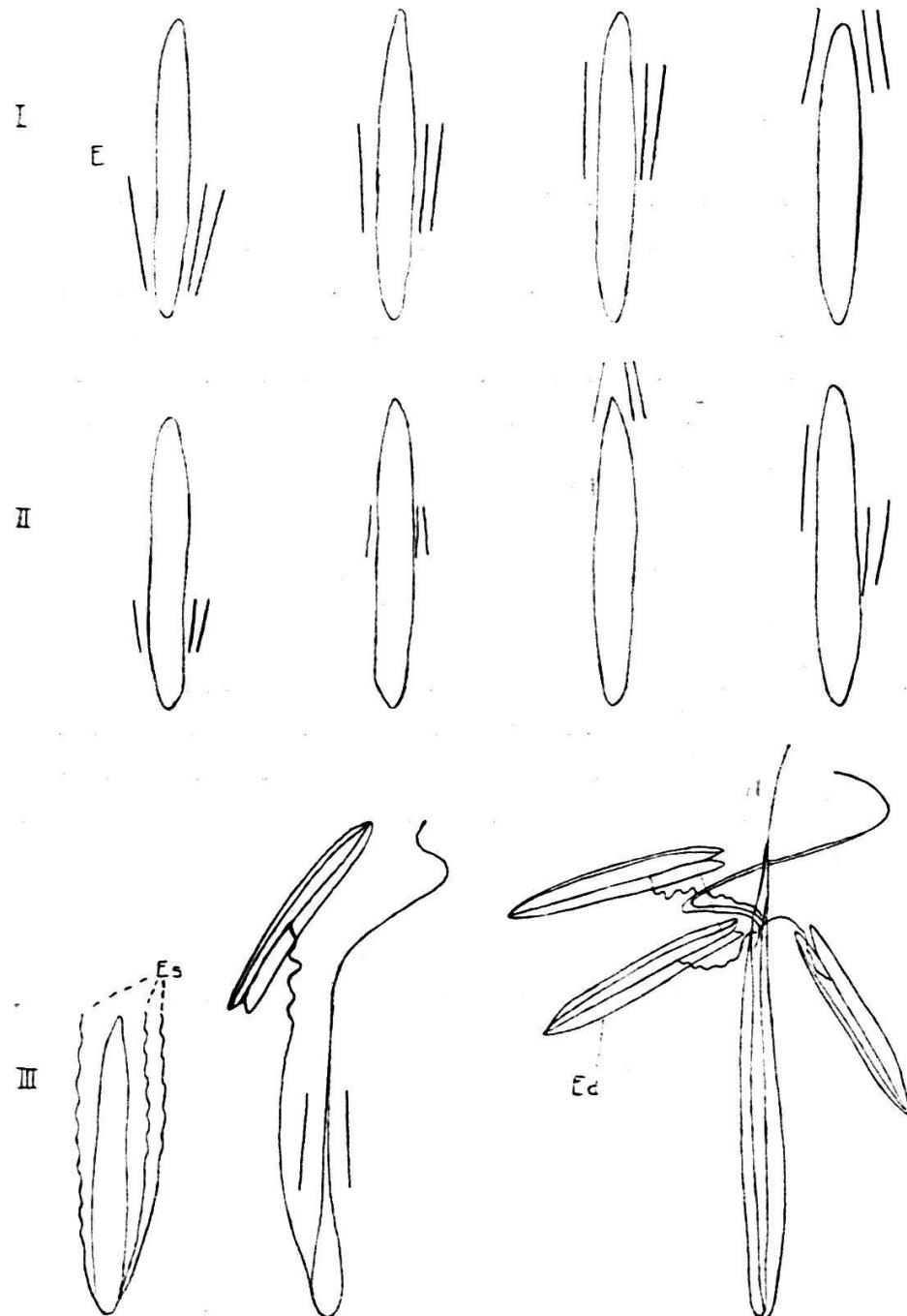


Fig. 30. — *Nardus stricta*, développement irrégulier de l'androécée ; I et II, étamines abortives (*E*) ; III, étamines normalement développées (*Ed*) ; *Es*, étamines dont les anthères mûres sont tombées. Gr. 15.

lets disséqués, j'observai que si les étamines sont enfermées dans les glumes, le filet et les anthères peuvent cependant varier de longueur. On peut s'en convaincre en examinant les dessins schématiques de la figure 30, où nous voyons que pour une longueur donnée

de l'anthère, sa position peut varier du bas au sommet de la graine. De plus dans un même épillet la longueur des étamines varie, les unes atteignant la base, d'autres le milieu ou le sommet du fruit. Souvent même toutes trois semblent prêtes à sortir des glumes, mais étant avortées et vides, elles n'y arrivent pas. Au printemps suivant, je fis des constatations analogues sur du matériel frais provenant de la même station. L'ovaire des plantes examinées était encore jeune et entouré de trois étamines avortées, ayant déjà atteint leur développement définitif. La figure 31 représente précisément les étamines et l'épillet à l'état jeune. A gauche se trouve l'inflorescence complète obtenue en disséquant au commencement de février un rhizome de *Nardus* provenant de Witikon. Nous voyons qu'à cette date l'inflorescence est complètement formée, tous les organes de la fleur

sont présents et, chose curieuse, l'androcée est bien développé. La fleur est donc protandre, les étamines occupant tout l'espace compris entre les glumes, font saillie au dehors. Cependant l'observation démontre que dans la suite, elles restent stationnaires tandis que les glumes et l'ovaire se développent rapidement. Le style s'allonge beaucoup, sort des glumes et lorsque l'inflorescence devient visible, il a déjà atteint son complet développement et dépasse les glumes d'une longueur égale à l'épillet. Cependant ce n'est pas toujours le cas ; je me suis trouvé donc les A'pes en présence de champs de *Nardus* en fleurs dont

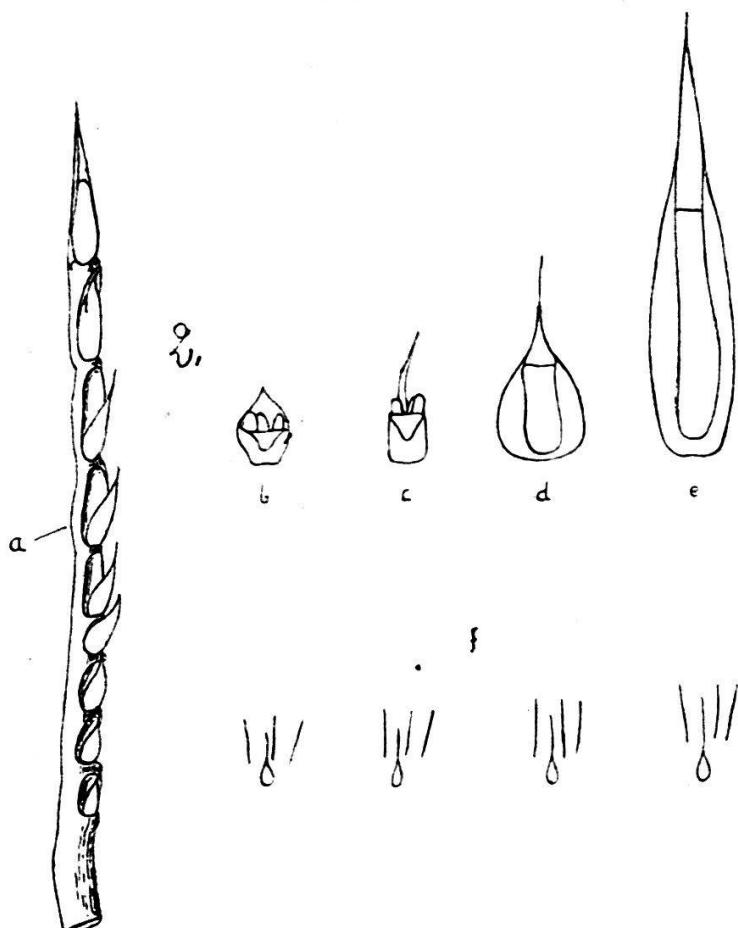


Fig. 31. — *Nardus stricta* à l'état jeune ; a, inflorescence, gr. 19 ; b, épillet inférieur de l'inflorescence ; c, 6^e épillet ; d-e, épillets à un stade plus avancé ; f, représentation schématique du développement correspondant de l'androécée. Gr. 24.

les étamines produisaient un pollen abondant (fig. 32). Il va sans dire que l'androcée normalement développé a des proportions tout à fait différentes de celles qu'il représente à l'état avorté. Les étamines gonflées de pollen occupent à leur maturité tout l'espace compris entre les glumes, elles sont en général trois à quatre fois plus longues que les étamines avortées et les anthères ne sont bifides qu'à leur partie inférieure. Au moment de la floraison elles sortent des glumes et par déhiscence latérale répandent aux alentours tout le pollen qu'elles contiennent. Au cours d'une journée chaude et venteuse du mois de juin, il s'écoule deux heures entre le moment où l'anthère se montre entre les glumes et celui où, libérée, elle se balance au gré du vent. J'ai cru tout d'abord que seules les plantes des stations supérieures produisent du pollen, tandis que dans la

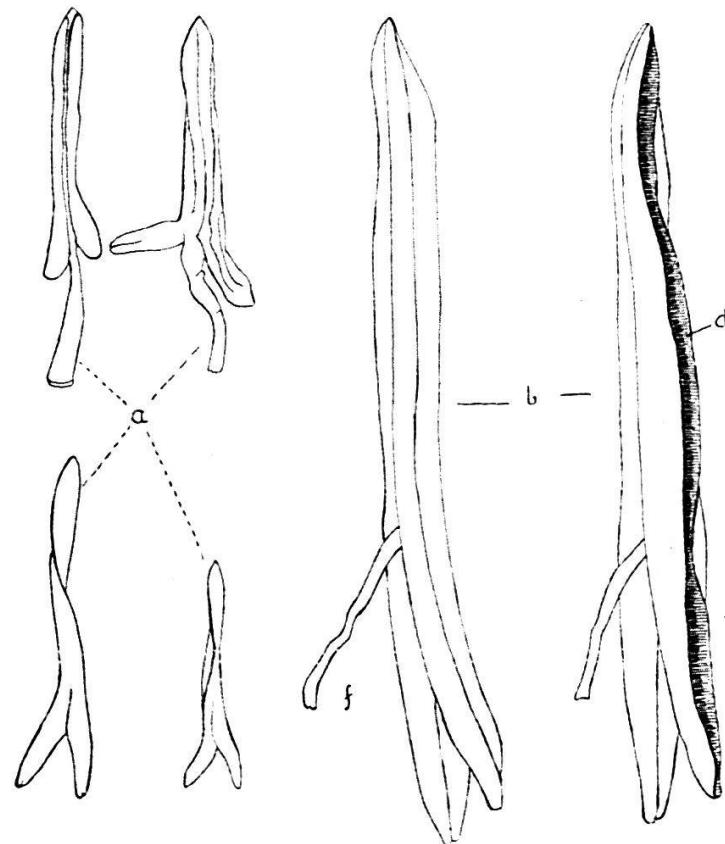


Fig. 32. — *Nardus stricta*, développement de l'androcée ; a, étamines avortées ; b, étamines normales ; f, filet: Gr. 48.

plaine et dans les stations inférieures, les étamines restent toujours avortées. C'est en effet ce que j'ai constaté à Chaumont (1100 m.), au Zugerberg (1200 m.), au pied du Rigi (700 m.) et dans toutes les stations suisses que j'ai visitées, d'altitude inférieure à 1200 mètres. Cependant, en disséquant des plantes des Pays Bas, j'ai vu que les étamines étaient normales à une altitude de demi-mètre (Friesland, au bord de la Tjoner) et que le *Nardus* des tourbières du village d'Ede à six mètres au-dessus de la mer avait un androcée avorté. Plus tard, en examinant plus à fond le matériel des stations suisses, j'observai également de nombreuses irrégularités quant à la production du pollen. C'est ainsi qu'au Rigi, par exemple, entre 1400 et 1800 m., le *Nardus* fournit un

pollen abondant, tandis qu'au col du Pillon (1550 m.), au col de Jaun (1475 m.), à la Rösa (Grisons 1920 m.), au passage de l'Oberalp (1800 m.) j'ai pu voir que l'androcée était avorté. De même à la Rückhubelhütte, entre 1800 et 2300 mètres d'altitude, je rencontrais quantité de *Nardus* en fleur, alors que les graines du même endroit ramassées l'année précédente, présentaient presque toutes un androcée avorté. Dans ces conditions il est difficile de se prononcer ; en réalité, la relation entre l'altitude et le développement de l'androcée chez le *Nardus* est plus complexe que je ne le pensais.

Est-il admissible qu'il existe deux variétés de *Nardus* dont l'une donne du pollen et l'autre pas, ou bien faut-il admettre que les conditions atmosphériques jouent un grand rôle et que suivant les cas l'androcée se développe, soit complètement, soit partiellement, soit pas du tout ? Cette étude mériterait d'être approfondie et fournirait à mon avis des résultats intéressants quant à l'influence du climat sur la formation de l'androcée.

2. POUVOIR GERMINATIF DU POLLEN

L'étude microscopique et microchimique du pollen a montré que beaucoup de grains sont vides (fig. 33) et qu'à l'état naturel ils sont recroquevillés. Contrairement aux intéressantes observations faites par B. Lidforss ¹, H. Molisch ² et H. Hylin ³ sur le pollen des plantes anémophiles, je remarquai qu'un certain nombre de grains de pollen du *Nardus* ne contient que des traces d'amidon à côté d'autres qui en sont remplis. Ainsi que l'ont fait O. Hamann ⁴ et O. Renner ⁵ j'étudiai les réserves aussitôt que possible après la récolte, afin d'éviter toute transformation de l'amidon en graisse ou toute autre modification chimique. Comme Tischler ³ l'avait déjà remarqué je trouvai, à côté de l'amidon, une certaine quantité de graisse. Pour favoriser le rassemblement des particules graisseuses, je plaçai les grains de pollen imprégnés de soudan, vingt-quatre heures

¹ B. LIDFROSS : Die Reservestoffe des Anemophilenzellpollens. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1899, **33**, 292-312.

² H. MOLISCH : Zur Physiologie des Pollens. *Sitz. Ber. d. Akad. d. Wiss.* 1893, **52**, 2432-47.

³ H. HYLIN : Pollenbiologische Studien im Nördlichen Schweden. *Arch. f. Bot.* **15**, Heft 17.

⁴ O. HAMANN : Weitere Studien über das Pollentoxin. *Bioch. Zeit.* 1912, **46**, 158.

⁵ O. RENNER : Zur Biologie und Morphologie der männlichen Haplonten einiger Oenotheren. *Zeit. f. Bot. II*, 305—380.

dans une atmosphère saturée de vapeurs d'alcool, ce qui diminue l'évaporation du liquide et empêche toute cristallisation de soudan. J'obtins ainsi, à la périphérie des grains de pollen, les gouttelettes de graisse représentées par la fig. 33. Comme on le voit, il y en a très peu et ajoutons que nombre de grains n'en contiennent pas

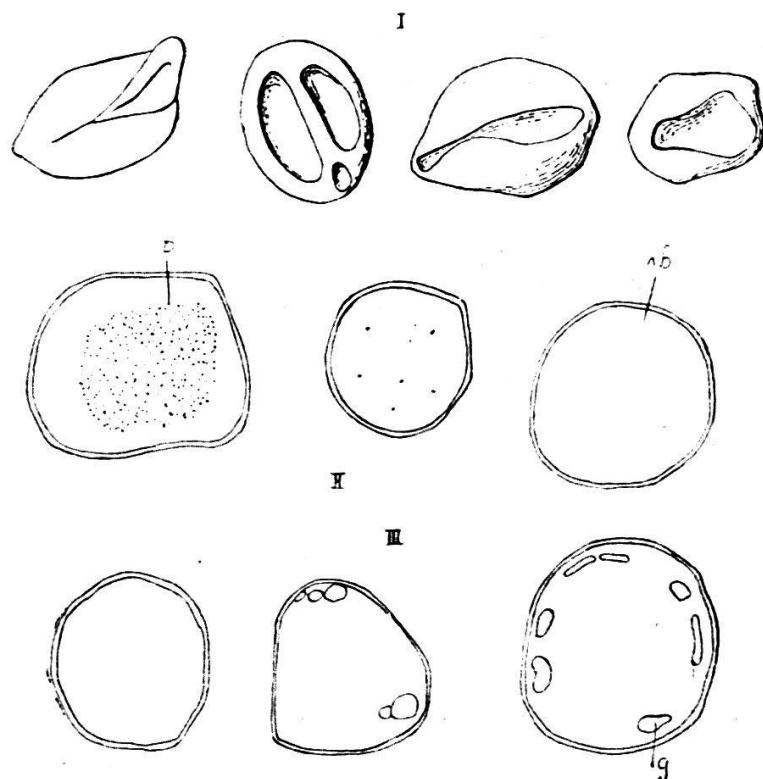


Fig. 33. — *Nardus stricta*, grains de pollen. I, état naturel ; II, réserves d'amidon (a) ; III, réserves de graisse (g) ; gv, grain vide. Gr. 480.

trace. Au moyen du réactif de Millon on constate dans quelques grains la présence d'albumine, mais en très petite quantité également.

Les expériences de germination préparées avec du matériel frais ont donné des résultats tout à fait négatifs, confirmant ainsi les présomptions tirées de l'étude microchimique. La première expérience de germination fut faite au laboratoire en février 1922 avec du pollen produit par des plantes qui furent soumises durant l'hiver à un éclairage ininterrompu de 2000 bougies (voir plus haut l'expérience page 283). A cet effet je préparai plusieurs solutions sucrées, contenant de 5-10-15-20-30 % de saccharose. Le pollen fut introduit dans chacune de ces solutions disposées sur des porte-objets placés dans une chambre humide. Après vingt-quatre heures, je n'observai aucune germination et dans la suite les résultats furent également négatifs. L'on ne peut, il est vrai, accorder grande

importance à cette première expérience, étant donné que le pollen produit par une plante éclairée artificiellement peut avoir subi un affaiblissement par la suppression partielle des substances de réserve.

L'expérience fut répétée le 5 mars de la même année avec du pollen récolté sur une plante du Rigi mise en culture dans un extrait de terre de Nardus. Cette fois-ci, dans les solutions utilisées pour la germination du pollen et qui contenaient 0,5-1-2, 5-5-10-15-20-25-30 % de saccharose, on avait mis macérer de jeunes styles bien développés de Nardus. Les observations faites après 2-12-24 et 48 heures ne donnèrent aucun résultat positif.

Le 13 juin, je recommençai l'expérience avec du pollen récolté au Rigi à 1400 mètres d'altitude. Ce troisième essai fut conduit comme suit :

1^o Le pollen mélangé dès la récolte avec des styles jeunes, fut disposé sur un porte-objet et observé sur place au microscope. Les résultats furent négatifs.

2^o Introduit directement dans une série de tubes contenant diverses solutions sucrées, le pollen observé le soir même au laboratoire ne donna aucune germination.

3^o Me basant sur les travaux de M. Pfund ¹ je plaçai le pollen dans quelques gouttes d'une solution d'agar à 1 % contenant des doses croissantes de 0-5-10-15-20-25-30-35-40 % de saccharose. Douze heures après le pollen n'avait pas encore germé et dans la suite il en fut de même. Il est à remarquer que d'après M. Pfund le pollen des graminées germe en général dans des solutions sucrées d'une concentration variant entre 25 et 40 % de saccharose. Néanmoins les résultats obtenus avec *Nardus stricta* ont été de toute façon négatifs.

Enfin l'expérience fut renouvelée une quatrième fois le 9 juillet 1922 à la Rückhubelhütte avec du pollen récolté à 1900 mètres d'altitude. Les observations microscopiques faites le lendemain matin ne décelèrent également pas trace de germination.

Nous pouvons donc conclure d'une façon certaine que, *chez le Nardus, le pollen même normalement constitué ne germe pas*, d'où il résulte que le Nardus se reproduit sans fécondation. A l'appui de cette manière de voir, je rappelle les résultats de l'expérience décrite page 291. Nous avons vu alors que les fruits et les embryons

¹ M. PFUND : Der Einfluss der Luftfeuchtigkeit auf die Lebensdauer des Blütenstaubes. *Jahr. f. wiss. Bot.* 1910, 47, 138.

s'étaient formés sous l'éclairage continu malgré l'avortement des étamines. L'étude embryologique confirme pleinement notre conclusion, à savoir que *le Nardus stricta se reproduit par parthénogénèse ou apogamie*¹.

Il est nécessaire, pour suivre le développement du sac embryonnaire, de disposer de plantes très jeunes, car ainsi que je l'ai remarqué, l'embryon se forme très tôt dans le sac embryonnaire, au mo-

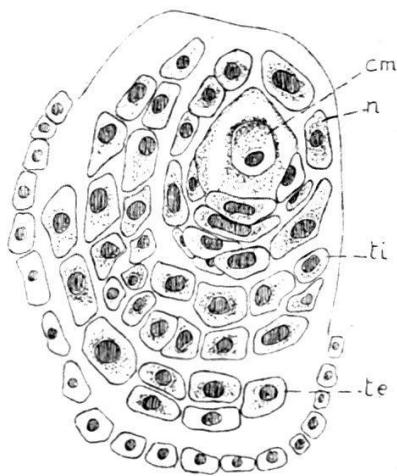


Fig. 34. — *Nardus stricta*, jeune ovule ; *cm*, cellule mère du sac embryonnaire ; *n*, nucelle ; *ti*, tégument interne ; *te*, tégument externe. Gr. 240.

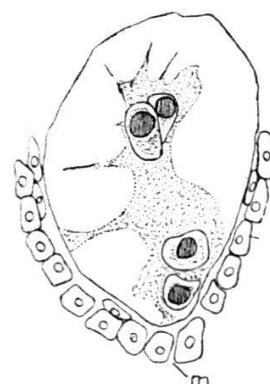


Fig. 35. — *Nardus stricta*, deuxième division du sac embryonnaire ; *n*, nucelle. Gr. 240.

ment où l'inflorescence sort de la gaine foliacée qui la protège (il n'en est pas toujours de même ; chez les plantes provenant des stations supérieures, l'embryon apparaît un peu plus tard). Le matériel employé pour l'étude embryologique du *Nardus stricta*, fut prélevé durant l'hiver dans mes cultures artificielles et plus tard à Witikon (altitude 600 m.). Cette étude présentait au point de vue technique certaines difficultés. Il était nécessaire tout d'abord de séparer l'un après l'autre les jeunes ovaires des glumes qui les entourent afin d'éviter la silice qui déchire les coupes. Mes nombreux essais pour fixer soit l'inflorescence entière, soit les épillets seuls, ont toujours donné de mauvais résultats car les glumes résistent au rasoir. Les fixatifs employés ont été successivement ceux de Mann, de Merkel et de Flemming, mais c'est encore avec de l'alcool à 70 % que j'ai obtenu les meilleurs résultats, et c'est ce fixatif que j'ai toujours employé dans la suite à l'exclusion de tout autre.

¹ Voir à ce propos J. de COULON. Développement parthénogénétique du *Nardus stricta*. *Actes de la Société helvétique des Sciences naturelles*. Berne 1922 II^e partie p. 242-243.

3. DÉVELOPPEMENT DU SAC EMBRYONNAIRE

L'examen de jeunes ovules nous montre que, très tôt déjà, les cellules hypodermiques se divisent et que l'une d'elles, la cellule mère du sac embryonnaire ou mégaspore, ne tarde pas à se différencier (fig. 34) en poussant de côté les autres cellules de la tétrade. Le tégument interne ne montre pas encore de micropyle

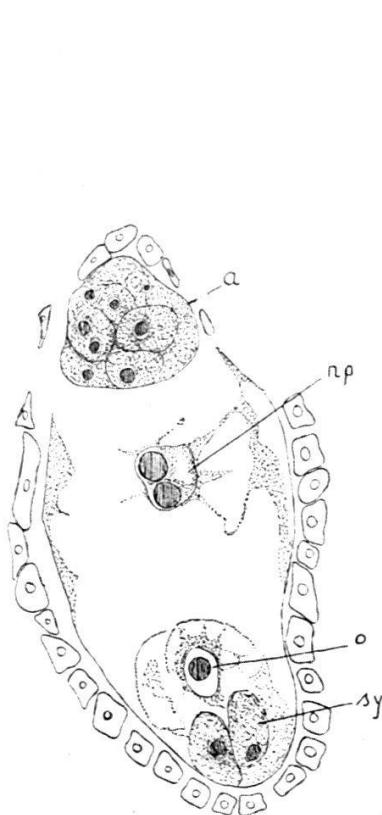


Fig. 36. — *Nardus stricta*, union des deux noyaux primaires
n. p. ; a, antipodes ; sy, synergides ; o, oosphère. Gr. 240.

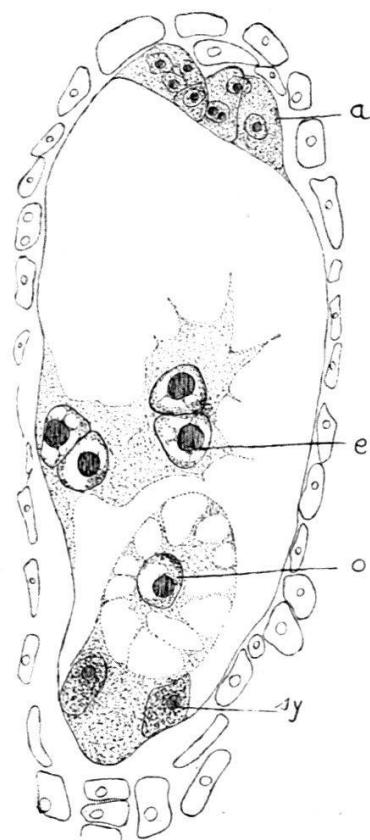


Fig. 37. — *Nardus stricta*, première division de l'endosperme. Gr. 240.

et le tégument externe est en voie de formation. L'ovule est anatrophe hypotrope dressé (fig. 41). Dans la suite le sac embryonnaire se développe normalement. Après la première division, chacun des deux noyaux se rapproche des extrémités du sac et par deux divisions successives (fig. 35) donne naissance, d'une part au groupe des synergides avec la cellule œuf et le premier noyau polaire, d'autre part aux antipodes avec le second noyau polaire. Petit à petit les deux noyaux polaires se rapprochent et s'unissent pour former le noyau secondaire (fig. 36). Du côté du micropyle nous

voyons les deux synergides accompagnées de la cellule œuf et en face du funicule le groupe des antipodes, dont les trois noyaux primitifs se sont divisés. Le noyau secondaire, issu de la réunion des deux noyaux polaires, se segmente pour donner naissance à l'endosperme (fig. 37). On n'observe aucune trace de tube pollinique, l'oosphère est toujours à sa place au-dessus des deux syner-

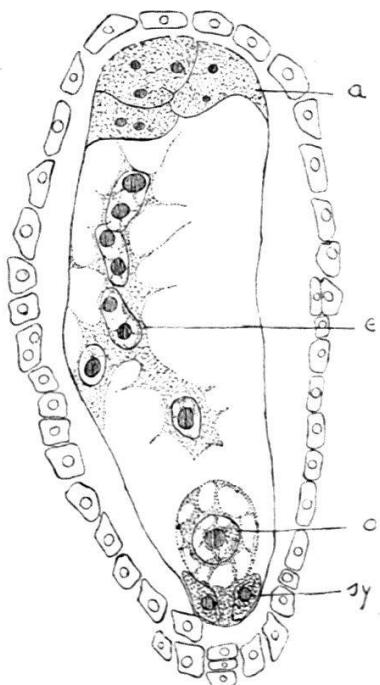


Fig. 38.— *Nardus stricta*, endosperme en division, stade à huit noyaux. Gr. 240.

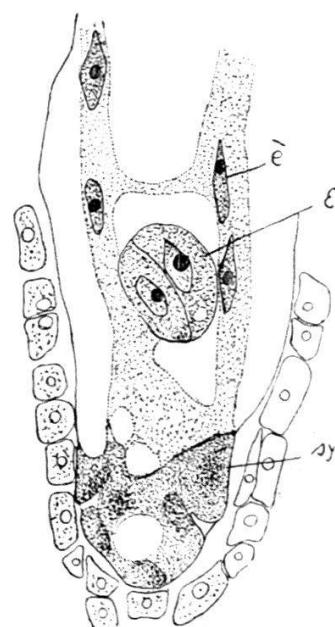


Fig. 39.— *Nardus stricta*, base du sac embryonnaire après la première division de l'oosphère; *E*, embryon; *e*, endosperme; *sy*, synergides. Gr. 240.

gides et les antipodes sont nettement visibles sur le côté opposé du sac. L'endosperme continue à se diviser (fig. 38, stade à quatre noyaux dont un s'est déjà complètement divisé). Les noyaux résultant des divisions ultérieures se placent le long des parois du sac occupant bientôt toute la surface interne (fig. 40), à ce moment seulement apparaît la première division de l'oosphère (fig. 39) au-dessus du groupe dégénéré des synergides. En même temps, le sac embryonnaire s'est allongé surtout dans la partie opposée au micropyle, de sorte que les antipodes, toujours visibles quoique aplatis par l'endosperme (fig. 40), se trouvent appuyées latéralement contre les parois internes du sac embryonnaire en face du funicule. Etant donné leur position il semble bien, ainsi que l'admet J. Golinski¹, que les antipodes jouent un rôle important com-

¹ J. GOLINSKI : Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Androceums und des Gynoceums der Gräser. *Bot. Centralbl.* 1893, 55, 1-17, 65-72, 129-135.

me cellules digestives dans la nutrition du sac embryonnaire, transformant la nourriture amenée par le funicule. L'embryon, après les premières divisions de l'oosphère augmente rapidement et occupe bientôt tout l'espace disponible. Une des cellules basilaires

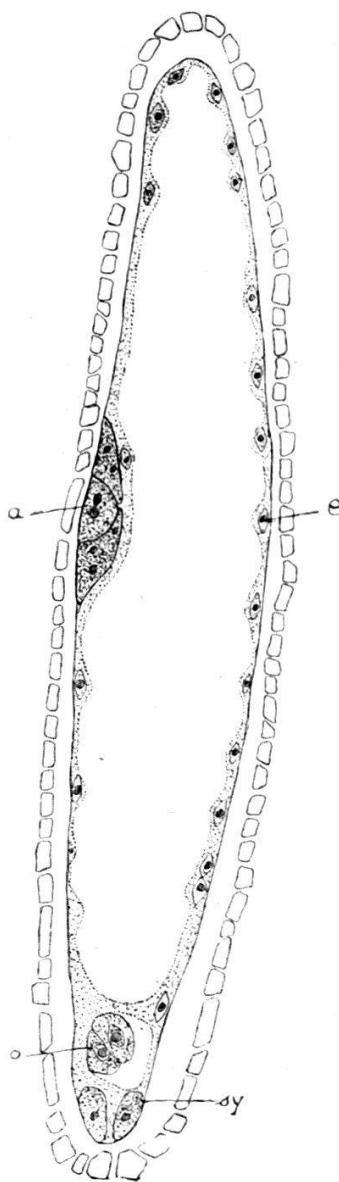


Fig. 40. — *Nardus stricta*, développement du sac embryonnaire après la première division de l'oosphère.

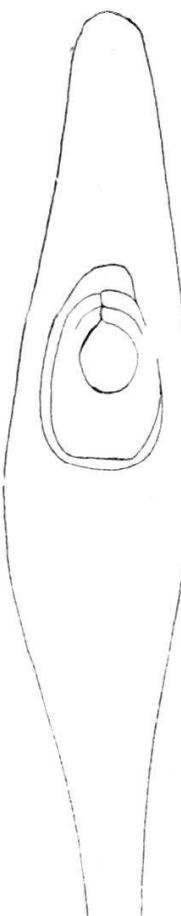


Fig. 41.
Nardus stricta, coupe à travers l'ovaire montrant l'ovule anatrophe hypotrope dressé. Gr. 551.

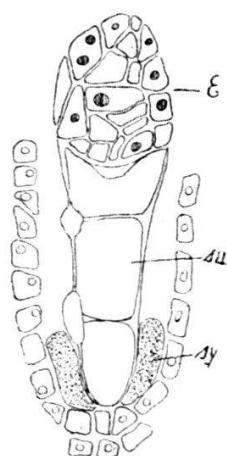


Fig. 42.
Nardus stricta, jeune embryon ;
su, suspenseur ;
sy, reste dégénéré des synergides.
Gr. 480.

s'allonge et donne naissance à un suspenseur (fig. 42), les synergides existent encore entourant complètement la base du suspenseur.

Nous voyons donc que la plante se reproduit par parthénogénèse et, chose curieuse, la première segmentation n'a lieu qu'à près de nombreuses divisions des noyaux d'endosperme et jamais avant. Parmi les préparations faites à ce sujet, j'ai rencontré deux

fois dans le sac embryonnaire un groupe de cellules latérales bien distinct qui pourrait être envisagé comme l'origine d'un embryon adventif, mais en l'absence de preuves, je ne puis me prononcer. De même j'ai rencontré plusieurs fois dans les essais de germination du Nardus deux plantules par semence ; ceci ne constitue pas, il est vrai, un argument en faveur de l'apogamie puisque la polyembryonnie peut provenir soit de la division de l'embryon normal, soit de deux oosphères par sac embryonnaire, soit de deux sacs embryonnaires par ovule, soit encore de deux ovules par fruit. On peut se demander si dans le cas du Nardus, l'excitation de la cellule œuf non fécondée proviendrait des nécrohormones développées dans le sac embryonnaire¹. Si l'on considère le développement général de l'ovaire, on ne remarque en aucun moment qu'il ait été dérangé dans sa constitution soit par des blessures, soit par des pressions extérieures qui auraient pu être la cause de la formation de nécrohormones capables de provoquer le développement de la cellule œuf. D'autre part, ni les cellules du nucelle, ni les antipodes ne subissent de dégénérescence, tout au plus ces dernières sont-elles dans la suite légèrement comprimées par l'endosperme, mais à ce moment-là, l'œuf s'est déjà divisé, et les hormones qui pourraient résulter de cette compression ne peuvent plus avoir aucune influence. Seules les synergides, si l'on admet l'hypothèse de Haberlandt, sembleraient être l'origine de ce développement parthénogénétique. Nous observons très tôt leur dégénérescence ; elles seules seraient capables de produire les nécrohormones qui, par l'intermédiaire du plasma environnant, pourraient directement influencer la cellule œuf et provoquer sa division.

I. Conclusions générales concernant la physiologie.

1^o Le Nardus n'est pas entravé dans son développement par les nitrates comme on le croit en général, il les utilise au contraire très bien pourvu que l'acidité du milieu dans lequel il se développe ait le degré voulu.

2^o La concentration des nitrates supportée par la plante augmente lorsque la valeur de Ph diminue :

¹ G. HABERLANDT : Zur Physiologie des Zellteilung. *Sitz. Ber. d. preuss. Akad. d. Wiss.* 1921, I, 221-235.

G. HABERLANDT : Ueber experimentelle Erzeugung von Adventivembryonen bei Oenothera Lamackiana. *Sitz. Ber. d. preuss. Akad. d. Wiss.* 1921, 2, 695-725.

G. HABERLANDT : Die Entwicklungserregung der parthenogenetischen Eizellen von Marsilia Drummondi. *Sitz. Ber. d. preuss. Akad. d. Wiss.* 1922, 45-.

à $P_h = 6,12$	correspond	une teneur en nitrates de	0,00 %
à $P_h = 4,83$	»	»	29,41 %
à $P_h = 4,65$	»	»	40,00 %
à $P_h = 3,98$	»	»	45,45 %

C'est dans une solution van der Crone acidifiée avec 8 cm³ d'acide phosphorique normal et ayant une valeur de $P_h = 4,65$ que le développement du Nardus a été le plus complet. Dans la solution V. d. Crone ordinaire le Nardus a péri, le degré d'acidité du milieu étant trop faible.

3^o *La présence des nitrates combinée à un certain degré d'acidité sont deux conditions nécessaires pour assurer le développement complet du Nardus. Les variations de ces deux facteurs : concentration des nitrates et degré d'acidité de la solution nutritive, sont corrélatives.*

4^o Seul le nitrate de potassium est assimilé par la plante, le nitrate de calcium a une influence défavorable même en présence d'un acide. C'est pourquoi le Nardus dépérit dans la solution de Pfeffer ; malgré le degré d'acidité suffisant qu'elle possède ($P_h = 4,90$) cette solution contient trop de nitrate de calcium.

5^o Le sulfate d'ammonium n'est absorbé qu'en très petite quantité, soit 0,1 gr. par litre. Avec ce sel le Nardus se développe plus lentement qu'avec des nitrates.

6^o L'acide phosphorique normal est celui qui, de beaucoup, a donné les meilleurs résultats pour acidifier les solutions. L'acide chlorhydrique, par contre, est nettement nuisible au Nardus, ce qui peut être dû à la présence des ions chlore.

Influence de l'éclairage électrique sur la formation des fleurs.

7^o Un éclairage *intermittent* de 2000 bougies à raison de 10 h. d'éclairage par jour, ne m'a pas permis d'obtenir le développement des inflorescences du Nardus cultivé en solution nutritive.

8^o Les plantes soumises à un éclairage *continu* de 2000 bougies ont accusé non seulement un développement foliacé superbe, mais ont produit des fleurs nombreuses et parfaitement normales.

9^o La quantité des substances de réserve que possède le Nardus influe à un haut degré sur la formation des inflorescences. Si la plante ne possède pas de substances de réserve, il faut plusieurs mois d'éclairage continu pour la faire fleurir. La durée minimum d'éclairage varie aussi suivant la saison. Au mois de février, neuf jours d'éclairage contiru au moyen d'une lampe de 100 bougies ont suffi pour obtenir des inflorescences. Plus on se rapproche

du printemps plus diminue le nombre nécessaire des jours d'éclairage.

10^o Au début du développement, la chaleur joue un rôle prépondérant, elle favorise la croissance rapide de l'inflorescence embryonnaire, mais à partir du moment où celle-ci sort de la gaine, c'est la lumière qui joue le rôle dominant et assure le développement complet de l'inflorescence.

11^o Les cultures de *Nardus* faites dans la terre calcaire, même dans des conditions de chaleur, de lumière et d'humidité favorables, n'ont donné aucun résultat.

12^o Dans une terre humique et sans calcaire, par contre, le *Nardus* s'est développé vigoureusement en donnant de nombreuses inflorescences, preuve indirecte que le calcaire ne lui convient pas.

13^o Les plantes de *Nardus* cultivées dans la solution V. d. Crone ne se sont pas développées, tandis que celles alimentées par une solution acide de phosphate de potasse ont atteint un superbe développement. A concentration égale, le *Nardus* est très sensible au degré d'acidité des solutions, lequel importe plus que la composition chimique des sels mis à sa disposition.

Résultats concernant le pouvoir germinatif des semences du Nardus.

14^o A température égale, les graines de *Nardus* germent au début plus rapidement et en plus grand nombre à l'obscurité qu'à la lumière.

15^o A une température moyenne de 21^o, cette différence s'atténue avec le temps. Petit à petit, le pour cent de germination des semences exposées à la lumière, se rapproche de celui des graines placées à l'obscurité ; après cinquante jours environ les pour cent de germination sont les mêmes (soit 98 % dans le cas présent), tant à la lumière qu'à l'obscurité.

16^o A une température moyenne de 31^o, le pour cent de germination a été de 83 % sous un éclairage continu de 400 bougies et de 97 % à l'obscurité. La lumière continue semble donc exercer sur la germination des semences une influence retardatrice, elle réduit à la fois la vitesse et le pour cent de germination.

17^o Dans l'obscurité, la vitesse de germination est plus grande à 31^o, mais le pouvoir germinatif est supérieur à 21^o. Nous avons dans le premier cas 95 % et dans le second 99 % de réussite.

18^o A la lumière du jour la vitesse de germination a été plus faible que sous un éclairage continu de 400 bougies, mais le pouvoir

germinatif a été bien supérieur. Nous avons dans le premier cas 99 % et dans le second cas 83 % de réussite.

D'une manière générale nous pouvons dire que les semences de *Nardus* germent indistinctement à la lumière ou à l'obscurité. Il est certain néanmoins que la chaleur et l'obscurité ont une influence notable sur la vitesse de germination.

19^o Le pouvoir germinatif des semences diminue avec l'altitude, il devient nul à partir de 2550 m. environ.

20^o Cette diminution provient de ce qu'aux altitudes supérieures le fruit ne se développe pas ; l'ovaire est avorté entre les glumes.

II. Conclusions concernant la morphologie et l'anatomie.

21^o Au point de vue morphologique, les étamines ne sont bifides qu'à leur partie inférieure et non pas aux deux extrémités comme chez les autres graminées.

22^o Le *Nardus* développe deux espèces de racines, morphologiquement et anatomiquement distinctes ; les unes ont un caractère xérophile, les autres hygrophile.

23^o L'éclairage électrique continu provoque une diminution notable du tissu scléreux en faveur du parenchyme.

24^o Un éclairage électrique intense et continu peut provoquer l'apparition de la glume externe de l'épillet qui, dans la nature, n'existe pas.

25^o Selon la durée de l'intensité lumineuse, la tige de l'inflorescence présente un à deux entre-nœuds correspondant à deux et trois feuilles qui s'échelonnent le long du chaume.

26^o Dans les solutions nutritives, la formation du sclérenchyme diminue et les racines xérophiles ne se forment plus.

27^o A l'état sauvage les racines secondaires contiennent des mycorhizes. Dans les solutions nutritives, ces champignons n'apparaissent pas. On peut admettre que leur présence favorise l'absorption des nitrates chez les plantes sauvages.

III. Conclusions concernant l'embryologie.

28^o Il existe deux formes de *Nardus*, l'une ayant un androcée morphologiquement bien développé, l'autre présentant régulièrement dans certaines stations (Witikon par exemple) des étamines

avortées. Il est difficile d'indiquer les causes de cette différence, les deux formes apparaissant souvent côté à côté dans la même station.

29^o Dans les stations supérieures, il arrive souvent que les étamines soient normalement développées, elles deviennent alors très longues par rapport à la longueur de l'épillet et contiennent un pollen abondant.

30^o Le pollen du *Nardus* ne germe pas et contient peu de substances de réserve. *Il est donc toujours stérile*, du moins dans toutes les stations suisses envisagées dans cette étude.

31^o **Le *Nardus stricta* se reproduit parthénogénétiquement.** *L'embryon provenant de l'oosphère ne se développe qu'après le début de la formation de l'endosperme.*

C'est, à notre connaissance, le premier cas connu et contrôlé expérimentalement de développement parthénogénétique chez une graminée.

BIBLIOGRAPHIE

- J. AMANN : Contribution à l'étude de l'édaphisme physico-chimique. *Bull. d. la Soc. vaud. d. Sc. Nat.* 1919, **52**, 363-381.
- O. ARRHENIUS : Bodenreaktion und Pflanzenleben. Leipzig 1922.
- W. BJERRUM N. : Die Theorie der alkalimetrischen und azidimetrischen Titrierung. *Ahrens Samml.* 1914.
- G. BONNIER : Influence de la lumière électrique continue sur la forme et la structure des plantes. *Rev. gén. d. bot.* 1895, 241-289-332-409.
- J. BRAUN : Les Cévennes méridionales. Genève 1915.
- W. CLARK. A. HAUSFIELD : The determination of hydrogenions. Baltimore 1922.
- F. CZAPEK : Biochemie der Pflanzen. 1915 **I**, 693.
- H. FITTING : Untersuchung über die Aufnahme von Salzen in die lebenden Zelle. *Jahr. f. wiss. Bot.* 1915, **56**, 1-63.
- H. FITTING : Untersuchung über isotonische Koeffizienten und ihren Nutzen für Permeabilitätsbestimmungen. *Jahr. f. wiss. Bot.* **57**, 553-609.
- A. GROB : Beiträge zur Anatomie der Epidermis der Gramineenblätter. *Bibl. Botanica* 1896, **33**, 1-122.
- G. HABERLANDT : Zur Physiologie der Zellteilung. *Sitz. Ber. preuss. Akad. d. Wiss.* 1921, **I**, 221-235.
- G. HABERLANDT : Über experimentelle Erzeugung von Adventivembryonen bei Oenothera lamackiana. *Sitz. Ber. preuss. Akad. d. Wiss.* 1921, **2**, 695-725.
- G. HABERLANDT : Die Entwicklungerregung der parthenogenetischen Eizellen von Marsilia Drummondii A. Br. *Sitz. Ber. preuss. Akad. d. Wiss.* 1922, 4-15.
- E. HACKEL : Gramineae, dans A. ENGLER und K. PRANTL. Die natürlichen Pflanzfamilien. 1889, **II**, 6. Abt., 77.
- E. HAMANN : Weitere Studien über das Pollentoxin. *Bioch. Zeit.* 1912, **46**, 158.
- B. HANSTEEN CRANNER : Über das Verhalten der Kulturpflanzen zu den Bodensalz. *Jahr. f. wiss. Bot.* **53**, Heft 4.
- HENRY : Traité de chimie physique. Paris.
- H. HYLIN : Pollenbiologisches Studium in nördlichem Schweden. *Archiv. f. Bot.* **15**, Heft 17.
- G. KLEBS : Über die Blütenbildung von Sempervivum. *Flora* 1918, **II**, **12**, 128-151.
- B. LIDFORSS : Die Reservestoffe des Anemophilen Pollens. *Jahr. f. wiss. Bot.* 1899, **33**, 292-312.
- W. LUDI : Die Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentals und ihre Sukcession. 1921.
- L. MICHAELIS : Praktikum der Physikalischen Chemie. 1921, 121-152.
- H. MOLISCH : Zur Physiologie des Pollens. *Sitz. Ber. d. Akad. d. Wiss.* 1893, **52**, 243-447.
- R. NORDHAGEN : Vegetationsstudien auf Insel Utsire im westlichen Norwegen.
- C. H. OSTENFELD : The Land-Vegetation of the Faeröes. *Bot. of the Faröes.* 1901-1908, 952-956.
- O. PENZIG : Pflanzenteratologie 1922.
- M. PFUND : Der Einfluss der Luftfeuchtigkeit auf die Lebensdauer des Blütenstaubes. *Jahr. f. wiss. Bot.* 1910, 1-38.
- O. RENNER : Zur Biologie und Morphologie der männlichen Haplonten einiger Oenotheren. *Zeit. f. Bot.* 1919, **II**, 305-380.
- C. SCHELLENBERG : Dans C. SCHRÖTER. Das Pflanzenleben der Alpen. 1908, 395-306.
- C. SCHRÖTER : Das Pflanzenleben der Alpen. 1908, 299-311.
- C. SCHRÖTER und F. STEBLER : Untersuchung über den Einfluss der Düngung auf die Zusammensetzung der Grasnarbe. *Land. Jahr. d. Schweiz.* 1887, 113-116.
- C. SCHRÖTER und F. STEBLER : Das Borstgras. *Landw. Jahrb. d. Schweiz.* **II**, 1888, Seite 139.
- W. SMITH : The distribution of Nardus stricta in relation to peat. *Journal of Ecology*. 1918, **1**.
- G. TISCHLER : Untersuchungen über den Stärkegehalt des Pollens. *Jahrb. f. wiss. Bot.* Bd. 47, 1910, Seite 219-242.
- A. TSCHIRCH : Beiträge zu der Anatomie und dem Einrollungsmechanismus einiger Grasblätter. *Jahr. f. wiss. Bot.* 1882, **13**, 293.
- S. P. L. SØRENSEN : Über die Messung und die Bedeutung der Hjonen Konzentration bei enzymatischen Prozessen. *Bioch. Zeit.* 1909, **21**, 131. **22**, 352.
- A. VOLKART und O. KIRCHNER : Gramineae. Lebensgeschichte der Blüten pflanzen. **I**, **II**, 47.
- E. WARMING : Botany of the Faeröes. 952.

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
PRÉFACE	245
GÉNÉRALITÉS	247
I. PHYSIOLOGIE	251
1. Cultures en solutions nutritives	252
a) Influence des solutions Pfeffer, V. d. Crone et V. d. Crone modifiée	252
b) Influence de la teneur en nitrates, du degré d'acidité et de la concentration des solutions	253
c) Cultures en solutions titrées	263
d) Cultures sur terres humiques ou calcaires	278
2. Influence de l'éclairage électrique sur le développement des inflorescences	282
3. Influence comparée de la lumière et de la chaleur sur le développement des inflorescences	292
4. Etude sur la germination des semences	293
a) Influence de la lumière, de l'obscurité et de la température	295
b) Influence de l'altitude.	296
II. MORPHOLOGIE ET ANATOMIE	300
1. Généralités	300
2. Les racines	301
3. Le rhizome	306
4. Les feuilles	307
5. Anomalies	313
III. EMBRYOLOGIE.	315
1. Développement de l'androcée	315
2. Pouvoir germinatif du pollen	319
3. Développement du sac embryonnaire	323
IV. CONCLUSIONS GÉNÉRALES	326