

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
Kapitel:	I: Physiologie
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: 14.01.2026

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

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

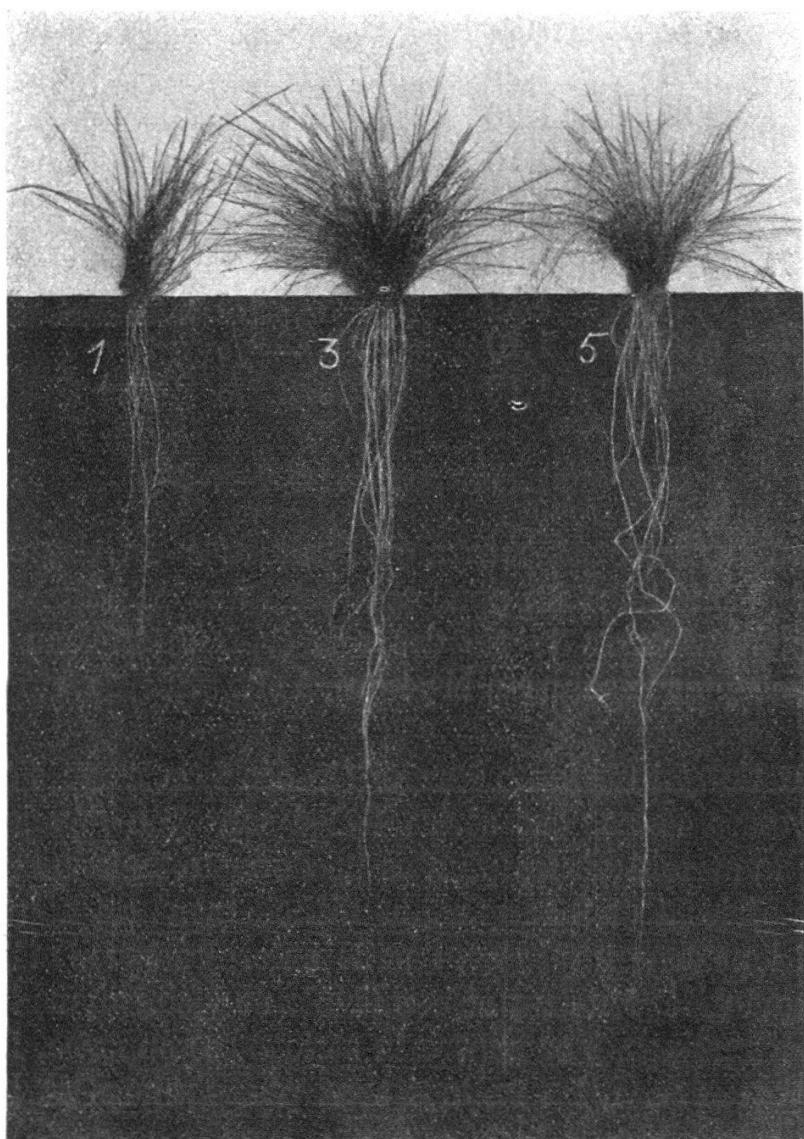


Fig. 1. — Développement des séries 1-3-5 à la fin de l'expérience.

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

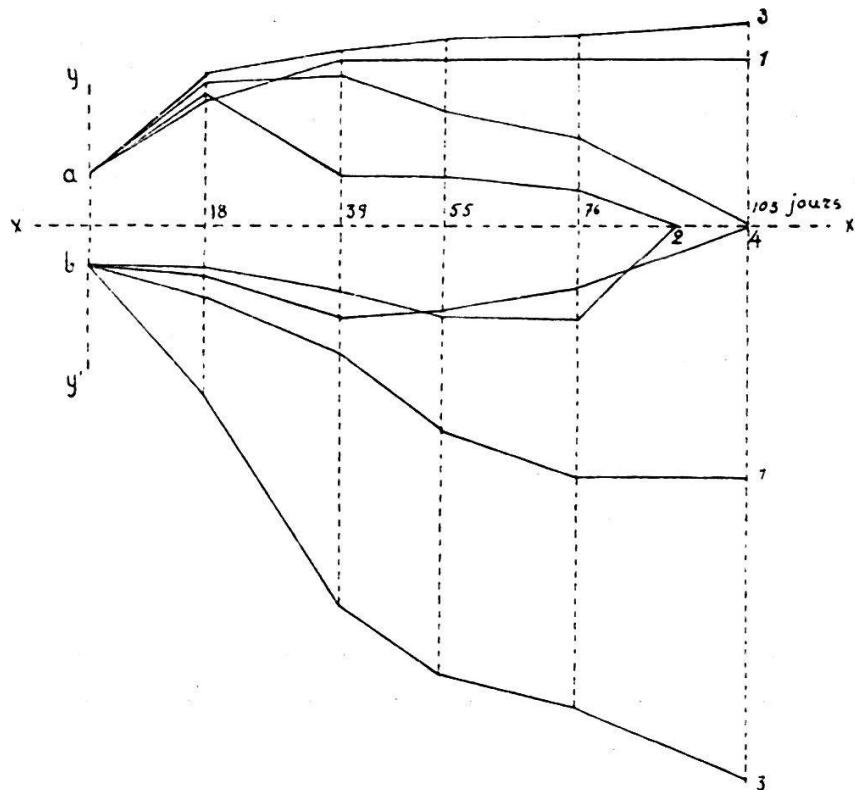


Fig. 2. — Graphique représentant le développement des feuilles et des racines du Nardus dans les quatre premières séries ; a = longueur des feuilles ; b = longueur des racines au début de l'expérience.

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.

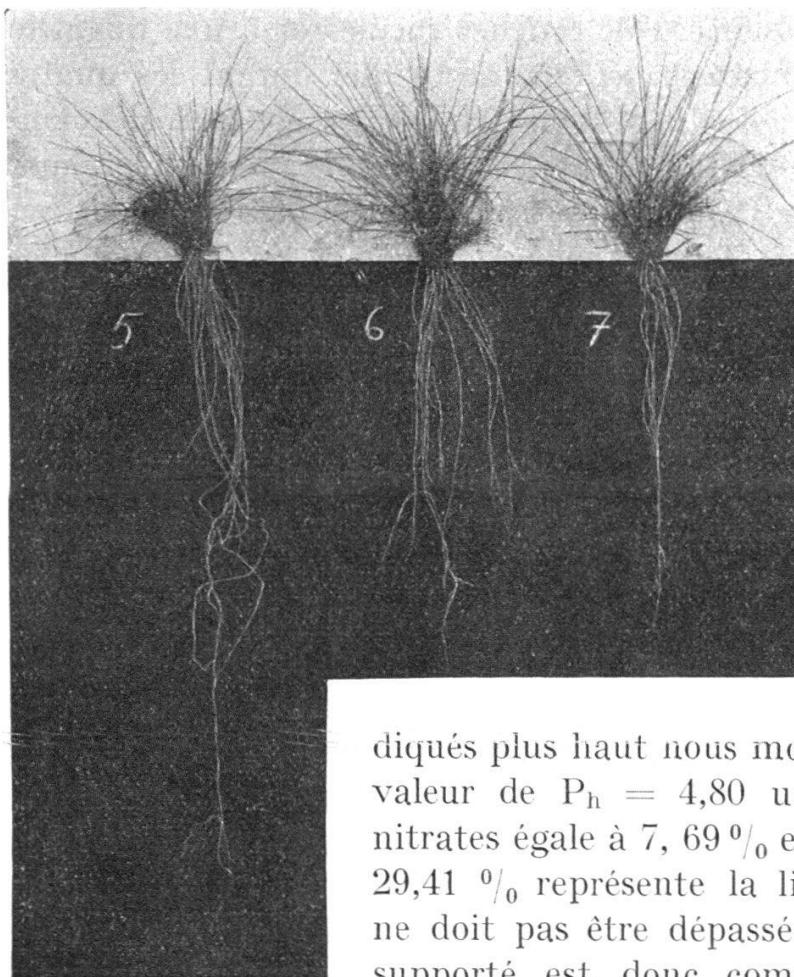


Fig. 3. — Développement des séries 5-6-7 à la fin de l'expérience.

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 déperissent ; 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

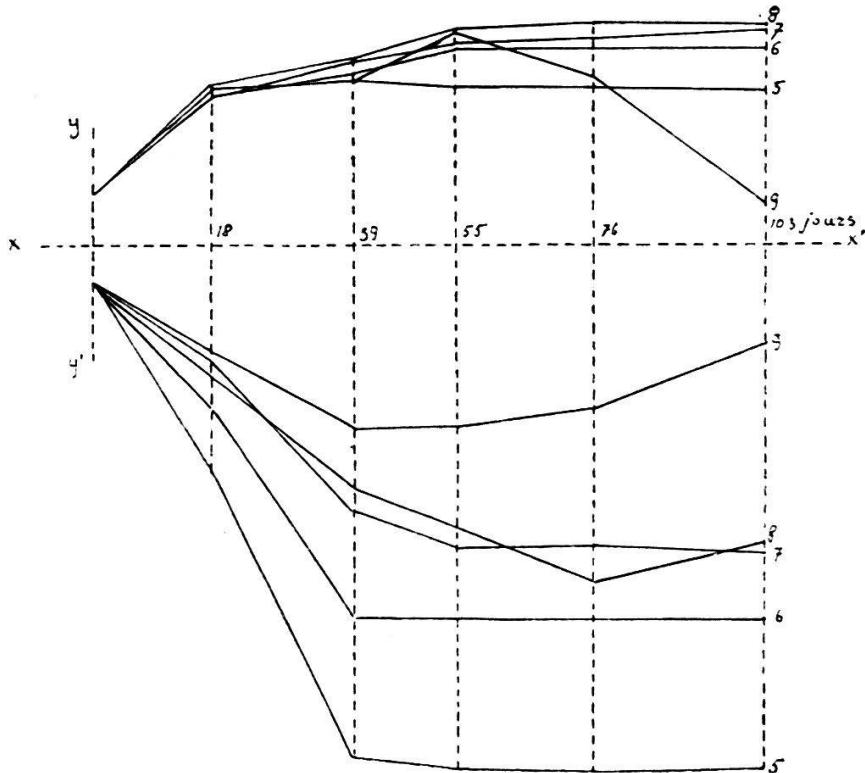


Fig. 4. — Graphique représentant le développement des feuilles et des racines du Nardus dans les solutions 5-6-7-8-9.-

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

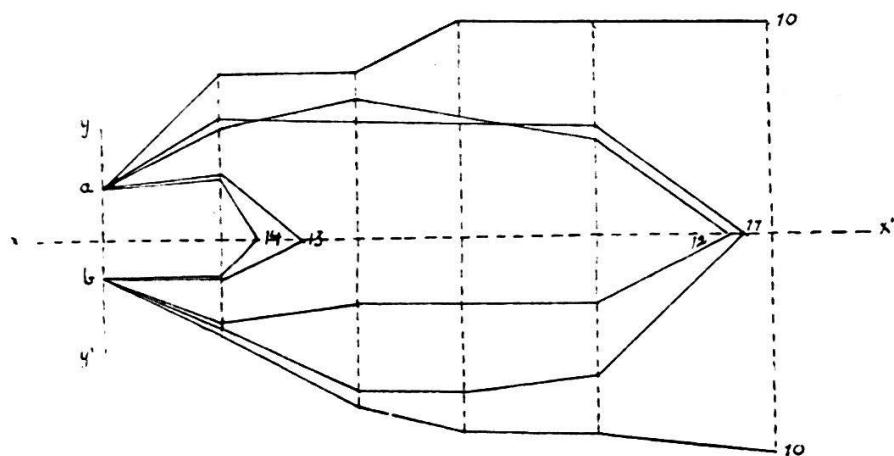


Fig. 5. — Représentation graphique du développement des séries 10-11-12-13-14.

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

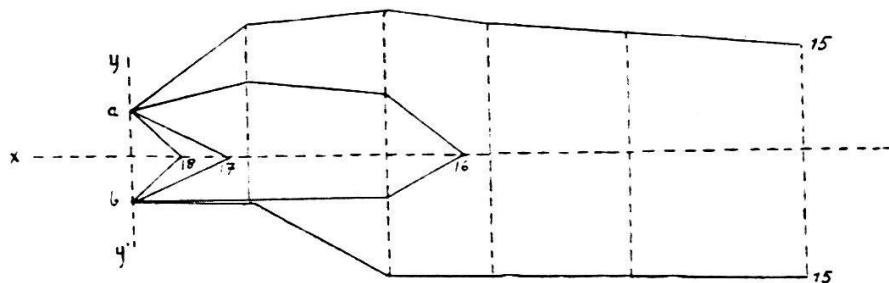


Fig. 6. — Représentation graphique du développement des séries 15-16-17-18.

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

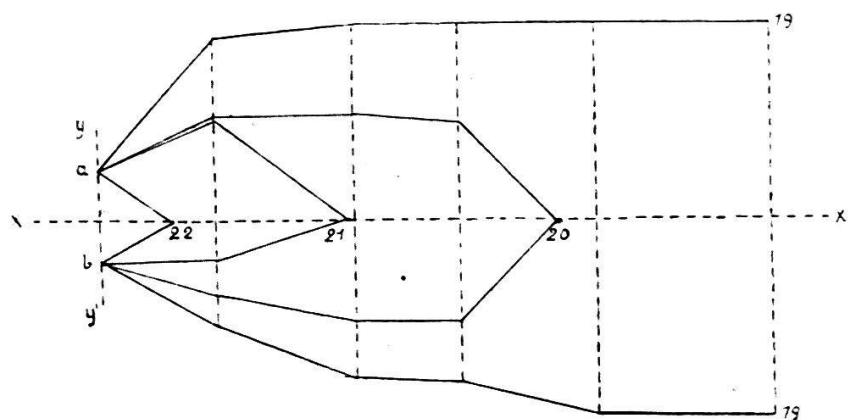


Fig. 7. — Représentation graphique du développement des séries 19-20-21-22.

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-

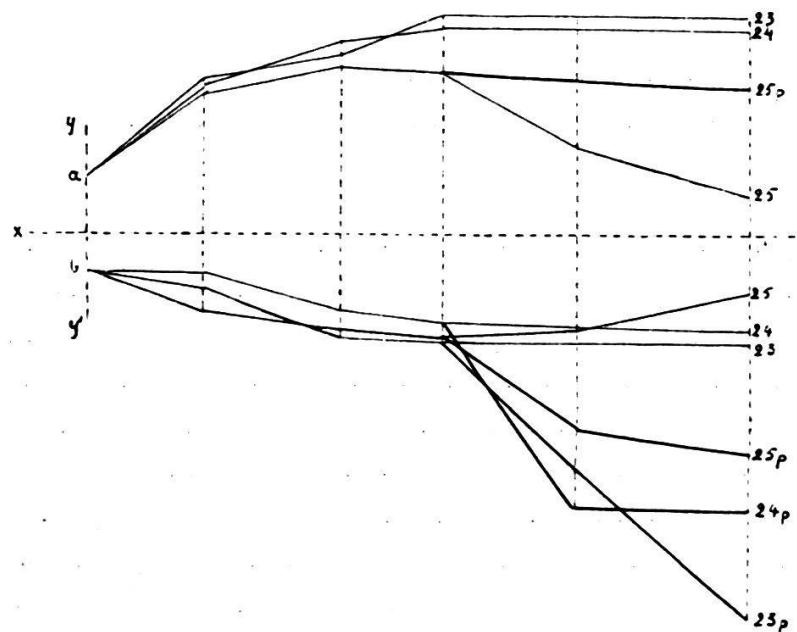


Fig. 8. — Graphique représentant le développement des séries 23, 24, 25, et 23p, 24p, 25p.

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

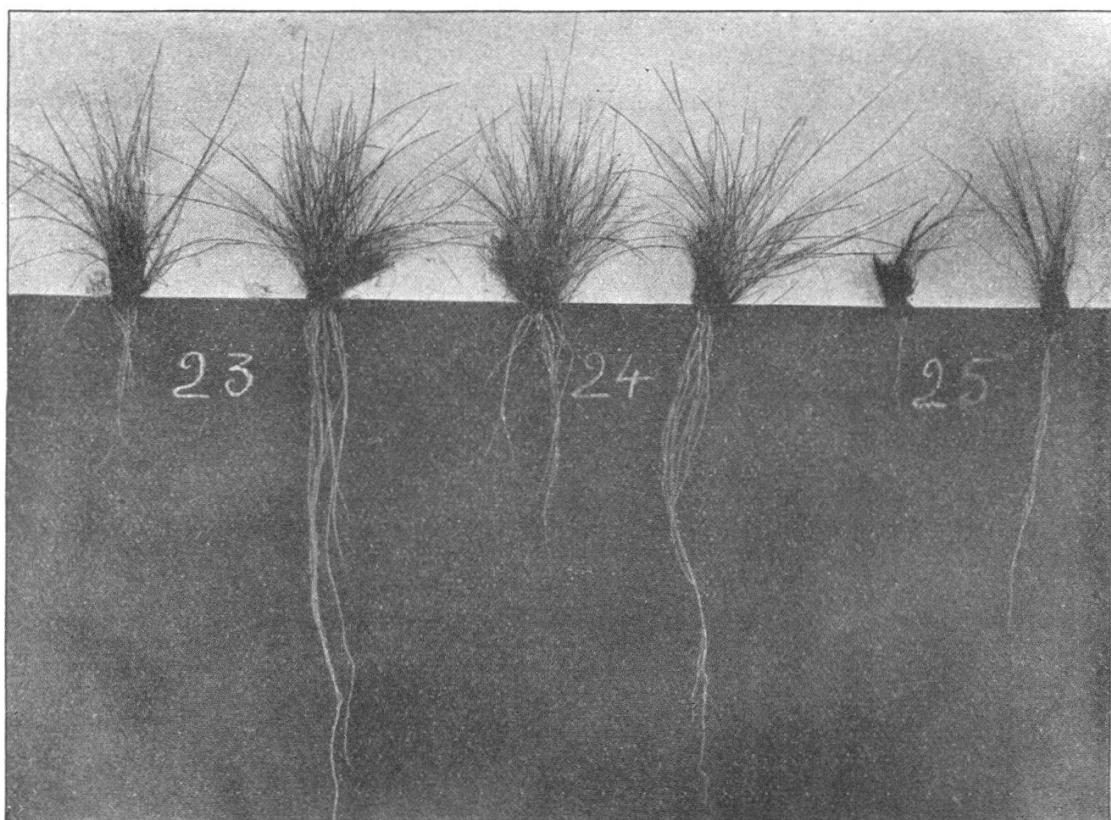


Fig. 9. — 23 : à gauche $p = 5,45$ nitrates $27,27 \%$
 à droite $p = 3,16$ » $27,27 \%$
 24 : à gauche $p = 5,85$ » $45,45 \%$
 à droite $p = 3,38$ » $45,45 \%$
 25 : à gauche $p = 6,10$ » $72,72 \%$
 à droite $p = 4,00$ » $72,72 \%$

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

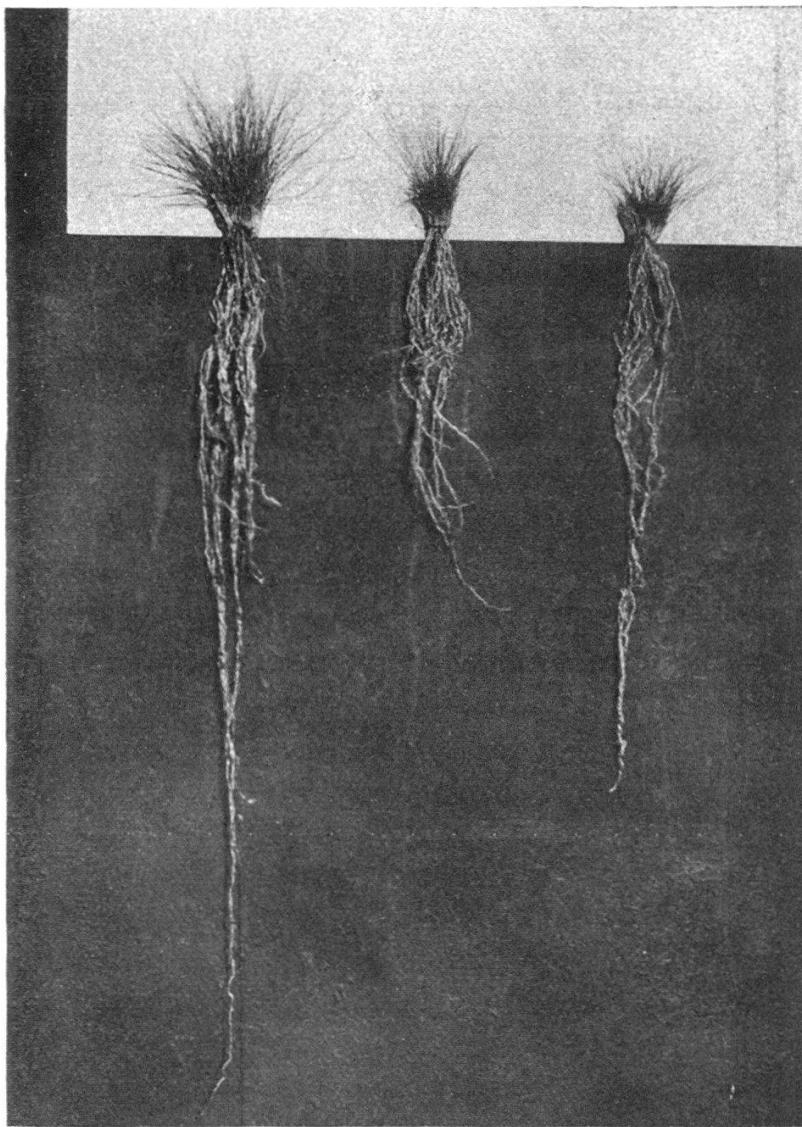


Fig. 10. 26 : sans calcaire ; 27 : calcaire plus humus ; 28 : calcaire.

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

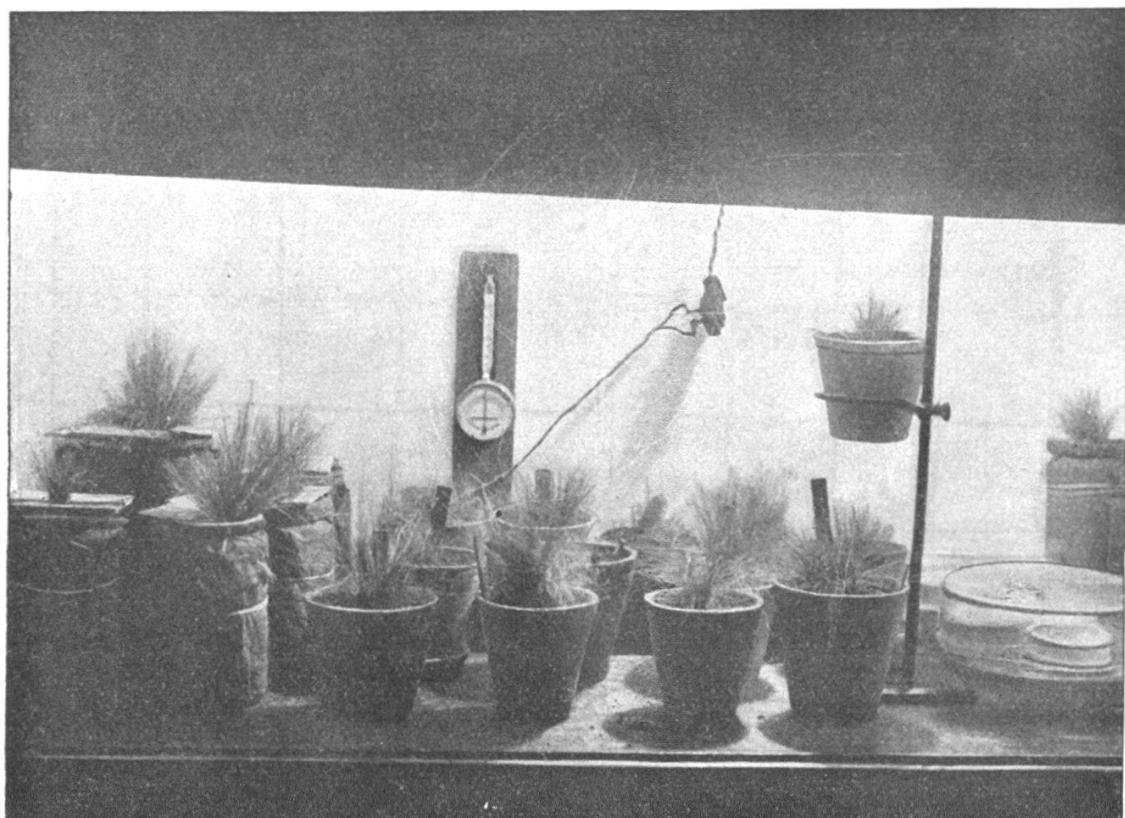


Fig. 11. — Plantes de *Nardus stricta* soumises à un éclairage de 2000 bougies.

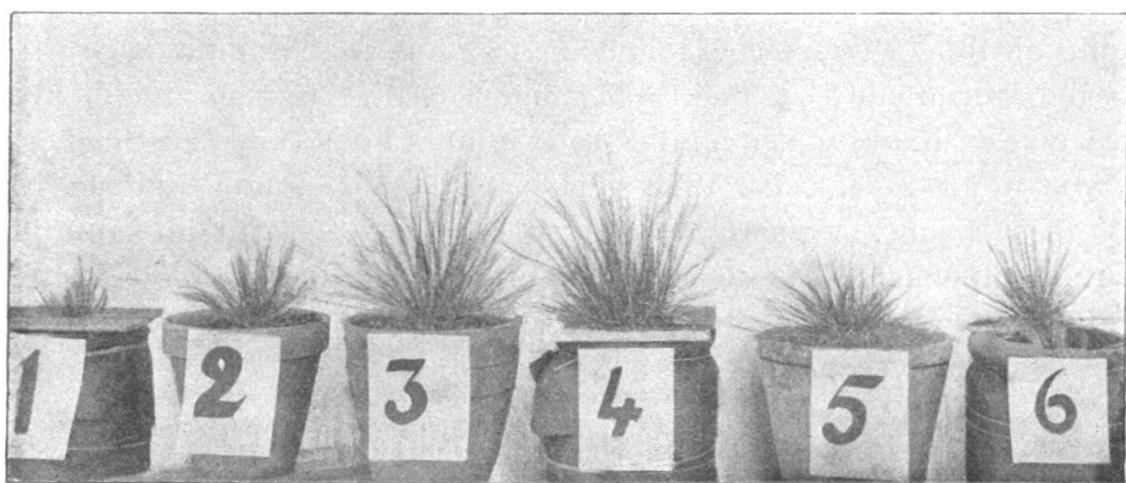


Fig. 11 bis. — Développem^t d'une partie des plantes 25 j. après le début de l'expérience.

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

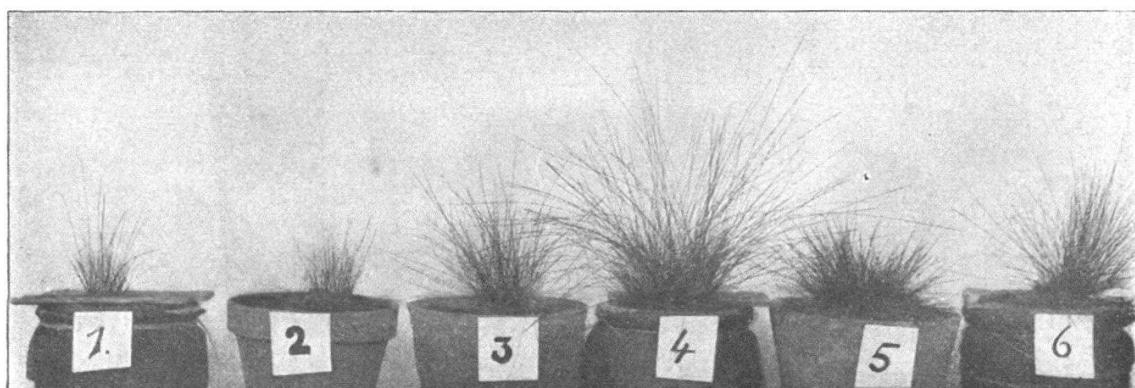


Fig. 12. — Développement des mêmes plantes 75 jours après le début de l'expérience.

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

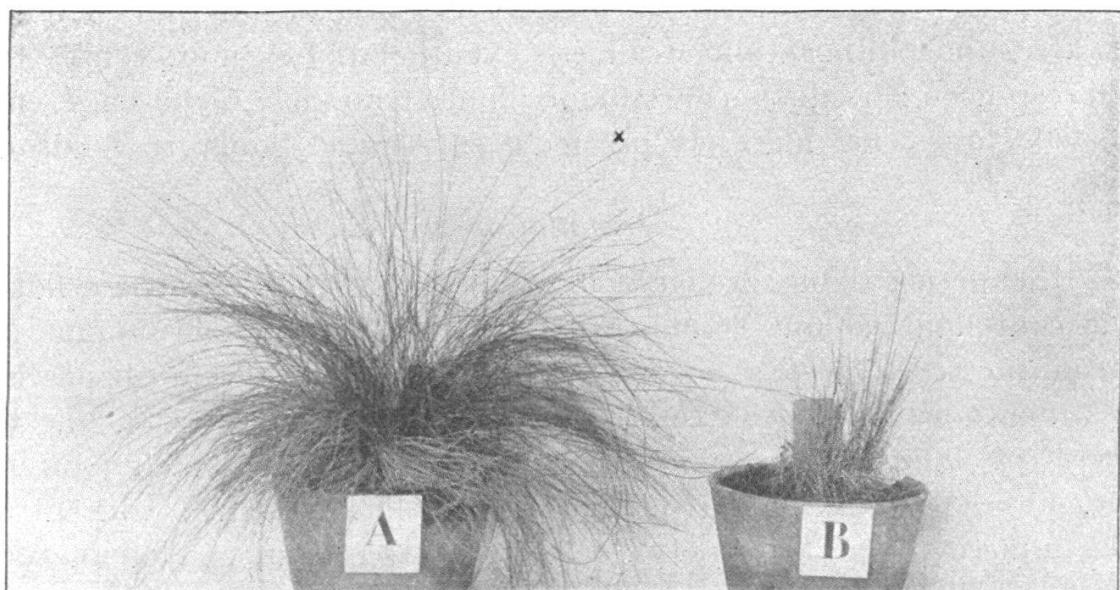


Fig. 14. — A Plante de *Nardus* placée sous une lampe de 2000 bougies pendant 130 jours et représentant 15 inflorescences.
B Plante témoin, n'ayant aucune fleur.

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.
