

ANNALES
DE LA
SOCIÉTÉ LINNÉENNE
DE LYON

Année 1911

—
(NOUVELLE SÉRIE)
—

TOME CINQUANTE-HUITIÈME

LYON
H. GEORG, LIBRAIRE-ÉDITEUR
36, PASSAGE DE L'HOTEL-DIEU
MÊME MAISON A GENÈVE ET A BALE

—
1911

LE PROBLÈME DE L'ÉDAPHISME

(Rapports trophiques et géographiques
des Plantes avec le Sol)

RÉCENTS TRAVAUX DES BOTANISTES ITALIENS

EXPOSÉ DES MÉMOIRES DU D^r GIUSEPPE GOLA

PAR

CLAUDIUS ROUX
Docteur ès sciences

AVANT-PROPOS

Depuis la publication de notre ouvrage sur les *Rapports des plantes avec le sol* (1), cette question, si importante au double point de vue de la biologie végétale et de la géographie botanique, n'a cessé d'être à l'étude ; dès avant 1900, et surtout dans les années qui suivirent, les botanistes italiens s'y étaient attachés ; un certain nombre d'entre eux firent connaître, par des mémoires intéressants, le résultat de leurs recherches, en particulier le D^r Giuseppe GOLA, de l'Institut botanique de Turin, qui s'est rapproché le plus de la solution du problème en s'appliquant à l'étude des solutions ou liquides circulant dans le sol plutôt qu'à l'étude du sol lui-même.

Nous croyons donc utile, pour compléter et mettre au point notre propre ouvrage devenu insuffisant, d'appeler l'attention

(1) *Traité historique, critique et expérimental des rapports des plantes avec le sol et de la chlorose végétale*, par Cl. ROUX, avec une Préface de M. le D^r Ant. MAGNIN, doyen de la Faculté des sciences et directeur de l'Institut botanique de Besançon, 1 vol. in-8 de xxii-469 pp., avec 1 tableau et 21 pl. h. texte, Paris et Montpellier, 1900.

des savants français sur ces travaux récents de leurs collègues italiens ; nous insisterons principalement sur les très originaux et très importants mémoires du D^r GOLA. Nous prions ce distingué botaniste — qui a bien voulu nous donner des renseignements bibliographiques et nous autoriser à publier (1) la traduction résumée de ses recherches — de trouver ici l'expression de nos félicitations pour ses belles études et de nos remerciements pour son amabilité.

(1) Avec l'agrément de M. le professeur R. PIROTTA, directeur des *Annali di Botanica*, dans lesquelles ont paru les mémoires du D^r GOLA.

PREMIÈRE PARTIE

BIBLIOGRAPHIE CHRONOLOGIQUE DES TRAVAUX ITALIENS

RELATIFS A L'ÉDAPHISME

1830. LAMBRUSCHINI (R.). — Etudes publiées dans *R. Accademia dei Georgofili*, Firenze, 1830.
1844. CESATI (V.). — *Saggio sulla geografia botanica e su la flora della Lombardia*, Milano, 1844.
1874. PAGLIA (E.). — *Valli Salse di Sermide nel Mantovano* (Atti. Soc. Ital. Scienze Nat., vol. XVII).
1878. PARLATORE (Ph.). — *Etudes sur la géographie botanique de l'Italie*, Paris, 1878.
1886. SESTINI (F.). — *Dei singolari meriti di Giuseppe Gazzeri*, Pisa, 1886.
1888. MACCHIATI (L.). — *Contribuzione alla flora del gesso* (N. Giorn. Bot. Ital., t. XX, 1888).
1891. MACCHIATI (L.). — *Seconda contribuzione alla flora del gesso* (N. Giorn. Bot. Ital., 1891).
1893. BALDACCI (A.). — *La stazione delle « Doline »*. Studi di Geografia botanica sul Montenegro e sugli altri paesi finitimi (Nuovo Giornale Botan. Ital., n. ser., 1893, Firenze).
1894. CRUGNOLA (G.). — *La Vegetazione del Gran Sasso d'Italia*, Teramo.
1895. NICOTRA (L.). — *Influenza del calcare sulla vegetazione* (Malpighia, t. IX, 1895).
1896. UGOLINI (U.). — *Sulla Flora della Valtrompia, note di Geografia botanica* (Commentari dell'Ateneo di Brescia pel 1896, Brescia).
1897. BALDACCI (A.). — *Del posto che occupa in geografia botanica la flora del Bolognese e dell' Emilia* (Annali della Soc. Agraria di Bologna, 1897, Bologna).

1897. BRIZI (U.). — *Studi della Flora briologica del Lazio* (Malpighia, vol. XI, 1897).
1898. DELPINO (F.). — *Studi di geografia botanica secondo un nuovo indirizzo* (Mem. R. Accad. delle Scienze di Bologna, ser. V, t. VII, 1898).
1898. SABBADINI (A.). — *Saggio sulla distribuzione geografia dei vegetali nel distretto di Spilimbergo*, Padova, 1898.
1899. SESTINI (F.). — *Il terreno agrario* (in N. Enciclopedia agraria Italiana, parte III, Torino, 1899).
1899. UGOLINI (U.). — *Nota preliminare sulla flora degli Anfiteatri morenici del Bresciano* (Comment. d. Ateneo di Brescia, 1899).
1899. UGOLINI (U.). — *Flora degli anfiteatri morenici del Bresciano* (id. 1899).
1900. SOMMIER (S.). — *L'Isola del Giglio e la sua Flora*, Torino.
1900. UGOLINI (U.). — *Appendice alla flora degli Anfiteatri morenici* (Id. 1900).
1900. FERRARIS (T.). — *Florula crescentinese e delle colline del Monferrato* (Nuovo Giorn. Bot. ital., 1900. Firenze).
1900. VACCARI (L.). — *La Continuatà della Flora delle Alpi Graie intorno al M. Bianco* (Nuovo Giornale Bot. Italiano, n. ser., 1900, Firenze).
1901. VACCARI (L.). — *Flora cacuminale delle Valle d'Aosta* (Id. 1901).
1901. BACCARINI (P.). — *Appunti sulla Vegetazione di alcune parti della Sicilia orientale* (N. Giorn. Bot. Ital., N. Ser. VIII). P
1901. BÉGUINOT (A.). — *La Flora dei depositi alluvionali del Basso Corso del Fiume Tevere* (N. Giorn. Bot. Ital., N. Ser. VIII).
1901. UGOLINI. — *Esplorazioni botaniche in Val Sabbia* (Commentarii dell'Ateneo di Brescia, 1901).
1901. LORENZI (A.). — *Prime note fitogeografiche sulla flora dell' anfiteatro morenico del Tagliamento e della pianura friulana* (Malpighia, a. XV, fasc. I, 1901, Genova).

1901. CAVARA (F.). — *La Vegetazione della Sardegna meridionale* (N. Giorn. Bot. Ital., N. Ser. VIII).
1902. CAVARA (F.). — *Ricerche crioscopiche sui vegetali* (Rendic. Congr. naz. botan. di Palermo, 1902).
1902. BÉGUINOT (A.). — *L'Arcipelago Ponziano e la sua flora* (Boll. Soc. Bot. ital., 1902).
1902. SOAVE (M.). — *Chimica Vegetale e Agraria*, Torino, 1902.
1903. FARNETI (R.). — *Aggiunte alla flora pavese e ricerche sulla sua origine* (Atti d. Ist. Bot. dell' Univers. di Pavia, 1903).
1903. FERRARIS (T.). — *Florula crescentinese e delle collina del Monferrato* (Nuovo Giorn. Bot. Ital., 1903).
1903. SANNA (A.). — *Influenza del sale marino sulle piante* (Staz. Sper. Agr., t. XXVIII, 1903).
1903. VACCARI (L.). — *La Flore de la Serpentine, du Calcaire et du Gneiss dans les Alpes Graies orientales, Aoste, 1903. — Un Coin ignoré dans les Alpes Graies* (Bull. de la Fl. val., t. I).
1903. SOMMIER (S.). — *La Flora dell' Arcipelago Toscano* (N. Giorn. Bot. Ital., N. Ser., vol. X).
1903. MARCHESSETTI (G.). — *Appunti sulla flora egiziana* (Atti del museo civico di Storia naturale di Trieste, vol. IV, serie nuova, 1903).
1903. BÉGUINOT (A.). — *Contribuzione alla Briologia dell' Arcipelago Toscano* (N. Giorn. Bot. Ital., N. Ser., vol. X).
1904. BÉGUINOT (A.). — *Saggio sulla flora e sulla fitogeografia dei colli Euganei* (Mem. d. Soc. Geogr. Ital., 1904).
1904. BÉGUINOT (A.). — *Risultati principali di una campagna botanica sui Colli Berici* (Boll. Soc. Bot. It., 1904).
1905. BÉGUINOT (A.). — *Notizie intorno a due colonie eterotipiche della flora Montovana* (Atti d. Accad. Scient. Veneto-Trentina-Istria, 1905).
1905. BÉGUINOT (A.) et TRAVERSO (G.-B.). — *Ricerche intorno alle arboricole della Flora italiana* (Nuovo Giorn. Bot. Ital., N. Ser., vol. XII).
1905. CASU (A.). — *Contribuzione allo studio della flora delle Saline di Cagliari* (Annali di Botanica, vol. II, fasc. III, 1904).

1905. CAVARA (F.). — *Risultati di una serie di ricerche crioscopiche sui Vegetali* (Palermo Contrib. Biolog. Veget.).
1905. LOPRIORE (G.). — *Studi comparativi sulla Flora lacustre della Sicilia*, Catania, 1905).
1905. PONZO (S.). — *La Flora psammofila del litorale di Trapani* (Il Naturalista siciliano, ann. XVII, pp. 19, Palermo, 1905).
1905. GORTANI (L.). — *Flora Friulina*, Udine.
1905. BÉGUINOT (A.). — *La Vegetazione delle isole ponziennes e napolitane. Studio bio-geografico e floristico* (Ann. di Bot., vol. III, con una carta, Roma, 1905).
1905. ZODDA (G.). — *Sulla Vegetazione del Messinese ; saggio di ecologia botanica* (Mem. R. Acc. degli Zelanti in Acireale, classe di Scienze, ser. III, vol. III, 1905).
1905. GOLA (G.). — *Ricerche sui rapporti tra i tegumenti seminaux et la solution saline* (Ann. di Bot. del prof. PIROTTA, 1905).
1905. GOLA (G.). — *Studi di rapporti tra la distribuzione delle piante et la constitution fisico-chimica del suolo* (Annali di Botanica, vol. III, fasc. III, Roma, 1905). Mémoire traduit ci-après.
1905. NEGRI (G.). — *La Vegetazione della Collina di Torino* (Accad. reale di Scienze di Torino, 1905).
1905. NEGRI (G.). — *La Vegetazione delle Colline di Crea* (Id., 1906).

Dans ce dernier travail du docteur NEGRI, nous signalons l'intéressante répartition, que nous reproduisons ci-après, des plantes de Crea en dix-huit associations ou stations :

Associations établies sur les terrains influencés d'une manière continue, directe ou indirecte par l'homme.	Stations culturales.	Association des plantes :	1. Des champs cultivés.
			2. Des moissons.
	Stations rudérales.	Association des plantes :	3. Des prairies.
			4. Des haies.
			5. Des rues et chemins.
			6. Des murailles.
			7. Des décombres.

Associations établies sur les terrains à l'état naturel et constituées par la plus grande partie des espèces qui ne sont pas d'introduction récente.	Stations à sols secs occupées par les associations des plantes xérophiles.	}	8. Ombrophobes revêtant discontinuellement un terrain sableux.
			9. Revêtant un terrain argileux.
	Association des plantes :	}	10. Des prés secs.
			11. Des buissons et bruyères xérophiles.
	Stations à sols frais occupées par les associations des plantes microthermes.	}	12. Des bois à feuillus xérophiles.
			13. Des broussailles à mésophytes.
	Association des plantes :	}	14. Des bois à feuillus mésophytes.
			15. Des prés marécageux.
	Stations à sol humide occupées par les associations des hygrophytes.	}	16. Des bords des étangs.
			Association des plantes :
Stations à sol constamment recouvert d'eau.	}	17. Immergées.	
		Association des plantes :	
			18. Nageantes.

A la fin de son mémoire, NEGRI donne la liste des espèces spontanées et subspontanées des collines de Crea, en faisant suivre le nom de chacune d'elles d'un signe placé dans une des dix-huit colonnes qui correspondent aux dix-huit associations du tableau ci-dessus. Cette méthode d'établir, pour chaque flore locale, un tableau des associations et d'y ranger les espèces, mériterait d'entrer dans la pratique courante. Les catalogues, soi-disant *raisonnés*, qui ne sont souvent qu'une simple et peu utile énumération des espèces, y gagneraient beaucoup en intérêt.

1906. NEGRI. — *Le Stazioni di piante microterme della pianura torinese* (Atti Congresso dei Naturalisti italiani, Milano, 1906).
1906. NEGRI (S.). — *Sulla Flora briologica della Penisola Sorrentina* (Atti R. Acc. Scienze Torino, vol. XLI).
1906. CASU (A.). — *Ricerche biochimiche sulla Salsola Tragus* (Biologica, vol. II).
1906. BÉGUINOT (A.). — *Appunti fitogeografici sul M. Conero di Ancona* (Rivista Ital. di Scienze Naturali, anno XXVI, p. 32-41, Siena, 1906).
1906. COZZI (C.). — *Sulla Flora arboricola del gelso* (Atti Soc. Ital. Sc. Nat., XLIV, 1906).

- 1905-1907. UCOLINI (U.). — *Contributo alla Florula arboricola della Lombardia e del Veneto* (Comm. Ateneo di Brescia, 1905 ; Secondo Contributo, etc., Id., 1907).
1907. MORTEO (E.). — *Flora alluvionale di un tretto del Torrente Orba negli anni 1904-1906* (Malpighia, t. XX, Genova, 1907).
1907. PAVARINO (L.-G.). — *Intorno alla Flora del Calcare e del Serpentino nell' Appennino Bobbiese* (Atti Istit. Bot., Pavia, ser. II, t. XII).
1907. BÉGUINOT (A.). — *Le attuali conoscenze sulla Flora lagunare ed i problemi che ad essa si collegano* (In *Ricerche lagunari* pubbl. dal R. Ist. Ven.).
1907. BÉGUINOT (A.). — *La Vegetazione delle isole liguri di Galinaria, Bergeggi, Palmaria, Tino et Tinetto* (Annali Museo Civico di Storia Nat. Genova, ser. III. vol. III, Genova, 1907).
1907. CALESTANI (V.). — *La Vegetazione dei dintorni d'Orvieto* (Nuovo Giornale Botanico Italiano, vol. XVI, nuova serie, Firenze, 1907).
1907. CECCHETANI (A.). — *La Torbiera di Campotosto* (Annali di Botanica, t. VI, Roma, 1907).
1908. SOMMIER (S.). — *Le Isole Pelagie e la loro Flora* (App. al Boll. R. Orto Bot. Palermo, vol. V-VI-VII).
1908. FIORI (Adriano). — *Flora analitica d'Italia* (Introduzione geobotanica).
1908. PEGLION (V.). — *Colonie alofile e salsedine nei terreni del Ferrerese* (Staz. Sper. Agr. Ital., XLI).
1908. PAVARINO (G.-L.). — *Intorno alla Flora del Calcare e del Serpentino nell' Appennino Bobbiese. Seconda Contribuzione* (Atti R. Istit. Bot. Pavia, ser. II, vol. XIV).
1908. COZZI (C.). — *Le Arboricole del Salcio nell' Agro Abbiatense* (Atti Soc. Ital. Sc. Nat., XLVII, 1908).
- Nombreuses autres notes du même auteur, parues de 1902 à 1910, dans ces mêmes Actes.
1908. NEGRI (G.). — *Contributo alla briologia delle Isole Tremeiti* (Atti della R. Accad. delle Scienze di Torino, t. XLIII, 1908).

1908. PANEBIANCO (H.). — *Osservazioni sulla Flora marnicola dei Colli di Teolo negli Euganei* (Atti Accad. Sc. Veneto-Trentina-Istria, classe I, vol. V, Padova, 1908).
1908. PIROTTA (R.). — *La Chimica fisica e la Biologia* (Atti della Soc. Ital. per il progresso delle Scienze, II, Firenze, 1908).
1908. SOAVE (M.). — *Intorno al meccanismo di azione del gesso impiegato in agricoltura* (Ann. R. Accad. Agric., Torino, t. LI, 1908).
1908. VACCARI (A.). — *Osservazioni ecologiche sulla Flora dell' Arcipelago delle Maddalena (Sardegna)* (Malpighia, vol. XXII, Genova, 1908).
1908. VINASSA DE REGNY (P.). — *Sul comportamento dei minerali nel terreno* (Stazione sp. Agr. Ital., vol. XI, 1908). — *Geologia agraria*.
1909. BÉGUINOT (A.). — *Ricordi di una Escursione botanica nel versante orientale del Gargano* (N. G. Bot. It., N. ser. XVI, 1909).
1909. FINO (V.). — *Sui sali solubili contenuti nel terreno pliocenico dei dintorni di Canale* (Ann. R. Accad. Agric. Torino, LII, 1909).
1909. SOMMIER (S.). — *La Flora dell' Isola di Pianosa nel Mar Tirreno* (Nuovo Giorn. Bot. Ital., N. Ser., XVI).
1909. ZODDA (G.). — *Effetti del Terremoto del 28 dicembre 1908 sulla Vegetazione dei dintorni di Messina* (Boll. R. Orto Bot. Palermo).
1909. VACCARI (L.) et WILCKZEK (E.). — *La Vegetazione del versante meridionale delle Alpi Graie* (N. Giorn. Bot. It., XVI, n. ser., 1909).
1910. BADALLA (D^e L.). — *Lo svernamento di alcune piante sempre verdi nel clima del Piemonte* (Ann. di Bot., VIII, 1910).
1910. BÉGUINOT (A.). — *La Vegetazione delle Isole Tremiti e dell' Isola di Pelagosa* (Mem. della Soc. Ital. delle Scienze, serie III, t. XVI).

1910. BÉGUINOT (A.). — *Una escursione botanica nel littorale delle provincia di Ferrare* (Boll. Soc. Bot. Ital., 1910).
1910. NEGRI (G.). — *Appunti di una escursione botanica nell'Etiopia meridionale* (Annali di Botanica, vol. IX).
1910. CASU (A.). — *Lo Stagno di Santa Gilla (Cagliari) e la sua Vegetazione* ; parte I (Mem. R. Acc. Scienze Torino, ser. II, t. LXI) ; parte II (Mem. R. Acc. Scienze Torino, ser. II, t. LXII).
1910. MINIO (D^r Michelangelo). — *Sulla Flora alveale del fiume Piave* (Nuovo Giornale Botanico Italiana, n. serie, t. XVII, 1910).
1910. MONTEMABTINI. — *Sulla nutrizione e riproduzione nelle piante* (Atti Ist. Bot. Pavia, ser. II, vol. XIV, 1910).
1910. GOLA (D^r Giuseppe). — *Saggio di una teoria osmotica dell' edafismo* (Annali di Botanica, t. VIII, fasc. III, Roma, 1910).

Aux travaux ci-dessus énumérés, relatifs à la Botanique italienne, nous pourrions adjoindre quelques mémoires concernant les régions limitrophes de l'Italie ou écrits par des botanistes non italiens. Signalons seulement les deux suivants :

1881. CALLONI (S.). — *Notes sur la Géographie botanique du Tessin méridional*, 1881.
1903. PAMPANINI (Renato). — *Essai sur la Géographie botanique des Alpes et en particulier des Alpes sud-orientales* (thèse de l'Université catholique de Fribourg, 1903). Ce mémoire, conçu au point de vue purement phytostatique, est néanmoins très intéressant pour la géographie botanique, par le grand nombre d'espèces étudiées et par les très nombreuses cartes représentant la distribution de toutes ces espèces.

DEUXIÈME PARTIE

EXPOSÉ DES MÉMOIRES DU D^r GOLA SUR L'ÉDAPHISME

PREMIER MÉMOIRE

ÉTUDES SUR LES RAPPORTS ENTRE LA DISTRIBUTION DES PLANTES ET LA CONSTITUTION PHYSICO-CHIMIQUE DU SOL (1)

Dans son introduction, le docteur GOLA rappelle d'abord les travaux de ses devanciers, au point de vue notamment des propriétés absorbantes de la terre arable vis-à-vis des sels solubles qu'elle renferme : recherches de GAZZERI et LAMBRUSCHINI (2), vers 1830, de WAY, de LIEBIG, et, enfin, de VAN BEMMELEN. Les études que ce dernier savant a poursuivies sans interruption, depuis 1877 jusqu'à 1910, ont porté presque exclusivement sur les phénomènes d'absorption des terres végétales (absorption des sels et de la vapeur d'eau par la silice gélatineuse et les autres substances colloïdes du sol) et ont une importance considérable, non seulement au point de vue strictement scientifique de la chimie physique, mais aussi au point de vue agronomique (3).

(1) Nous devons la plus grande partie de cette traduction à l'extrême obligeance d'un de nos anciens élèves, actuellement professeur à l'Institut technique de Mérode à Rome, le Frère PAUL-FRANÇOIS ; nous le prions d'accepter ici l'assurance de notre profonde gratitude. Nous ne reproduisons pas *in extenso* la traduction du mémoire de GOLA ; l'introduction a été résumée, et quelques passages, les moins utiles aux lecteurs français, ont été omis ou écourtés. Le D^r GOLA ayant revu lui-même nos épreuves, notre exposé peut donc être considéré comme fidèle à la pensée de l'auteur.

(2) Pour les indications et références bibliographiques, se reporter au paragraphe précédent.

(3) VAN BEMMELEN, professeur à l'Université de Leyde depuis 1872, est né

Puis, après avoir bien voulu citer notre ouvrage de 1900, auquel il renvoie ses lecteurs pour ce qui concerne la partie historique et bibliographique, le D^r GOLA, faisant précisément remarquer que le sol n'influe pas uniquement par la composition chimique et les propriétés physiques de son squelette siliceux ou calcaire, mais aussi par les substances, soit solubles, soit colloïdales, qu'il contient et qui y circulent, commence l'exposé des recherches qu'il a entreprises dans ce dernier sens, sous la direction du professeur MATTIROLO. La division de son mémoire est la suivante :

I. *Propriétés physico-chimiques du sol.*

Généralités.

A. Rapports des solutions circulant dans le sol avec sa constitution chimique.

B. Rapports des solutions du sol avec ses conditions physiques.

C. Influence du revêtement végétal ancien ou contemporain.

II. *Comment la composition chimique du terrain influe-t-elle sur les plantes?*

III. *Les associations végétales et les solutions du sol.*

IV. *Recherches expérimentales sur les solutions du terrain.*

V. *Expériences sur la germination des plantes dans des solutions salines à concentrations variées.*

VI. *Conclusions.*

I

PROPRIÉTÉS PHYSICO-CHIMIQUES DU SOL

Les corps qui, dans le sol, sont capables, dans des conditions déterminées, de prendre l'état colloïdal, soit celui d'hydrosol ou plus fréquemment celui d'hydrogèle, ne sont pas nombreux (1) : il y a, tout d'abord, parmi les substances organiques, les composés humiques, et parmi les substances inorga-

le 3 novembre 1830. L'Université de Leyde vient de célébrer solennellement le quatre-vingtième anniversaire de la naissance du savant chimiste, à qui un volume jubilaire a été remis, renfermant soixante mémoires, presque tous relatifs aux substances colloïdales. Entre autres travaux de VAN BEMMELEN, on pourra consulter : *Die absorptions verbindungen und der Absorptionsvermögen der Ackererden* (Landw. Versuchstat, t. XXXV). — *Die Zusammensetzung der Ackererde* (Id., t. XXXVII). — *Die Absorption* (Zeitschr. f. anorganische Chemie, 1896, 1898, 1899).

(1) Cf. SESTINI, loc. cit. ; SOAVE, loc. cit. ; VAN BEMMELEN, loc. cit. ; HENRI et MEYER, *Nos connaissances sur les colloïdes* (Revue gén. des sciences, t. XV, 1904).

niques, les hydrates d'alumine, de fer, de manganèse, les silicates zéolithoïdes, la silice hydratée ou l'argile plus ou moins pure. Si quelques-uns de ces corps se trouvent rarement dans le sol en quantités suffisantes pour en modifier la nature au point de vue des plantes qu'il héberge, certains autres, comme l'argile et l'humus, peuvent former presque, à eux seuls, les éléments constitutifs d'un terrain. D'autre part, dans le sol lui-même il y a toute une série de corps non susceptibles, sous leur état habituel, de devenir par eux-mêmes colloïdaux, c'est-à-dire sans s'associer ou se combiner avec d'autres. Parmi ces derniers, on peut citer entre autres les nitrates, les sulfates, les phosphates, les chlorures de potassium et d'ammonium, et aussi, quoique rarement, de sodium (sauf naturellement dans les endroits salés), les composés alcalino-terreux, tels que calcaire, plâtre, dolomie, carbonate et sulfate de magnésie, etc. Même parmi ceux-ci, il y en a qui, par suite de leur petite dose dans le sol, ont peu d'importance, mais les autres, par exemple les composés alcalino-terreux et le chlorure de sodium, ont souvent une importance semblable aux composés humiques et à l'argile, dans la détermination de la constitution fondamentale d'un terrain.

Jusqu'ici, parmi les éléments constitutifs du sol, j'ai énuméré tous les composés qui sont susceptibles d'être transportés dans le sol avec l'eau, à l'état de solution ou de pseudo-solution ; je néglige pour le moment ce qu'on est convenu d'appeler le squelette du sol, et, par suite, je ne parlerai pas non plus des composés siliceux tels que la silice anhydre et les silicates cristallins, incapables, comme tels, de prendre des propriétés colloïdales. Puisque, pratiquement, il n'existe guère dans la nature — et cela rendrait d'ailleurs toute végétation impossible — de terrain constitué uniquement de certains composés déterminés, absolument prédominants, de manière que celui-ci soit formé exclusivement de substances colloïdales ou cristalloïdes, il convient d'examiner les conditions que crée à la plante les mélanges en proportions variables, des corps ayant des propriétés différentes.

Les corps colloïdaux peuvent, comme on le sait, se présenter sous deux aspects distincts : les uns sont insolubles dans le

liquide dans lequel ils se sont formés (hydrogèles) ; les autres sont solubles, ou, mieux, sont dans un état tel que les molécules se trouvent en suspension dans le liquide, de manière à donner à celui-ci l'apparence d'une solution (hydrosols).

La forme soluble ou hydrosol du colloïde peut facilement devenir celle d'hydrogèle par des causes très variées, et souvent l'hydrogèle ainsi formé n'est plus capable de retourner à l'état d'hydrosol ; pour que cette précipitation se produise, il suffit de faire subir de légères modifications à l'état physique du liquide : l'élévation de température, la concentration, la congélation ou l'adjonction de traces de forts électrolytes. Comme on le voit, dans la nature, les causes qui déterminent la transformation des hydrosols en hydrogèles sont très fréquentes, pour ne pas dire constantes ; on n'est donc pas en droit de croire que les propriétés des corps colloïdaux à l'état d'hydrosol peuvent avoir quelque importance dans le sol.

Au contraire, les hydrogèles peuvent se trouver fréquemment dans le sol, soit par coagulation des hydrosols éventuellement formés, soit à la suite d'actions simplement physiques, comme celle de l'eau sur l'argile, ou chimiques, comme la décomposition des silicates ou la combinaison, par exemple, de l'acide phosphorique ou de certains phosphates avec des bases alcalino-terreuses ou avec des oxydes métalliques.

Et c'est précisément l'étude des hydrogèles que les recherches de VAN BEMMELEN ont eu spécialement pour objet ; c'est lui qui a exposé clairement les propriétés importantes qu'ils présentent, à savoir que, mis en présence de sels minéraux, des bases, des acides, etc., ils forment des agrégats intimes et des combinaisons non définies par les lois chimiques, auxquelles VAN BEMMELEN a donné le nom de combinaisons d'absorption.

Au milieu de ces combinaisons d'absorption, les *hydrogèles* sont capables d'extraire, de l'eau qui circule dans le sol, les sels qu'elle contient en dissolution, et de les fixer. Tous les sels ne sont pas capables d'être absorbés par les hydrogèles : par exemple, les nitrates ne le sont que faiblement ; intense est, au contraire, l'absorption des composés ammoniacaux. De plus, les hydrogèles qui déjà ont fixé certains sels déter-

minés, sont capables d'en absorber encore d'autres, avec lesquels ils peuvent éventuellement se trouver en présence.

Les sels ainsi absorbés par l'hydrogèle ne sont pas tous fixés à lui avec une égale stabilité ; il en est qui peuvent s'en séparer, d'autres, au contraire, forment avec lui des composés plus stables, de véritables combinaisons chimiques, selon les variations des conditions chimiques ou physiques du sol. Ainsi, les sels alcalins peuvent séparer des hydrogèles les composés alcalino-terreux et s'y substituer ; ainsi encore, l'addition aux argiles kaoliniques de corps aptes à former avec elles des silicates zéolithoïdes, en augmente le pouvoir absorbant ; au contraire, l'addition d'une grande proportion d'eau à l'hydrogèle en sépare les sels qu'il avait absorbés ; nous avons un exemple classique de ce phénomène dans la dialyse. Les recherches très soignées de VAN BEMMELEN ont démontré que la faculté absorbante des hydrogèles varie en intensité et en proportion suivant la température, la concentration de la solution ambiante et la nature physique ou chimique de l'hydrogèle.

En outre de ces phénomènes, qui sont surtout des phénomènes physiques, un très grand nombre de réactions chimiques ont lieu dans le sol, suivant lesquelles son contenu en matériaux solubles varie constamment, puisqu'il en résulte la formation de nouveaux corps, solubles ou non, et parmi ces derniers certains ont les caractères des hydrogèles et possèdent des propriétés absorbantes très prononcées. Ces réactions sont spécialement les *phénomènes de double décomposition* qui avaient déjà été observées par WAY.

D'après ce qui précède, on voit que l'eau qui circule dans la terre végétale peut rencontrer des quantités variées de sels solubles et les dissoudre ensuite ; elle peut aussi en transporter seulement des quantités très petites ou en apporter d'autres à ceux déjà formés sur place, et les plantes peuvent, par suite, se trouver en présence, en outre de solutions ayant des compositions chimiques variées, de solutions à concentrations très différentes.

J'essaierai maintenant d'étudier, dans ses lignes générales, l'action des matériaux solubles du sol suivant sa constitution chimique, ses conditions physiques, et suivant les conditions

climatiques et le manteau de végétation qui finalement le revêt.

A. RAPPORTS DES SOLUTIONS CIRCULANT DANS LE SOL
AVEC SA CONSTITUTION CHIMIQUE

Dans les terrains constitués par des *roches où domine la silice*, la proportion de chaux est très petite, et les produits de décomposition de ces roches sous l'action des agents atmosphériques peuvent être de la silice hydratée, du silicate d'alumine, des silicates zéolithoïdes, des hydrates de fer, etc., tous susceptibles de prendre l'état colloïdal et capables d'absorber facilement les composés humiques. Il se forme, en outre, des sels de potasse, lesquels sont aisément absorbés, tandis que les sels de soude, au fur et à mesure de leur formation, sont transportés par les eaux, c'est pourquoi la quantité de matériaux solubles existant dans le voisinage des roches de cette nature (r. sodiques) est toujours faible. Les roches silicatées basiques sont plus riches en principes alcalino-terreux, mais dans leur désagrégation elles forment de plus grandes quantités de silicates zéolithoïdes qui sont eux aussi doués d'un pouvoir absorbant considérable, soit à cause de leurs propriétés physiques, soit à cause de leur stabilité précaire qui les rend aptes à donner facilement naissance à de nombreuses doubles décompositions, ayant généralement l'effet de fixer les sels potassiques et d'éloigner les sels de chaux.

Les *roches calcaires* ou calcaréo-dolomitiques ne subissent pas, par elles-mêmes, de profondes décompositions chimiques ; associées solidement comme elles sont à l'anhydride carbonique, elles peuvent éprouver de fortes modifications dans leur forme et dans leur structure physique sans éprouver aucune altération au point de vue chimique. Que ces roches soient compactes et dures comme les marnes, ou à l'état de particules très petites comme les sables calcaires, elles présentent une grande pénurie de corps ayant des propriétés absorbantes remarquables, et le faible pouvoir absorbant de ces derniers est bientôt saturé par l'excès énorme de principes alcalino-terreux, lesquels sont, d'autre part, parmi les corps le moins capables

d'être absorbés. Même les réactions de double décomposition ont lieu d'une façon très limitée par suite de la pénurie de silicates, auxquels on doit surtout attribuer la production de telles réactions (je traite toujours ici des terrains comme ils existent et se modifient dans la nature, et non de ceux dont la composition peut être modifiée par la main de l'homme).

La désagrégation des roches calcaires donne fréquemment lieu à la formation, au-dessus d'elles, d'argiles ocreuses qui ne sont pas dissoutes, pendant que le carbonate de chaux se transforme à l'état soluble ; dans ce cas, il se forme un terrain argileux possédant les caractères que j'expose plus loin. Par suite, les eaux courantes trouvent toujours une dose considérable de matériaux solubles libres, et par-dessus tout des carbonates de chaux et de magnésie, lesquels sont facilement transportés par l'anhydride carbonique toujours présent dans le sol ; et ceci contrairement à ce qui a lieu dans les terrains siliceux dont il a été parlé plus haut, et dans lesquels l'eau météorique trouve des quantités très faibles de composés solubles à transporter.

On observe la même solubilité dans les roches contenant du *sulfate de chaux* anhydre ou hydraté ; les eaux peuvent toujours transporter du plâtre ou gypse, en solution, et en laissant des résidus argileux, comme les roches calcaires.

Les *roches argileuses* sont celles qui possèdent au plus haut degré la faculté de former par hydratation des corps doués d'un pouvoir absorbant considérable, et, par suite, les solutions qui y circulent sont toujours très peu concentrées. De plus, l'eau météorique (eau de pluie), par suite du peu de perméabilité de l'argile, coule en grande partie sur le sol sans le traverser, permettant ainsi (sauf aux couches très superficielles) une grande stabilité dans les conditions du sol lui-même.

Dans les *roches marneuses*, la prédominance des propriétés absorbantes est en rapport avec la prédominance de l'élément argileux ; cependant, à la suite de modifications successives, que les couches les plus externes peuvent subir, ces propriétés varient indépendamment de la composition minéralogique primitive de la roche.

Dans les *terrains riches en sels solubles*, chlorure de sodium, carbonate de sodium, alumine, etc., ces composés, soit à cause de leur quantité, soit à cause de la nature perméable du sol, ou de la mobilité de l'eau qui les tient en dissolution, soit, enfin, à cause de la nature même des sels qui sont chimiquement très stables et physiquement pas absorbables, contractent des liens très faibles avec les matériaux qui constituent le sol. Leur pouvoir absorbant est presque nul, c'est pourquoi ces sels peuvent, avec l'évaporation de l'eau et par suite des phénomènes de capillarité, s'accumuler en quantités considérables dans les couches superficielles du sol et donner des solutions saturées et même des efflorescences cristallines. Par contre, sous l'influence de fortes précipitations atmosphériques, ces sels sont facilement enlevés à ces couches superficielles.

B. RAPPORTS DES SOLUTIONS DU SOL AVEC SES CONDITIONS PHYSIQUES

A ce point de vue, nous pouvons considérer tout d'abord la mobilité de l'eau circulante, puis sa quantité et la constance de sa présence dans le sol. Pour déterminer ces conditions, il faut faire intervenir, en outre de la nature chimique des roches, la constitution morphologique des éléments du sol et les conditions orographiques de la localité.

a) **Mobilité de l'eau circulante.** — Il est clair que, dans les terrains composés d'éléments très volumineux, les eaux qui les traversent avec une rapidité et une facilité relatives, transportent non seulement les sels éventuellement solubles, mais encore les particules terreuses ténues provenant de la dégradation des éléments constitutifs du terrain, comme les argiles, les oxydes métalliques, etc., lesquelles particules, si elles pouvaient rester immobiles à l'endroit où elles se sont formées, pourraient exercer leurs propriétés absorbantes et modifier graduellement les conditions physiques du sol. Tout le monde connaît la *ferrettisation* (1) de nombreux terrains de

(1) Les géologues italiens appellent *ferretto*, un sol riche en fer, se rap-

transport, et combien est plus difficile la stabilité de la végétation sur des lieux recouverts de roches à gros éléments, que sur ceux recouverts de graviers à petits éléments, qui constituent une espèce de filtre au passage de l'eau.

Au contraire, dans les terrains argileux, l'eau, par suite de la résistance énorme due au frottement qu'elle doit vaincre pour passer entre les méats très fins, coule presque toute à la surface et elle a une efficacité bien peu considérable dans le transport des sels qui se sont formés par la décomposition des éléments du sol.

En outre, les conditions topographiques exercent une influence marquée dans la rapidité du passage de l'eau ; ainsi, là où la pente est forte, l'eau de pluie opérera un délayage plus grand que là où elle est faible, et, à son tour, là où la pente est faible, le délayage sera plus grand que dans les terrains plats, où la stagnation de l'eau (favorisant souvent l'établissement d'une végétation puissante et empêchant l'action normale de l'air et des microorganismes sur les substances organiques en décomposition) provoque l'accumulation de produits humiques qui possèdent à un degré remarquable la propriété d'appauvrir les solutions avec lesquelles ils sont en contact. On a, par suite, dans les lieux bas, une formation progressive de produits absorbants, quelle que soit la composition chimique de la roche ; et dans les lieux en pente, s'ils sont calcaires, les eaux d'infiltration contiendront en dissolution des quantités considérables de substances, tandis que s'ils sont siliceux, ces eaux ne pourront que transporter les produits de la désagrégation effectuée entre deux périodes de pluie consécutives.

Ainsi la rapidité du mouvement de l'eau a une importance considérable : là où l'eau coule très lentement, comme dans les endroits argileux et dans les endroits marécageux, la composition de cette eau dépend beaucoup des matériaux absorbants qu'elle imbibe. Au contraire, dans les terrains graveleux et sableux, par suite de la mobilité de l'eau dans les larges méats du sol en rapport avec la pente (comme dans le lit des fleuves) ou des mouvements ondulatoires ou de marée, les élé-

prochant de la Latérite, et, comme celle-ci, produit par une décomposition très complète due à un climat chaud et pluvieux.

ments rocheux ne constituent que le squelette du terrain. Autrement dit, le *substratum* qui agit sur la distribution des plantes est déterminé par la nature de l'eau qui l'imbibe, eau dont la composition est en rapport avec la dégradation de certaines roches survenue parfois en des régions très éloignées. De fait, la flore du bord des ruisseaux et des rivières dépend plutôt de la composition chimique de l'eau que de celle des cailloux ; de même, la flore saline est indépendante de la nature chimique du sable des plages marines.

b) **Les oscillations dans le contenu de l'eau** exercent, elles aussi, une action très marquée sur l'intensité du pouvoir absorbant. La présence continuelle d'une eau à peine mobile détermine une certaine constance dans la composition du *substratum* ; cette constance va, au contraire, en diminuant de plus en plus si la présence de l'eau est intermittente. Si l'apparition de pluies intenses et prolongées a relativement peu d'influence sur les terrains riches en matériaux solubles, et contribue tout au plus à diluer les solutions, elle a, au contraire, une influence considérable sur ceux qui sont riches en hydrogèles, dont on sait la propriété de céder à l'eau une partie des sels absorbés, lorsqu'augmente la quantité d'eau avec laquelle ils sont en contact. On a, par conséquent, à la suite de pluies prolongées, une véritable dialyse du terrain qui détermine la formation de solutions salines diluées en des points où n'existaient presque, auparavant, que des corps colloïdaux ou insolubles.

Une influence, pareille dans ses résultats ultimes, mais différente dans son mécanisme, est exercée par la sécheresse prolongée. Dans ce cas, les hydrogèles sont bien capables, il est vrai, d'absorber les sels en dissolution et de maintenir dans des limites déterminées la concentration des solutions circulant dans le sol (l'hydrogèle absorbant des quantités de sels de plus en plus grandes à mesure que l'eau diminue), mais, à la fin, l'eau d'imbibition elle-même des hydrogèles finit par s'évaporer, jusqu'à ce que le corps gélatineux se précipite sous forme d'une masse amorphe, pulvérulente, comme tout le monde a pu l'observer dans les recherches de laboratoire.

Dans de telles conditions, les liens qui unissent les sels à la molécule colloïdale sont rompus, et les eaux qui surviennent ensuite se trouvent en présence d'un terrain dans lequel les propriétés absorbantes sont diminuées outre mesure ; alors elles dissolvent des quantités variables de sels, mais supérieures certainement à la quantité qu'elles auraient pu dissoudre avant la perte des propriétés absorbantes du terrain. De plus, le dessèchement du sol constitue un obstacle sérieux à la production des doubles décompositions, qui, cependant, ont une très grande importance dans la formation des hydrates gélatineux et des silicates zéolithoïdes.

Nous avons une confirmation de ces faits dans les analyses exécutées par T. SCHLÖESING sur les eaux qui circulent dans la terre arable ; il put observer que la terre, sèche, cède à l'eau d'infiltration une quantité de sels supérieure à celle qu'elle cède lorsqu'elle est plus riche en eau ; il en conclut que les fortes pluies, après une longue sécheresse, appauvrissent la terre plus que les pluies lentes et prolongées.

Les grandes oscillations de la proportion d'eau contenue dans le sol peuvent dépendre de facteurs locaux (orographiques), de la structure du squelette constituant le terrain, et, plus spécialement, de facteurs thermiques et climatiques.

Le réchauffement du sol provoque une évaporation si rapide de l'eau qui imbibes les couches superficielles, que le degré de concentration des solutions augmente constamment, jusqu'à donner lieu à la rupture des molécules des hydrogèles, ainsi que je l'ai déjà indiqué ; et amène ensuite un dessèchement si intense des hydrates amorphes qui se sont formés, que ceux-ci ne sont plus susceptibles d'entrer facilement dans des combinaisons chimiques ou de reprendre l'état colloïdal quand il pleut de nouveau. Ceci se vérifie le mieux dans les terrains fortement et longuement exposés au soleil, dans les terrains découverts et dans lesquels les eaux météoriques circulent facilement. Cependant, même dans les terrains sur lesquels il pleut à des périodes assez rapprochées et qui ne sont pas recouverts d'une végétation abondante, les couches superficielles, sur une épaisseur d'une dizaine de centimètres, sont facilement exposées à être rapidement desséchées ; c'est pourquoi, dans le

même terrain, nous pouvons avoir des couches (les supérieures) douées d'un pouvoir absorbant limité, et d'autres (les inférieures) possédant ce pouvoir à un degré plus élevé. Dans ce cas, les couches superficielles du sol, plus facilement sujettes à être désagrégées, donnent naissance à une plus grande quantité de matériaux solubles, tandis que les couches plus profondes, constamment humides, augmentent progressivement leur capacité de fixation. On verra plus loin l'importance de ce fait pour expliquer les conditions dans lesquelles se développe la flore des champs.

L'action du refroidissement sur les corps colloïdes s'explique par ce fait qu'il en diminue le pouvoir absorbant. On sait aussi que, dans la congélation des solutions salines, on a la séparation d'une glace composée d'eau presque pure, tandis que le degré de concentration de la solution augmente ; cette augmentation de concentration peut servir, de concert avec l'abaissement de température, à expliquer le caractère xérophile de certaines plantes de la flore alpine.

Les faits ci-dessus exposés conduisent directement à étudier l'influence des facteurs climatiques, et, de tout ce que j'ai dit, il sera facile de se faire une idée des limites dans lesquelles cette influence s'exerce. Il est évident qu'un terrain sujet à des périodes de congélation contient, durant ces périodes, des solutions relativement plus concentrées que d'autres terrains placés dans les mêmes conditions, sauf la congélation. Il est évident aussi que les terrains sujets à de longues périodes de sécheresse ont un pouvoir absorbant très faible et contiennent, quand le dessèchement est avancé, et durant le commencement de l'imbibition, des solutions relativement concentrées. Au contraire, dans des régions dont le climat est humide et la température à peu près constante, le pouvoir absorbant sera assez fort, en faisant abstraction, bien entendu, de l'influence que peuvent exercer la composition chimique et la végétation.

C. INFLUENCE DU REVÊTEMENT VÉGÉTAL ANTÉRIEUR OU CONTEMPORAIN

L'absence ou la rareté de la végétation sur un terrain y détermine, outre les effets déjà indiqués sur le pouvoir absorbant.

des variations au double point de vue de la température et de l'humidité. Une végétation abondante et touffue produit, outre une protection contre le trop rapide échauffement ou dessèchement du sol, une augmentation des matériaux humiques, non moins importants à cause de leur pouvoir absorbant. De plus, le feutrage épais des racines, et les couches qu'elles traversent, empêchent la rapide descente de l'eau dans les strates plus profondes, et, par suite, empêchent la dilution subite et excessive, qui dialyse, pour ainsi dire, les matériaux absorbés.

A cet égard, il faut tenir compte non seulement de l'intensité de la végétation, mais encore de la constance de son revêtement pendant toute l'année, et ceci est spécialement important pour expliquer le caractère xérophile de la végétation des régions méditerranéenne et steppique, dans lesquelles les conditions climatologiques permettent un revêtement herbacé épais dans la saison humide, laquelle végétation, cependant, en se détruisant presque complètement pendant la saison chaude, réduit à peu près, pendant ce temps, le sol aux conditions de ceux qui sont absolument dénudés.

Même l'ancienneté du revêtement végétal sur un sol déterminé influe sur la nature de ce sol ; ainsi, les particules minérales des terrains qu'on appelle nouveaux et découverts, sont caractérisées, pour les causes indiquées plus haut, par un pouvoir absorbant relativement faible. Mais l'apparition d'une végétation, même rare au début, provoque une légère augmentation du pouvoir absorbant, par suite du dépôt de matières organiques ; de cette manière, avec l'augmentation progressive de la végétation, et, par conséquent, des matières organiques, les conditions du sol se modifient sans cesse dans le sens d'une augmentation du pouvoir absorbant. Plus tard, avec l'établissement de la forêt et son existence pendant de longues années, les abondants détritiques végétaux déterminent la formation, au-dessus de la couche plus ou moins minéralisée, d'une autre couche presque exclusivement organique ; c'est pourquoi, à la flore d'arbres et d'arbustes, caractéristique des terrains contenant des solutions variées de sels, s'associe la flore humicole, propre aux terrains doués d'un pouvoir absorbant très élevé et pauvres en matières minérales.

D'une manière parfaitement analogue à ce que je viens de dire, à la flore palustre, sujette à l'influence des solutions de l'eau ambiante, se substitue petit à petit un *substratum* doué, lui aussi, de propriétés absorbantes très élevées (on connaît l'application pratique que reçoit la tourbe à cet égard) ; c'est pourquoi la flore y devient toujours plus distincte et plus caractéristique.

Un cas particulier, mais très répandu, de la constitution de substrata spéciaux causés par la végétation, nous est fourni par ceux sur lesquels vivent des plantes épiphytes, substrata évidemment imprégnés de solutions très diluées et sur lesquels, dans nos régions, croît une flore qui présente une étroite analogie avec celle des terrains riches en matières minérales, mais imprégnés de solutions très diluées.

Il résulte, de tout ce que j'ai exposé jusqu'ici, que la propriété absorbante du sol est en rapport, non seulement avec la nature chimique des roches qui ont concouru à le former, mais aussi avec sa structure physique, avec les conditions climatiques, et avec les variations du manteau végétal qui, finalement, le revêt ; cette propriété absorbante est, par suite, la résultante d'une série très complète de facteurs dont il faut tenir compte.

Le pouvoir absorbant agit comme un régulateur de la stabilité des solutions qui imprègnent le sol, et tend à maintenir un certain équilibre entre les divers composés qui doivent nourrir les plantes ; tout le monde connaît les propriétés absorbantes de la terre des champs par rapport aux sels potassiques, aux sels ammoniacaux, aux phosphates (pour ces derniers sous condition de réactions chimiques préalables), et aux substances organiques.

Les eaux qui découlent des terrains riches en sels de chaux sont fortement calcarisées ; dans ceux qui sont riches en matières organiques, SESTINI a démontré expérimentalement que la couche superficielle d'un pré ou d'un bois, au lieu de fixer les matières organiques solubles (comme le font la plupart des terres ordinaires), ne les retient pas ou cède aux liquides qui la traversent une partie des substances mêmes qui la constituent. Ainsi, les composés organiques exportés de l'humus des

forêts très anciennes ont produit dans les couches profondes des plaines de l'Allemagne du Nord ces sables gris, auxquels on attribue la cause de la formation des bruyères (1) ; et, du reste, qui ne connaît les eaux couleur café qui découlent des tourbières et des bois riches en humus ?

Nous pouvons donc distinguer *deux grands types de terrains* : les uns, constitués par des matériaux ayant des propriétés absorbantes, et dans lesquels l'eau circulante maintient une concentration saline constamment basse ; les autres, dans lesquels les produits solubles ne peuvent être transportés ou fixés, soit à cause des particularités de leur nature chimique, soit à cause du manque des conditions physiques nécessaires, et dans lesquels, par conséquent, les solutions sont d'ordinaire notablement concentrées.

La *concentration des solutions* en contact desquelles se trouvent les racines doit être considérée comme la *synthèse des conditions offertes aux plantes* par les différents types de terrains ; cependant, ce n'est pas tant le degré de concentration qui influe à cet égard, que le *pouvoir osmotique des solutions* par rapport aux *cellules absorbantes des racines*. Ainsi, dans les terrains doués d'un fort pouvoir absorbant, on trouvera des corps colloïdaux à très basse pression osmotique, ou des solutions fortement diluées et bien peu oscillantes dans leur pression osmotique ; au contraire, dans les terrains n'ayant qu'un faible pouvoir absorbant, les solutions pourront, d'une pression osmotique minime (comme celle qu'on peut avoir après des pluies prolongées), passer à une pression croissant progressivement avec la sécheresse ; de plus, les corps dissous dans de telles conditions (bicarbonate de chaux, chlorure de sodium, nitrate de potasse) sont parmi ceux qui sont doués de la pression osmotique la plus élevée. On devra, par conséquent, rencontrer, parmi les végétaux vivant dans un tel substratum, une adaptation spéciale à des oscillations aussi amples.

Il n'est pas difficile de faire une énumération des terrains considérés à ce point de vue.

Les *terrains salés* sont, on n'a pas besoin de le dire, les plus

(1) GRAEBNER (P.), *Die Helde Norddeutschlands* (Die Vegetation der Erde, Bd. V), Leipzig, 1901.

riches en sels solubles ou dissous et facilement diffusibles ; en outre, le squelette souvent sableux qui les constitue permet une rapide diffusion des solutions dans toute la masse ; il résulte, de ce fait, une concentration élevée qui se maintient facilement dans toutes les parties.

Les terrains préférés de la flore rudérale contiennent souvent du nitrate de potassium, et, en tout cas, la quantité de matériaux en décomposition, la rareté du revêtement végétal, le réchauffement auquel ils sont sujets, font que les plantes finissent par s'y trouver en contact avec des solutions à pression osmotique plutôt élevée.

Les *terrains constitués* en grande partie par du carbonate de chaux sont, eux aussi, pourvus de solutions facilement diffusibles, relativement concentrées, et d'une pression osmotique élevée.

Des conditions moins remarquables à ce point de vue s'observent dans les *terrains gypseux et dolomitiques*, dans lesquels, à cause de la faible diffusibilité du sulfate de chaux, de la pression osmotique plus faible des solutions gypseuses équimoléculaires par rapport aux autres solutions calcifères, et de la faible solubilité du carbonate de magnésie, les caractères spéciaux des sols calcaires se sont beaucoup atténués.

Moindre encore est la possibilité de solutions concentrées dans les *terrains acides*, constitués par des *roches silicifères*, car, comme je l'ai déjà dit, par suite de leur lente décomposition et du défaut de production de corps facilement solubles, ils sont facilement emportés par les eaux de pluie à mesure qu'ils se forment. Le pouvoir absorbant est, ici, limité par le manque d'eau, mais suffit cependant à empêcher la formation, durant la période de sécheresse, de solutions trop concentrées ; et cela est d'autant plus aisé que les produits solubles étant très souvent des sels de potasse, ils sont fixés avec beaucoup de facilité par les hydrogènes.

Dans un *sol marneux*, selon la prédominance du calcaire ou de l'argile, prédomineront, pour ainsi dire, les caractères salins ou colloïdaux du terrain ; et quand l'érosion météorique permet non seulement la dissolution du carbonate de chaux, mais

aussi l'exportation de l'argile, le sol superficiel sera toujours suffisamment pourvu de calcaire, de manière à prendre des propriétés éminemment salines. Mais là où prédomine l'argile, et là où, pour des raisons topographiques, la solubilisation du calcaire n'est pas accompagnée du transport de l'argile, il se forme peu à peu une couche superficielle de terrain capable d'assumer l'état colloïdal (NEGRI).

Des variations semblables se voient aussi dans les terrains fortement calcaires où, par l'effet de l'érosion, se forme la terre dite terre rouge, riche en argile et en oxyde de fer, l'un et l'autre doués d'un pouvoir absorbant intense (PARONA). Ainsi encore, dans la ferrettisation des moraines calcaires, l'observation démontre la formation progressive de deux couches, l'une, supérieure, plus argileuse ; l'autre, inférieure, plus calcairisée (UGOLINI). Lorsque l'épaisseur de la couche supérieure est telle que les racines de quelques plantes peuvent arriver à la couche sous-jacente, tandis que d'autres espèces ne développent leurs racines que dans la couche superficielle, on pourra, dans la même localité, observer le *contraste en petit* de l'association de deux flores.

Une juxtaposition de deux couches ayant des propriétés inverses de celles que je viens d'indiquer s'observe fréquemment dans les terrains découverts. La partie superficielle réchauffée par le soleil, desséchée rapidement par l'air, décomposée plus rapidement par les agents chimiques de l'atmosphère, présente des propriétés tout à fait différentes des parties différentes du même terrain, situées à une profondeur plus grande, où règne constamment un certain degré d'humidité ; c'est ce qui se vérifie dans les champs, et qui suffit à expliquer beaucoup de caractères de la flore de cette station.

Plus diluées sont les solutions qui se trouvent dans la terre couverte en permanence d'un manteau de végétation (bien entendu à parité de composition chimique, à l'exclusion, par conséquent, des terrains calcaires et des terrains salés) ; ici, on a, avant tout, une humidité du sol plus durable, et la production de l'humus contribue, avec le fort pouvoir absorbant, tant pour les sels que pour l'eau, à maintenir dans le terrain l'humidité et avec celle-ci la propriété absorbante. Il faut noter,

en outre, que les produits de la combinaison de l'humus avec les sels de chaux sont généralement insolubles, et ceux qui sont solubles sont peu diffusibles et donnent des solutions possédant une pression osmotique relativement basse.

Le développement et la longue durée d'un revêtement végétal sur le sol, en facilitant la décomposition de ce dernier par les sécrétions des poils radicaux, et, par conséquent, la dissolution et le transport de certains composés, et en favorisant, à cause de l'épais feutrage des racines, la permanence des composés argileux et des oxydes insolubles, et, enfin, en le protégeant contre les variations hygrométriques par réduction de l'évaporation et par hygroscopicité de l'humus en formation, détermine à la longue la formation, au-dessus des terrains éminemment cristalloïdes, d'une couche douée de propriétés physico-chimiques assez différentes de celles de la couche profonde, et rend possible, comme l'a déjà observé KERNER (1), l'établissement d'une végétation silicicole même sur des roches riches en chaux. L'optimum des conditions de cette nature s'observe dans l'humus des forêts, dans les terrains tourbeux et (pour les plantes épiphytes) dans les écorces, stations dans lesquelles la flore apparaît souvent avec des caractères absolument indépendants de ceux de la flore environnante.

II

COMMENT LA COMPOSITION CHIMIQUE DU TERRAIN INFLUE-T-ELLE SUR LES PLANTES ?

Je me suis un peu étendu sur les caractères que présentent les solutions circulant dans la terre, parce que, dans la majeure partie des publications concernant la phytostatique, on a presque négligé cet argument. On a bien répété que le calcaire agit quand il est soluble, mais on n'a pas approfondi l'étude des solutions qui en dérivent. En outre, toutes les propriétés absorbantes du terrain, qui exercent en lui une certaine fonction d'équilibre, semblent inconnues à ceux qui ont étudié le

(1) KERNER VON MARILAUN, *La Vita delle piante*. Trad. ital. de L. MOSCHEN, Torino, 1895, vol. II.

sujet que nous traitons. Ont fait exception à cet égard DRUDE (1) et MAGNIN (2), lesquels, toutefois, ont fait remarquer cela sans l'étudier spécialement. Il est étrange aussi que tous les travaux scientifiques sur l'étude des terrains cultivés, et que toutes les connaissances ressorties de ces travaux, qui constituent la base de la science des engrais, sont restés absolument en dehors de ce point de vue ; même dans les bibliographies les plus complètes sur les rapports entre les plantes et le terrain, on ne trouve indiquées presque aucune de ces œuvres principales concernant la terre arable. Cela aurait au moins pu servir à l'étude de la distribution des nombreuses plantes des lieux cultivés et jeter beaucoup de lumière sur le vaste groupe des plantes dites indifférentes. C'est peut-être pour cet oubli que, après les affirmations trop exclusives de THURMANN (3) et de CONTEJEAN (4), les auteurs postérieurs, cherchant à concilier les deux théories opposées, n'ont jamais réussi à déterminer les limites de l'influence physique ou chimique, limite que je crois pouvoir donner avec plus d'approximation.

Les plantes développent leurs racines dans la terre et viennent en contact avec les solutions diversement concentrées et de nature chimique variable selon sa composition. La constance de la concentration de ces solutions dépend en partie de la composition chimique du terrain et de celle de ces solutions, et en notable partie des conditions physiques du sol ; ces dernières sont en rapport avec sa structure mécanique, avec sa position orographique et avec les conditions climatiques. *C'est la concentration de ces solutions et les limites entre lesquelles elle peut varier qui déterminent en grande partie les rapports entre les plantes et le sol.*

Avant de procéder à l'énumération des faits qui tendent à prouver une telle affirmation, je commencerai par analyser l'action nocive exercée sur les plantes par quelques-uns des

(1) DRUDE (O.), *Géographie botanique*, trad. franç. par POIRAULT, 1897.

(2) MAGNIN (Ant.), *L'Édaphisme chimique* (Mém. Soc. d'Hist. nat. du Doubs, 1903).

(3) THURMANN, *Essai phytostatique de la Chaîne du Jura*, 2 vol., Berne, 1849.

(4) CONTEJEAN (Ch.), *Géographie botanique*, Paris, 1881.

composants du sol, pour éclaircir le mécanisme de cette action toxique.

Comment faut-il interpréter l'action nocive des sels de chaux ?

L'étude de l'influence exercée sur les plantes par une partie des substances minérales constituant le terrain est toujours ce qui a conduit les partisans de la théorie chimique à considérer la possibilité de leur absorption par les plantes et les effets qu'une telle absorption peut exercer sur elles. On a étudié la valeur alimentaire différente des éléments chimiques du terrain, et les expériences de nombreux physiologistes, entre autres КНОР, ont assez bien renseigné, à cet égard. Quant à l'action nocive ou favorable que ces éléments peuvent avoir sur les plantes, on a suivi la même voie et considéré l'action de ces éléments comme l'effet de leur ascension et de l'influence qu'ils exercent directement sur le plasma avec lequel ils viennent en contact. Ainsi on a expliqué l'influence nocive du carbonate de chaux par une neutralisation des acides libres, par la formation consécutive de précipités insolubles ou peu solubles, par une action nocive sur les pigments chlorophylliens (Roux).

Mais l'action nocive des sels de chaux est-elle vraiment générale ou locale ? En examinant l'action générale d'une substance quelconque sur l'organisme vivant, il faut avant tout distinguer son absorption de l'action sur le plasma. L'absorption d'une substance active peut varier selon les liens chimiques qu'elle peut avoir contracté avec une autre substance, mais lorsqu'elle a pénétré dans l'organisme, son action est toujours en rapport avec la quantité de substance active réellement absorbée, quelle que soit la forme sous laquelle elle a été administrée. Je parle, bien entendu, d'une action générale et non d'une action locale, qui peut être due à des propriétés chimiques particulières du corps en question, comme l'acidité ou l'alcalinité élevée ou un énergique pouvoir oxydant ou réducteur, etc. ; le rapport entre l'activité et la quantité des substances absorbées vaut autant pour l'action des corps simples (fer, mercure, arsenic, etc.) que pour les agrégats atomiques plus complexes, comme les alcaloïdes. D'après cela, nous

voyons que l'action bienfaisante et même indispensable de la chaux et sa fonction physiologique de transport des hydrates de carbone, de fixation de l'acide oxalique, etc., s'exerce toujours également, quel que soit le composé de chaux administré à la plante et réellement absorbé par elle ; pour les autres éléments indispensables à la plante, l'expérience a aussi démontré que l'état de combinaison de ces éléments est jusqu'à un certain point indifférent ; il en est ainsi pour l'azote et le carbone, qui peuvent être absorbés à des états de combinaisons relativement complexes.

Lorsque, au contraire, on considère l'action toxique des composés de chaux, on est de suite obligé de faire une distinction entre les divers types de composés ; les silicates n'exercent aucune influence, parce qu'ils se décomposent difficilement ; la dolomie a peu d'influence (on dit que c'est par l'action antagoniste de la magnésie) (1) ; le plâtre en a un peu plus, et le carbonate de chaux a une très grande influence. Mais aucune expérience n'a jamais démontré que ces composés restent tels quels dans les tissus des plantes ; ils peuvent tous plus ou moins se décomposer et se combiner avec les acides organiques et plus toxiques, et la plus toxique de toutes devrait être, dans ce cas, l'action du plâtre par l'acide sulfurique qui se mettrait en liberté et qui n'est pas aussi facilement éliminable que le CO_2 des carbonates. D'ailleurs, toutes les analyses comparatives de plantes qui ont poussé dans les terrains calcaires et de celles qui ont poussé dans les terrains non calcaires, n'ont pas réussi à démontrer que les plantes du calcaire aient absorbé une plus forte proportion de chaux par leurs racines ; au contraire, beaucoup d'analyses faites sur des individus de même espèce croissant dans les terrains les plus divers, ou sur les espèces vivant dans le même terrain, ont mis hors de doute l'existence chez les plantes d'une vraie électivité pour ce qui concerne l'absorption des sels minéraux. Il suffit de se rappeler la forte proportion de chaux dans le châtaignier, le *Sedum reflexum*, le *Saxifraga aizon*, croissant dans les terrains siliceux ; l'égle richesse de chaux entre les graminées calcicoles

(1) MAGNIN (Ant.), *l'Edaphisme chimique*.

et silicicoles, la richesse en iode des algues d'eau douce, etc.

En outre, les analyses des plantes devenues chlorotiques sous l'action du calcaire ne montrent pas toujours une plus grande proportion de chaux qu'à l'état normal, mais souvent une dose à peu près égale ; au contraire, on observe toujours, comme fort contraste entre les plantes normales et les malades, un rapport très variable entre le contenu en chaux et le contenu en autres sels minéraux (1). On peut dire, sans crainte d'erreur, que, dans les conditions normales de vie, la plante du calcaire n'absorbe pas une quantité de chaux plus notable que celle vivant dans les autres terrains ; c'est seulement dans les conditions de vie altérée par le calcaire que les moyens ordinaires mis en œuvre pour régulariser l'ascension des sels finissent par devenir insuffisants (2).

Si, en tout cas, on reconnaît sa présence en plus grande quantité dans les organismes végétaux, on ne peut pas reconnaître cette présence comme la cause des profondes perturbations des échanges qui se constatent ensuite, mais il est logique de la considérer comme l'effet des profondes perturbations antérieures dans le système absorbant.

En effet, l'examen des plantes souffrantes par l'action des sels de chaux nous montre l'existence de graves perturbations dans le système racinaire absorbant. Dans les expériences de cultures des plantes calcifuges sur les terrains calcaires, Roux (*loc. cit.*) a toujours observé un allongement et une ramification plus grande des racines secondaires comme si, dit-il, la plante cherchait dans toutes les parties du sol une région plus propice à sa nutrition ; le nombre des poils radicaux était toujours assez réduit et jamais en rapport avec le développement du reste de la racine. A l'examen histologique, les poils se montraient altérés, et d'aspect plus tortueux que dans les échantillons normaux, leur contenu était trouble et granu-

(1) Roux (Cl.), *Loc. cit.* ; les recherches de nombreux expérimentateurs y sont résumées.

(2) Il est évident qu'on ne peut pas exclure une véritable fonction alimentaire du bicarbonate de chaux, en tant qu'il sert de transport de l'anhydride carbonique, comme dans beaucoup d'algues calcifiantes (*Lithotamnion, Chara, etc.*).

leux, et donnait l'impression d'organes en voie de dégénérescence. Des résultats analogues ont été reconnus par le même auteur dans son étude des plantes devenues chlorotiques sous l'action du calcaire.

J'ai considéré, jusqu'à présent, l'action toxique du calcaire comme celle qui explique l'influence répulsive que le calcaire exerce sur un grand nombre de plantes, parce qu'il est hors de doute que cette influence est générale pour toutes les plantes ; même celles qui sont réputées calciphiles peuvent, pour la plupart, vivre sur des terrains pauvres en calcaire ; la preuve en est que sa présence n'est pas indispensable en grande quantité pour permettre leur développement. C'est pour cela qu'on admet que les plantes calcicoles se sont adaptées, comme les halophytes, à vivre sur des terrains dans lesquels les autres (calcifuges, halofuges) n'ont pu se maintenir.

Et encore l'action favorable qu'exerce le calcaire relativement à l'habitat de quelques espèces est-elle localisée ou générale ?

Le fait que, tandis qu'il faut des doses relativement élevées de calcaire pour repousser les plantes calcifuges, il suffit de doses minimales pour maintenir en bonnes conditions les calciphiles, démontre que, passé une certaine mesure, l'élément calcaire ou l'alcalinité du carbonate ont une bien petite importance dans la succession des phénomènes physiologiques de la nutrition, dans l'assimilation et dans le transport des substances élaborées. En outre, le fait, déjà connu de beaucoup d'auteurs, que la calciphilie ou la calciphobie des plantes varie avec les conditions de climat de la localité dans laquelle elles poussent (1), conduit à admettre que la fonction du carbonate de chaux ou de la chaux seule peut être substituée à d'autres corps de diverses natures chimiques ou de conditions physiques spéciales.

Quiconque s'est occupé d'étudier la fonction physiologique des éléments dans les organismes vivants a pu se persuader qu'au delà de limites assez restreintes, il est impossible de

(1) In MAGNIN, *loc. cit.*, où on trouve indiqués de nombreux travaux à ce sujet.

substituer dans la même fonction l'un à l'autre des éléments, quand même ils seraient très étroitement affines entre eux (1). Dans les terrains siliceux et dans les terrains calcaires, les éléments qui prédominent et leurs composés ont des propriétés chimiques assez disparates pour qu'il soit impossible d'admettre une substitution complète entre les divers éléments absorbés par la plante.

Les conditions favorables au développement de quelques plantes calcicoles peuvent être offertes, en dehors de la présence du calcaire, par des propriétés particulières de perméabilité et de sécheresse du sol ou par des conditions climatiques, lesquelles déterminent toutes, cela est connu, le caractère de la xérophilie. Il est à noter la coïncidence de la présence de plantes ayant le caractère de xérophiles, parmi celles qui végètent sur les terrains calcaires, sur ceux riches en sels solubles ou acide humique, ou qui sont à basse température (2) Naturellement je rappelle que la cause de la xérophilie dépend de conditions particulières dans lesquelles se trouve le système absorbant, et non des causes qui ont une influence directe sur la fonction de transpiration.

Des *sels de chaux* qui se trouvent dans la terre, le carbonate, sous l'action de l'anhydride carbonique, est assez facilement soluble dans l'eau ; sa solution, saturée à 15 degrés, peut contenir presque 1 gramme de carbonate de chaux par litre ; plus facilement soluble est le plâtre, pour lequel la solution saturée peut contenir 2 grammes par litre. La solubilité du carbonate de chaux contenu dans la dolomie est fortement liée à la présence du carbonate de magnésie, bien moins facilement soluble, soit sous l'action directe de CO_2 , soit sous l'action des acides organiques sécrétés par les racines ; en outre, à égalité de contenu en CO_2 , dans le sol, la quantité de calcaire dissous dans le sol dolomitique sera moindre que dans les sols calcaires. Le carbonate de chaux a un coefficient isotonique de 4, tandis que celui du gypse est seulement de 2 (3). Ce

(1) Voy. pour le phosphore : BOUILHAC, *C. R. Acad. des sciences*, t. CXIX, p. 929.

(2) SCHIMPER, *Pflanzengeographie*, Iéna, 1898.

(3) DE VRIES (H.), *Jahrb. f. Wiss. Bot.*, 1884, vol. XIV.

plus grand coefficient isotonique du carbonate de chaux peut presque expliquer la plus grande toxicité du calcaire, respectivement à celle du plâtre sur les plantes (1).

En ce qui concerne le *chlorure de sodium*, son action toxique sur les plantes non halophiles s'explique d'une manière analogue à celle du carbonate de chaux sur les plantes calcifuges, et produit la diminution de la quantité de chlorophylle pouvant aller jusqu'à la chlorose, la réduction et la disparition de l'amidon. Le chlorure de sodium peut même être exclus de l'alimentation de beaucoup de plantes salines, sans qu'il y ait à noter une profonde altération dans les fonctions d'échanges ; au contraire, par suite de l'absorption du sel, il y a à noter de profondes altérations des phénomènes dépendant essentiellement de forces physiques, comme l'absorption d'une grande quantité d'eau, la succulence, la résistance à la sécheresse ; ce dernier fait fut mis assez bien en évidence dans un récent travail de CASU, qui démontre que la culture des plantes halophiles, en l'absence de sel marin, amène en elles une résistance presque nulle contre la sécheresse.

De la même manière que dans les plantes du calcaire, la xérophilie s'observe souvent aussi indépendamment des conditions climatiques, dans les plantes halophytes, ainsi que l'a noté SCHIMPER (2), de même qu'on observe les mêmes caractères de xérophilie, quel que soit le degré d'humidité du terrain.

Bien moins discutée est l'action sur les plantes des autres corps contenus dans le sol : excepté l'action du zinc, action restreinte, d'ailleurs, à quelques espèces, on ne peut pas dire que les autres éléments de la terre exercent un action chimique spéciale sur les plantes.

On doute qu'il existe des plantes dolomitophiles, lesquelles, du reste, présentent une grande analogie avec les calcicoles ;

(1) On pourra consulter avec intérêt le mémoire de MM. GASSER et MAIRE : *De l'influence du calcaire sur la végétation et de la valeur de l'analyse calcimétrique des terres* (Bull. Soc. des Sciences de Nancy, et Soc. Grayloise d'Emulation, 1899).

(2) SCHIMPER (A.-F.-W.), *Indo-malaysche Strandflora*, Iéna, 1892, et *Pflanzengeographie*.

sur les *roches magnésiennes* silicatées, la flore présente les caractères de celle des roches siliceuses ; il y a bien peu de formes caractéristiques des roches serpentineuses, comme l'*Asplenium adullerinum* et l'*A. Adiantum-nigrum* (1), et ces formes ont des caractères assez différents de ceux des plantes présumées dolomitophiles. Il ne faut pas croire que la magnésie exerce une action spéciale sur la végétation, selon les états de combinaison de cet élément. Et, au contraire, il est bon de remarquer que, dans les terrains dolomitiques, on a affaire à un sol pourvu d'un assez faible pouvoir absorbant, tandis que ce pouvoir est assez élevé dans les sols résultant de la décomposition des roches silicatées magnésiennes.

L'action du fer sur la végétation est plutôt complexe ; mais, par une analyse attentive, il est facile de s'expliquer ce fait. La quantité de fer indispensable pour le fonctionnement de tous les organismes vivants et pour la formation des pigments chlorophylliens est presque toujours contenue dans tous les terrains ; et, à cet égard, on ne peut remarquer aucune relation entre la présence du fer et la végétation. Pour celles des plantes inférieures qui utilisent comme source d'énergie la réduction des composés oxydés au maximum, la présence du fer dans l'eau et même dans la boue où elles vivent est indispensable, et l'on comprend que le fer a, dans ce cas, une véritable influence chimique sur la distribution de ces espèces (2). Là où les oxydes et les silicates de fer plus ou moins hydratés se trouvent en notable quantité, la flore présente les mêmes caractères que celle des terrains siliceux ; seulement, dans quelques régions, telles la Nouvelle-Calédonie, le Brésil, on a observé, cela est certain, des plantes sidérophiles (3) ; dans nos régions, les observations de CONTEJEAN et d'autres, pas plus que les miennes, n'ont démontré l'existence de sidérophilie de la part d'aucune plante. Il n'est pas difficile de s'expliquer l'analogie entre un terrain ferrugineux et un terrain siliceux, quand on pense

(1) LUERSSSEN (Ch.), *Farnpflanzen* (Rabenhorst's Kryptogamen-Flora), Leipzig, 1889.

(2) WINOGRADSKY (S.), *Ueber Eisenbacterien* (Bot. Zeitung, 1888) ; MO-
LISCH (H.), *Die Pflanze in ihren Beziehungen zum Eisen*.

(3) CONTEJEAN ; DRUDE, *loc. cit.*

aux propriétés colloïdales de quelques composés ferriques, à leurs propriétés absorbantes et à la facilité, pour beaucoup de corps, d'entrer en combinaisons insolubles avec les composés ferrugineux.

Au voisinage des filons de roches pyritifères en décomposition, Roux a observé une grande pauvreté de la végétation et les quelques plantes présentes sont assez chétives et chlorotiques. Dans ce cas, l'action nocive doit être attribuée certainement, bien plus qu'au fer, à l'acide sulfurique libre toujours présent parmi les produits de décomposition des pyrites, et aux sels facilement solubles qui se produisent dans la réaction de l'acide sulfurique et du sulfate de fer avec les matériaux pierreux auxquels ils sont entremêlés.

La silice n'est pas, comme on le sait, indispensable à la vie des plantes ; sa fonction paraît limitée à l'imprégnation de quelques membranes cellulaires qui servent de soutien et, pour cela, il faut une quantité de silice relativement petite et telle que les plantes puissent toujours la trouver dans le sol ; les plantes qui en contiennent une notable quantité, comme les graminées, en sont également fournies, quel que soit le terrain dans lequel elles poussent. Dans la distribution des plantes, la silice, soit telle, soit en silicates, agit toujours de la même manière, contribuant à former un substratum adapté au développement normal de presque toutes les plantes, même des ubiquistes. Le terrain siliceux est considéré par tous les botanistes comme indifférent pour les rapports avec la végétation.

A ce point de vue, un tel substratum présente beaucoup d'analogie avec les terrains riches en *substances humiques* ; l'action de ces groupes de composés est même assez limitée au point de vue alimentaire, bien qu'aujourd'hui on ne soit plus hostile à reconnaître l'utilisation possible des composés humiques dans la nutrition de quelques plantes supérieures (1). Assez notable est, au contraire, la fonction des composés humiques pour déterminer la constitution, dans le terrain, de condi-

(1) MAZÉ (P.), *C. R. Acad. des sciences*, t. CXXVIII, 1900. — *Id.*, *L'Humus et l'alimentation carbonée de la cellule végétale* (*Rev. génér. des sciences*, XVI, 1905).

tions physiques particulières assez favorables pour les plantes, comme la conservation de l'humidité, l'absorption de la vapeur d'eau de l'atmosphère, etc.

Les substrata siliceux et les substrata humiques peuvent quelquefois se substituer réciproquement, et cela explique, comme l'a déjà fait remarquer KERNER (1), la présence d'une flore de la silice sur des roches calcaires ; cette propriété de pouvoir se substituer, qui ne serait pas concevable si on la considérait comme dépendante d'une fonction de nutrition, est, au contraire, facilement explicable par l'analogie des propriétés physiques que présentent les deux types de substratum. Il s'agit, comme je l'ai déjà fait observer ci-dessus, de l'aptitude à l'imbibition (pourvu qu'ils ne soient pas trop compactes), de la résistance au dessèchement, de propriétés absorbantes très intenses, en un mot, de caractères aptes à assurer, aux racines qui se développent dans ces terrains, une concentration très basse et presque constante aux solutions qui y circulent.

Les terrains assez riches en composés humiques, spécialement ceux acides, présentent des conditions particulières pour que les plantes, pour être considérées comme caractéristiques de ces terrains (puisqu'elles se trouvent aussi sur des roches siliceuses), appartiennent au groupe de celles présentant les caractères de xérophiles (2). Une telle xérophilie, puisqu'elle ne peut s'expliquer par un manque d'eau dans le sol et par une transpiration excessive, dépend sans doute d'actions spéciales des liquides du sol. WOLF (3) a démontré que la grande richesse en anhydride carbonique de l'eau qui baigne les racines est nocive à la plante ; de plus, RAMANN (4) dit justement que dans le cas des tourbières riches en acides, on doit envisager ou une faible diffusibilité des éléments minéraux déterminés par la présence des composés humiques et par la fixation de la chaux par une partie de ces composés, ou bien

(1) KERNER VON MARILAUN, *op. cit.*

(2) SCHIMPER, *op. cit.*

(3) WOLF (W.), *Tagebl. Naturf. Vers.*, Leipzig, 1872.

(4) RAMANN in GRAEBNER (P.) und BENTHEIM (Otto von), *Handbuch der Heidekultur*, Leipzig, 1904, p. 228.

une action spéciale nocive des acides humiques. GRAEBNER (1), qui rapporte cette opinion de RAMANN, croit précisément à une action nocive de ces acides. Et il faut remarquer avec SCHIMPER (2) que quelques-unes des formes qui croissent dans ces terrains acides s'observent même dans les lieux secs pauvres en humus (*Calluna*, *Vaccinium vitis idæa*, *Betula pubescens*), et il importe de noter que cet auteur doute s'il s'agit d'une vraie action favorable des composés humiques sur ces plantes, ou plutôt si elles ne se sont pas adaptées, par analogie aux halophytes, à supporter les conditions défavorables déterminées par ces acides eux-mêmes.

III

LES ASSOCIATIONS VÉGÉTALES ET LES SOLUTIONS DU TERRAIN

Les considérations exposées jusqu'ici quant à la nature des liquides circulant dans les terrains selon leurs propriétés physiques et chimiques, et quant au mode d'action que les divers éléments dissous dans le sol, peuvent exercer sur les racines des plantes avec lesquelles ils viennent en contact, portent à conclure que, dans l'étude de la distribution des espèces, on doit donner plus d'importance à la concentration et au coefficient isotonique des solutions qu'à la structure physique et à la nature chimique des terrains et des solutions dont ils sont imbibés ; ayant ainsi en vue, non pas tant ce que les racines peuvent absorber, mais les conditions qui sont faites au fonctionnement du système absorbant.

Les recherches de STAHL (3) ont démontré combien est grande l'importance de la concentration des solutions, dans lesquelles plongent les racines, sur les phénomènes de transpiration. Les phytogéographes n'ont pas toujours tenu compte de ce fait, d'une importance physiologique très grande. SCHIMPER (*op. cit.*) est, autant que je sache, le premier qui ait

(1) GRAEBNER (P.) et BENTHEIM (Otto von), *op. cit.*

(2) SCHIMPER, *op. cit.*

(3) STAHL (E.), *Einige Versuche über Transpiration und Assimilation* (Bot. Zeitung, LII, 1894).

observé comment les sels solubles du sol, quand ils y sont concentrés en quantité supérieure à celle qui peut être utilisée par la plante comme aliment, agissent, par leur concentration, sur les phénomènes osmotiques des racines, phénomènes dont la perturbation peut influencer le mode de développement des plantes elles-mêmes. RAMANN (1), et, après lui, GRAEBNER (2) ont trouvé une étroite relation entre la distribution de beaucoup de formes végétales et le contenu de sels dissous dans l'eau ; la concentration des solutions a, sous ce rapport, une plus grande importance que la quantité des sels faisant partie des solutions elles-mêmes, même s'il s'agit du bicarbonate de chaux. L'intérêt de cette constatation n'a pas échappé à LOPRIORE et lui-même déplore, dans ses recherches sur la flore des lacs de la Sicile, de n'avoir pu donner des analyses d'eau comme il l'aurait désiré.

Le rapport entre la distribution des plantes et la concentration des solutions, que RAMANN et GRAEBNER ont mis en évidence pour la végétation des tourbières de l'Allemagne du Nord, doit être étendu à l'étude de l'influence que les substrata les plus variés exercent sur les associations végétales. L'action de la concentration des solutions doit être considérée comme un phénomène physique qui, en altérant les propriétés physiologiques des cellules absorbantes, ralentit tout d'abord leur activité par rapport à la quantité d'eau et occasionne ensuite, dans le cas d'une diminution constante du coefficient osmotique de la solution du terrain, une absorption de liquide tellement intense qu'elle peut causer de profondes perturbations, non seulement dans la quantité, mais peut-être aussi dans la qualité du liquide absorbé.

Il ne sera pas difficile de démontrer comment beaucoup de soi-disant exceptions, qui se rencontrent dans la distribution

(1) RAMANN (E.), *Organogene Ablagerungen der Jetztzeit* (Neues Jahrbuch f. Mineral. Geol. und Paleontol., X Beilage Band, 1895-96).

(2) GRAEBNER (P.), *Handbuch der Heidekultur*. — Id., *Bildung natürlicher Vegetations Formationen in norddeutschen Flachlande* (Arch. d. Brandenburgia, IV, 1898 ; Naturw. Wochenschrift, XIII, 1898). GRAEBNER interprète l'influence du faible contenu en sels minéraux comme l'effet de la pénurie des *aliments* inorganiques, et ne considère pas l'influence que les solutions assez diluées exercent osmotiquement sur les racines.

des plantes par rapport au sol, sont facilement explicables, quand on considère non la nature du terrain lui-même, mais le coefficient osmotique des solutions qui viennent en contact avec les racines. En particulier, dans la catégorie très vaste des plantes soi-disant indifférentes, on trouve des exemples absolument convaincants à cet égard. Il est étrange, en effet, que dans l'étude de l'importance des facteurs édaphiques sur la distribution des plantes, on ait presque négligé de s'occuper des espèces soi-disant indifférentes ; au contraire, ce sont elles qui, précisément, en se comportant d'une manière intermédiaire entre les espèces exclusives quant au sol, offrent le moyen d'expliquer beaucoup de faits restés obscurs jusqu'ici.

Je commencerai par les plantes soumises à l'action des liquides ayant les concentrations moléculaires les plus élevées, pour arriver ensuite à celles dont les racines sont en contact avec des solutions très fortement diluées ; j'omettrai cependant à dessein de parler des plantes hygrophytes, en réservant l'étude complète après l'examen de la distribution des formes xérophytes et mésophytes.

Les plantes des lieux salés peuvent avoir leurs racines en contact avec des solutions dont la concentration peut varier entre 2 et 2,5 %, ainsi qu'on l'a déterminé expérimentalement, et supporter ainsi la pression osmotique très élevée de 12 à 15 atmosphères ; une telle concentration, toutefois, ne reste pas longtemps constante, parce que, sous l'action des pluies, le terrain peut perdre rapidement une partie du sel qu'il contient, et les racines se trouvent ainsi en contact avec des solutions relativement très diluées. C'est pourquoi, afin de pouvoir faire face à la pression osmotique exercée par les solutions du sol, les poils absorbants et toutes les cellules de la plante doivent, dans leurs hydroleucites, contenir des solutions approximativement isotoniques et par suite concentrées. Il en résulte que, lorsque, après de fortes pluies, la pression osmotique du liquide du terrain vient à s'abaisser, il doit se produire, pour rétablir l'équilibre osmotique, une forte absorption d'eau. Cette forte absorption fut déjà observée par VESQUE (1) et a été

(1) VESQUE (Jules). *De l'influence des matières salines sur l'absorption de l'eau par les racines* (Ann. des sciences natur., Bot., 6^e série, 1878).

confirmée récemment par CASU. Le rôle du chlorure de sodium qui reste, comme on sait, tel quel dans les cellules, sans être élaboré d'aucune façon, consiste très probablement à fournir des solutions capables de maintenir l'équilibre osmotique entre les liquides du sol et ceux des cellules.

Les plantes rudérales se comportent d'une manière très analogue aux halophytes ; l'analogie entre ces deux types d'associations fut déjà remarquée par DELPINO (1), mais n'a jamais été minutieusement étudiée.

Les terrains préférés des plantes rudérales sont caractérisés par la présence de sels solubles abondants, provenant, soit des produits de décomposition qu'on observe précisément à proximité des maisons, des lieux de dépôt, etc., soit de la désagrégation des composants minéraux d'un terrain fréquemment remué. En outre, dans de telles localités, les plantes sont exposées à des variations brusques et considérables dans la concentration des solutions qui les baignent, d'autant plus que les sels qui s'y trouvent sont très facilement solubles et que le pouvoir absorbant du sol y exerce une faible influence.

L'analogie entre le terrain dont nous parlons et celui des lieux salés ne pourrait être plus grande, bien que très probablement on n'arrive pas ici à ces fortes concentrations qui se produisent en présence du chlorure de sodium. En parfaite concordance avec une telle analogie, nous trouvons, aussi bien dans les terrains salés que dans les terrains habités par les plantes rudérales, des représentants très nombreux de la famille des Chénopodiacées et Amarantacées ; et bien qu'on trouve rarement les mêmes espèces dans les deux stations, à cause de l'étroite affinité systématique qui existe entre elles, beaucoup des espèces de l'une peuvent être considérées comme remplaçant celles de l'autre. Il existe de même une étroite analogie entre les espèces de plusieurs autres familles, telles que :

(1) DELPINO (F.). — De même SCHIMPER (*Indo-malaysche Strandflora*), dans quelques expériences exécutées sur des plantes diverses, spécialement sur les halophytes, a mis en relief l'affinité de l'action des solutions de sel commun, du salpêtre et des solutions nitreuses, sur l'habitat xérophile des plantes ; cette conception est mieux exposée dans *Pflanzengeographie*, où la xérophilie des plantes halophytes est mise en parallèle avec celle des Chénopodiacées, Solanacées, Crucifères, etc., nitrophiles.

RUDÉRALES

Polygonum sp. pl.
Rumex sp. pl.
Euphorbia Peplus, *E. Lathyris*.
Euphorbia helioscopia.
Daucus Carota.
Solanum nigrum.
Erodium cicutarium, *E. malacoides*.

HALOPHYTES.

Polygonum sp. pl.
Rumex spinosa, *R. maritimus*.
E. Peplis, *E. Pithyusa*.
Euphorbia paralias.
Daucus maritimus.
Solanum sodomaicum.
Erod. maritimum, *Erod. Jacquini-*
num.

Nous trouvons, en outre, dans les lieux plus ou moins salés, beaucoup de plantes qui, dans d'autres terrains, occupent de préférence la station rudérale : *Glaucium luteum*, *Lepidium rudérale*, *Alyssum campestre*, *Senebiera pinnatifida*, *Althæa officinalis*, *Trifolium resupinatum*, *Ecballium Elaterium*, *Artemisia campestris*, *Chenopodium ambrosioides*.

Pour confirmer ces analogies démontrées par l'observation, il y a les expériences de CAVARA sur la cryoscopie des végétaux, dans lesquelles l'auteur, procédant toujours avec la même méthode, a pu observer comment la concentration moléculaire dans les sucs de plantes de la même espèce, se maintient à peu près constante dans la station littorale et dans la station rudérale.

Dans les cellules de nombreuses plantes rudérales on a noté la présence de quantités considérables de nitrates ou d'autres sels potassiques en dissolution ; ces sels, qui restent tels quels dans les sucs sans être élaborés, n'ont certainement pas un but alimentaire dans le sens de fournir des substances destinées à l'assimilation. Bien qu'il manque, à cet égard, des expériences directes, il n'est pas hors de propos de penser que ces sels servent, comme le chlorure de sodium des halophytes, à régulariser les phénomènes osmotiques dans les tissus.

L'analogie entre la flore halophyte et la flore rudérale, qui est si étroite, malgré que les sels solubles contenus dans les terrains préférés par ces deux associations soient très différents, devient encore plus manifeste quand on pense que d'autres sels, aussi facilement solubles, mais ayant les caractères chimiques les plus divers, peuvent donner lieu au développement d'associations affines à celles qui viennent d'être étu-

diées. Ainsi, près des lacs salés de l'Égypte, riches en soude, la végétation ne se compose que de Salsolacées (MARCHESETTI) ; de même, des associations analogues se trouvent dans les stepes des plaines hongroises et caspiennes, où la soude se trouve en abondance.

Les plantes calcicoles vivent dans un sol où les liquides circulants sont doués d'une concentration moléculaire considérable ; mais, comme le carbonate de chaux y existe toujours en quantité plus que suffisante pour maintenir dans l'eau une certaine proportion de sels en dissolution, il en résulte que les racines se trouvent en présence de solutions osmotiquement très actives, mais non sujettes à ces variations extrêmes qui ont lieu dans les stations des halophytes et des rudérales. Ainsi que je l'ai déjà dit plus haut, la concentration moléculaire des solutions de bicarbonate de chaux est la seule cause qui puisse expliquer pourquoi le calcaire ne se comporte pas comme d'autres roches aussi riches en chaux, et expliquer aussi la présence d'une végétation calcicole sur certaines roches, comme celles contenant de l'anorthite, qui fournissent du carbonate de chaux parmi les produits de leur décomposition.

De même, le fait, qu'aux conditions chimiques du sol peuvent se substituer, comme on le sait très bien, des conditions climatiques spéciales, ne trouve son explication que dans l'état physique des liquides qui imbibent le sol. D'ailleurs, même dans les terrains non calcaires, mais ayant une structure physique particulière (dysgéogènes), facilement réchauffables, perméables et secs, les propriétés absorbantes sont insuffisantes à modérer la concentration des solutions qui s'y trouvent.

Les expériences cryoscopiques de CAVARA, que j'ai déjà eu l'occasion de citer, fournissent, par une autre voie, une confirmation à la nature saline de la végétation calcicole ; en effet, dans beaucoup d'espèces des stations littorales, qui vivaient aussi sur des collines calcaires arides, dans les environs de Cagliari, l'auteur a rencontré dans les sucs une concentration moléculaire très semblable à celles des sucs des mêmes espèces croissant dans les stations du littoral.

La flore des lieux incultes, des bords des chemins et des

champs, surtout après la moisson, présente une physionomie particulière, mais se rattache néanmoins à la flore rudérale et calcicole. Les botanistes ont, pour la plupart, rangé les espèces de ces stations parmi les indifférentes ; bien plus, si on prend la très longue liste des indifférentes et quasi-indifférentes de CONTEJEAN, les espèces préférant les stations uligineuses et les stations rupestres, et les espèces arborescentes, on peut dire qu'il ne reste plus que des espèces qui prospèrent en particulier dans les stations rudérales et dans les champs et les haies.

Des stations de cette nature, qui sont l'œuvre de l'homme, ont recueilli, ainsi qu'on peut aisément s'en convaincre, des plantes provenant de toutes les stations voisines avec lesquelles elles ont quelques affinités. C'est un fait connu que les espèces qui ont le plus contribué à fournir les espèces émigrées sont celles qui ont le plus d'affinité avec les espèces calcicoles et halophiles ; ainsi on y rencontre de nombreuses espèces de Papavéracées, de Plantaginacées, de Polygonacées ; on y trouve, en outre, des Crucifères, des Labiées et des Scrophulacées non hygrophytes, lesquelles ont toutes des représentants très nombreux dans les terrains les plus divers, tandis que, dans les terrains siliceux et humifères, le nombre en est plutôt rare.

Le sol découvert des champs présente, comme j'ai déjà eu l'occasion de le faire remarquer plus haut, toutes les propriétés requises pour que l'eau d'imbibition soit fournie de substances salines à concentration plutôt variable, et c'est spécialement dans les strates les plus superficielles du terrain que le coefficient osmotique de telles solutions est sujet aux oscillations les plus amples. Les plantes annuelles et bisannuelles qui croissent abondamment sur ces terrains ont, généralement, des racines peu profondes et vivent précisément dans cette couche sujette aux vicissitudes les plus diverses.

Une caractéristique de beaucoup d'espèces rudérales, champêtres et des haies, c'est d'avoir une étroite affinité avec les espèces croissant dans les lieux humides ; je reviendrai sur cet argument quand je traiterai des formes hygrophytes. Un caractère intermédiaire entre les espèces sus-citées et celles que je vais étudier maintenant, se présente, en tenant compte du peu d'informations exactes qu'on a sur elles, dans la flore du

gypse : il est vrai que les plantes en nombre restreint, observées par MACCHIATI sur des roches de cette nature dans l'Emilie, appartiennent, en partie, aux plantes caractéristiques des associations champêtres, et en partie à celles des endroits siliceux découverts et ensoleillés que je vais étudier.

Plantes silicicoles. — D'après l'étude que j'ai faite au début de ce travail, on peut distinguer trois grands groupes de *terrains siliceux*.

a) Il y a, tout d'abord, les terrains qui, en raison de leur structure mécanique particulière et des conditions climatiques, peuvent exercer d'une certaine manière leurs propriétés absorbantes, tels que les détritits rocheux, les roches sèches, exposées et chauffées par le soleil, les sables susceptibles de n'être mouillés que par l'eau de pluie, et, par conséquent, non aptes à être imprégnés de solutions salines d'une origine autre que la décomposition des sables eux-mêmes. Dans ces conditions, bien que les solutions qui peuvent se trouver dans le sol soient très diluées, leur degré de concentration peut varier beaucoup et atteindre des limites relativement élevées, certainement les plus élevées qui soient possibles dans les terrains siliceux.

Sous l'influence de ces variations, les plantes finissent par se trouver dans des conditions telles que, bien que d'une manière moins prononcée, elles se rapprochent des conditions de beaucoup de plantes des terrains calcaires ; parmi celles-ci, nous trouvons un grand nombre de xérophiles silicicoles ou indifférentes de CONTEJEAN, comme *Sempervivum*, *Sedum*, *Saxifraga*, quelques *Arenaria* et *Campanula*, et, par-dessus tout, beaucoup d'espèces de Labiées, famille qui n'a que de rares représentants dans les terrains non uligineux que j'aurai encore occasion de mentionner.

b) Dans le second groupe, il faut faire entrer les terrains dans lesquels, par suite de l'absence de variations thermiques de grande amplitude, par suite de la présence constante d'un certain degré d'humidité, et par suite de la formation d'une petite quantité d'humus, les propriétés absorbantes vont s'accroissant sans cesse et sont toujours suffisantes pour maintenir dans le liquide qui baigne les racines une certaine constance

de sa concentration moléculaire. Tels sont, spécialement, les terrains recouverts depuis très longtemps d'un manteau de végétation où a pu se former une sorte de croûte ou couche herbeuse. Dans la flore qui y croît se trouvent beaucoup d'espèces soi-disant indifférentes, telles que les graminées et les légumineuses des prés, *Achillea millefolium*, *Ranunculus acris*, *Lychnis flos-cuculi*, quelques *Crepis* et *Campanula* des prés ; leur développement, qui a lieu avec une plus grande fréquence dans les terrains siliceux, est possible sur les terrains calcaires quand a eu lieu déjà une décalcification suffisante des couches les plus superficielles.

c) Il y a ensuite des terrains dans lesquels les propriétés absorbantes sont toujours très intenses et facilement explicables, même après une forte dessiccation, comme cela arrive pour l'argile ; et d'autres terrains, au contraire, dans lesquels, par suite de la grosseur relative de leurs éléments constitutifs, par suite de leur peu d'altération, en raison de leur nature chimique et de leur volume, et à cause de la perméabilité très grande qui en dérive, on ne trouve jamais, pour ainsi dire, de sels dissous ou solubles et capables d'agir osmotiquement sur les racines. La flore qui croît sur ces deux types de terrains, pourvu qu'ils ne soient pas uligineux, est très uniforme ; c'est pourquoi on peut les rapprocher pour constituer le troisième groupe. Si l'argile se prête moins facilement à l'écoulement de l'eau, et, par suite, rend moins facile le transport des composés solubles, elle présente à un degré élevé les propriétés absorbantes et, pour compenser le manque de ces propriétés, les terrains graveleux ont une perméabilité qui permet l'éloignement des matériaux solubles ; d'ordinaire, cependant, sur un sol aussi perméable, la végétation prend un caractère plus xérophile. Et c'est sur ces terrains du troisième groupe que nous trouvons les silicicoles exclusives : *Silene rupestris*, *Gypsophila muralis*, *Scleranthus perennis*, *Jasione montana*, *Antirrhinum orontium*, *Anarrhinum bellidifolium*, *Genista scoparia*, *Calluna vulgaris*, diverses *Erica*, *Agrostis canina*, *Aira caryophyllea*, *Aira præcox*, *Vulpia dertonensis*, *Pteris aquilina*, etc.

La végétation de beaucoup de plantes préférant ce substrat-

tum offre un caractère colonial, et la réunion des racines des divers individus, leur séjour prolongé sur le sol, provoquent l'accumulation de quantités considérables d'humus, comme on l'observe dans nos terres de bruyères. En outre, beaucoup de plantes de bruyère, en plus du substratum aussi sec que celui que nous venons d'étudier, prospèrent encore sur les terrains plus riches en humus et plus humides.

Pour les *plantes saprophytes*, l'action de l'humus est facilement explicable, à cause de la fonction alimentaire qu'il exerce sur elles directement, au moyen de champignons qui vivent en étroite relation avec les racines (mycorhizes).

Egalement spéciales sont les *associations qui s'observent sur l'humus* et qui sont constituées par de nombreuses plantes à mycorhizes, pour lesquelles l'humus, par lui-même, et non à cause des liquides qui l'imbibent, constitue un *substratum* adapté non seulement aux plantes supérieures, mais encore aux champignons qui vivent en relation avec elles. Puisque de telles associations s'observent sur l'humus presque pur, dont les dépôts ont atteint une certaine épaisseur, on comprend très aisément comment elles peuvent se développer, jusqu'à un certain point, indépendamment de la composition chimique de la roche sous-jacente ; ainsi, en prenant toujours parmi les plantes classées comme indifférentes, on peut citer, pour nos régions : *Oxalis acetosella*, *Arbutus uva-ursi*, *Vaccinium Vitis-Idæa*, plusieurs *Pirola*, *Dentaria bulbifera*, *Maianthemum bifolium*, *Spiræa Aruncus*, *Polypodium vulgare*, etc.

Tandis que, dans les régions calcaires, les espèces sus-mentionnées exigent une forte quantité d'humus pour se développer, dans les régions siliceuses elles sont moins exigeantes à cet égard ; de fait, on sait combien est grande l'affinité qu'il y a entre les terrains riches en humus et les terrains siliceux ; et, ici, en dehors de l'affinité étroite au point de vue physico-chimique, il convient de s'arrêter pour indiquer les affinités qu'offre la végétation que ces terrains hébergent ; ce n'est pas le cas, cependant, d'y insister beaucoup, parce qu'elle a déjà été universellement admise, bien que diversement expliquée. Tout le monde sait que, dans les régions calcaires on trouve, ça et là, des associations d'espèces caractéristiques de localités

siliceuses, réfugiées sur des terrains riches en humus ; de telles observations ont été faites partout, dans les régions les plus diverses, et dans l'île de Bornéo, où ne manquent pas non plus les roches calcaires. BECCARI a pu constater que, dans cette île, les espèces de plantes qui préfèrent le calcaire sont très rares ; bien plus, la plus grande partie est calcifuge, sans compter les épiphytes (1).

L'étude de l'*épiphytisme* sert admirablement à compléter l'étroite analogie qui existe entre la végétation des terrains siliceux et celle des terrains riches en humus ; on sait que les épiphytes tropicales cultivées dans nos terres sont toutes calcifuges ; les épiphytes vasculaires sont très rares dans nos régions, et le *Polypodium vulgare*, qui est de ce nombre, est aussi une espèce silicicole (2).

Parmi les cryptogames, les mousses et les lichens ont été étudiés au point de vue de l'édaphisme ; or, les formes silicicoles de ces plantes qui se trouvent dans les régions calcaires s'y réfugient sur l'écorce des arbres. AMANN (3), dans un intéressant mémoire sur la flore bryologique du Valais, a observé que, même dans le versant nord des Alpes (où l'élément calcaire se trouve, pour ainsi dire, partout), il y a presque toujours des stations où les espèces calcifuges peuvent se réfugier ; et c'est ainsi, écrit-il, que sur ces terrains nous voyons constamment un certain nombre des espèces en ques-

(1) BECCARI (O.), *Nelle Foreste di Borneo*, Firenze, 1902. La végétation épiphyte des régions tropicales, outre son caractère calcifuge, se présente aussi sous des aspects très différents ; elle a une étroite affinité avec la végétation rupicole des forêts de l'Amérique (SCHIMPER : *Die epiphytische Vegetation Amerikas*, Iéna, 1888), avec la végétation alpine, avec la végétation halophyte et avec la végétation des solfatares des Indes orientales (SCHIMPER : *Indomalayschen Strandflora*). Evidemment, il ne s'agit pas d'une préférence pour un substratum chimiquement ou physiquement défini, mais d'une préférence pour toutes les conditions qui peuvent déterminer la xérophilie ; enfin, dans la distribution des plantes de cette nature, plusieurs facteurs autres que les facteurs édaphiques ont aussi une grande influence.

(2) FLICHE (P.), *Note sur l'épiphytisme du Polypodium vulgare* (Bull. Soc. Bot. de France, 1902). — BARSALI (E.), *Note sur le Polypodium vulgare* (Bull. Soc. Bot. Ital., 1903).

(3) AMANN, *Etude de la flore bryologique du Valais* (Bull. Soc. Murith. du Valais, Sion, 1898-99).

tion croître sur l'écorce et sur le bois des arbres. Dans le Latium, BRIZI a constaté que *Amblystegium irriguum*, que SCHIMPER (1) indique comme silicicole, se rencontre sur les bois en voie de décomposition. Même pour les Lichens, on observe toujours cette analogie entre les formes silicicoles et corticicoles (Lichens silicicoles-calcifuges de WEDDEL) (2).

Puisque je suis sur ce sujet, je rappellerai les observations de QUÉLET (3) et de BOUDIER (4) sur la distribution des Champignons par rapport à la nature chimique du sol. Cependant, à cause des degrés divers de saprophytisme dans les différentes espèces, de leurs rapports étroits de symbiose et de mutualisme avec les phanérogames supérieures, il est bien plus difficile de faire ressortir les causes qui règlent les rapports entre la nature chimique du sol et les champignons qui y croissent.

Toutefois, parmi les champignons hypogés, on observe des préférences très marquées en rapport direct avec la constitution chimique du sol ; des observations inédites, que M. le professeur MATTIROLO a bien voulu me communiquer, ont mis hors de doute que les espèces du genre *Elaphomyces* sont essentiellement liées à la présence du Châtaignier et des espèces arborescentes silicicoles, tandis que le genre *Tuber* s'observe particulièrement en relation avec les plantes croissant sur un sol calcaire.

Les études sur la distribution des Cryptogames, au point de vue de leurs relations avec le sol servent aussi à démontrer combien a peu d'importance par elle-même, à cet égard, la structure physique du substratum ; ainsi, l'analogie qu'on observe entre les conditions faites aux espèces saxicoles des roches siliceuses et calcaires, par rapport à la capacité calorifique, à la dureté, à la sécheresse, etc., est plus grande que

(1) SCHIMPER (W.), *Synopsis Muscorum Europæorum*, 2^e édit., Stuttgart, 1876.

(2) WEDDEL, *Les Lichens du massif granitique de Ligugé* (Bull. Soc. Bot. France, t. XX, 1873).

(3) QUÉLET in CONTEJEAN, *op. cit.*

(4) BOUDIER (E.), *Influence de la nature du sol et des végétaux qui y croissent sur le développement des champignons* (Congrès international de Botanique, Paris, 1900).

celle qui existe entre les roches siliceuses et les écorces. Toutefois, cette analogie marquée n'empêche pas que, sur la même roche de conglomérat, s'établissent des différences très nettes dans la distribution des espèces calcicoles et calcifuges, celles-ci vivant sur les cailloux siliceux, celles-là sur le ciment calcaire du conglomérat.

Pour les mousses, AMANN a encore observé que la poussière calcaire transportée par le vent sur des touffes de mousses croissant dans les terrains siliceux, est suffisante pour déterminer le développement d'espèces calcicoles, montrant ainsi combien l'adjonction de petites quantités de calcaire contribue à altérer le caractère de la végétation, bien que les conditions physiques ne soient changées en rien, sauf la concentration des solutions qui imbibent les touffes.

L'humus dont j'ai parlé jusqu'ici, tire son origine de la décomposition des matières végétales sous l'influence de causes variées, mais presque toujours en présence d'une certaine dose d'oxygène.

Mais, dans les tourbières, et même dans certains endroits secs, la décomposition des matières végétales a lieu dans un milieu privé d'oxygène, provoquant ainsi la production de corps de nature spécialement acide, ce qui explique le caractère particulier de la végétation qui s'y développe.

Le caractère prédominant de la végétation des terrains siliceux et humifères est éminemment hygrophile, tandis que celui de la végétation calcicole est xérophile, bien entendu à égalité de conditions climatiques. C'est précisément sur ce caractère que THURMANN a fondé un des meilleurs arguments pour établir sa thèse de l'influence physique du sol ; et la raison en est évidente, si on fait attention à la facilité qu'ont certaines roches siliceuses de donner naissance à des terrains capables de retenir l'eau, soit par simple capillarité, soit par suite de l'hygroscopicité des composés humiques fréquemment associés aux terrains siliceux. De fait, le caractère hygrophile de la végétation calcifuge atteint son maximum précisément là où l'eau est à son maximum de pureté par rapport au calcaire ; et le maximum de sensibilité à l'action toxique des sels de chaux se vérifie chez les plantes plus particulièrement hygro-

phytes des terrains siliceux et humifères (*Drosera*, *Sphagnum*).

Dans les stations préférées des plantes hygrophytes, l'eau n'occupe pas, comme dans celles étudiées jusqu'ici, seulement les petits méats qui séparent les particules du sol, mais elle imbibe par capillarité les méats plus larges, à travers lesquels elle peut se mouvoir facilement, ayant à vaincre un frottement beaucoup moindre. C'est ainsi que, par suite soit des conditions orographiques, soit des évaporations ou des précipitations atmosphériques, des variations de densité dues aux actions thermiques, l'eau se meut dans le sol avec une certaine rapidité, se renouvelant toujours en présence des racines ou de toute la plante ; c'est pourquoi de telles racines subissent, à un degré bien moindre que celles des stations plus ou moins sèches, l'influence des éléments constitutifs du sol sur lequel elles se développent. En outre, la composition chimique de l'eau est déterminée très souvent, non par le terrain qu'elle imbibe, mais par les terrains qu'elle a successivement traversés, de telle sorte que la flore hygrophyte est fréquemment d'un caractère très différent de la flore mésophyte et xérophyte qui l'entoure. Nous avons un très bon exemple de ce fait, ainsi que je l'ai déjà indiqué, dans la flore littorale, où la composition chimique du sable exerce une influence bien moindre que celle du chlorure de sodium des eaux qui la baignent.

Les rapports entre les solutions salines et la flore hygrophyte sont différents, suivant que leur concentration moléculaire subit des variations assez amples ou reste presque constante. Le premier cas s'observe particulièrement dans les lieux humides salés, où, pour les raisons déjà données, la salure peut varier très brusquement entre de grandes limites. La flore de ces stations permet d'observer quelques espèces qui sont un splendide exemple pour démontrer que la concentration moléculaire des solutions influe bien davantage sur les racines que la quantité d'eau mise à leur disposition ; ainsi, la majeure partie des Chénopodiacées des terrains salés prospèrent également bien dans les marais salés, dans les sables marins séchés et exposés à l'action du soleil, sur les rochers arides et calcaires et sur les détritits à une faible distance de la mer, mais non salés (CAVARA, CASU).

Les plantes hygrophytes des autres stations sont en grande partie sujettes à une constance relative dans la concentration moléculaire des sels dissous, que ces plantes vivent dans de grandes masses d'eau ou dans des petites, qu'elles soient immergées ou flottantes, ou qu'elles n'aient que la partie inférieure qui soit plongée dans l'eau. On sait que, dans les grandes masses d'eau, les variations ne sont jamais très importantes ; ce qui le prouve, c'est la constance des résultats des analyses chimiques exécutées à plusieurs reprises, soit dans un but scientifique, soit au point de vue de l'hygiène. Mais c'est dans les petites masses d'eau dormante que la composition chimique pourrait varier sensiblement par suite de l'évaporation ou de quelque précipitation atmosphérique ; cependant, dans ce cas, les parois et le fond du bassin sont tellement riches en substances humiques et argileuses, qu'alors les propriétés absorbantes du terrain entrent en jeu pour maintenir en équilibre la concentration saline de l'eau.

Néanmoins, bien que la concentration de l'eau se maintienne constante, il faut cependant distinguer différents degrés du contenu en substances dissoutes, en correspondance desquels on a différents types de formations végétales :

a) *Dans les eaux saumâtres*, la végétation phanérogamique présente des formes systématiquement très voisines de celles des eaux salées marines et de celles des eaux douces ; cependant, parmi elles nous trouvons des formes qui sont encore très répandues dans les eaux douces plus riches en sels dissous. On sait, en effet, que, dans les eaux très riches en sels de chaux, la végétation phanérogamique est plutôt rare et limitée à quelques *Potamogeton*, entre autres les *Pot. lucens*, *Pot. pusillus*, *Pot. pectinatus*, *Pot. marinus*, qui sont précisément communs aux eaux saumâtres et aux eaux douces à concentration saline considérable.

Les Characées offrent un autre exemple magnifique pour démontrer l'analogie qui existe, sous le rapport de la flore, parmi les diverses eaux riches en matières minérales, quelle que soit leur composition chimique ; tandis que le genre *Nitella* est caractéristique des eaux à basse concentration moléculaire, le genre *Chara* habite les eaux fortement minéralisées. Ainsi

les marais saumâtres hébergent des espèces qui vivent aussi dans les eaux riches en gypse ou en bicarbonate de chaux ; et quelques espèces, comme le *Chara foetida* et le *Ch. contraria*, se trouvent dans les eaux riches en sels de fer ; ainsi, dans les marais de la basse vallée d'Ossola, aux eaux pauvres en sels de chaux, le genre *Chara* se rencontre seulement en correspondance avec les amoncellements d'oxydes de fer caractéristiques des lieux tourbeux (1).

Sur les *Stillicidi* (2) formés d'eaux fortement minéralisées, la végétation se compose presque uniquement de mousses et d'hépatiques calcaricoles ; dans ces cas, comme l'a déjà remarqué AMANN, la végétation est tellement indépendante de la nature de la roche sous-jacente que, à propos du versant nord des Alpes Pennines, il a pu dire :

La flore des terrains siliceux, qui, d'ailleurs, n'est composée (abstraction faite des espèces indifférentes) que de types calcifuges, est formée en ces régions des deux éléments biologico-édaphiques suivants : 1° Espèces et associations hygrophiles-calciphiles ; 2° espèces et associations xérophiles-calcifuges.

b) *Toutes les eaux non salées, dont la minéralisation n'est pas bien prononcée*, comme dans les eaux dures, et dans lesquelles, toutefois, cette minéralisation se maintient relativement élevée (3), hébergent de beaucoup la plus grande partie des hygrophytes soi-disant indifférentes, que celles-ci soient complètement ou partiellement en contact avec l'eau. Il est évident que, de toute l'eau qui baigne les plantes, la majeure

(1) Dans le lac de Pergusa (Castrogiovanni, Sicile), dont la minéralisation de l'eau est assez élevée, spécialement par la présence du chlorure de magnésie, la végétation phanérogamique est limitée à quelques individus du *Potamogeton pectinatus*, tandis que l'eau est presque toute envahie par les *Characées* (LOPNIORE, p. cit. ; MIGULA, *Die Characeen in Rhabenhorst's Kryplog. Flora*).

(2) Roches arrosées d'eau tombant goutte à goutte.

(3) D'ordinaire, la minéralisation des eaux non salées est due principalement aux carbonates et sulfates de chaux et de magnésie, et les différences entre les diverses eaux sont surtout dues à ces deux composés ; j'ai donc adopté, dans l'étude de ces eaux, la mensuration des degrés de dureté au moyen de solutions de savon. Pour ce qu'on peut observer dans le Piémont, je crois que la limite maxima de dureté qui permette le développement des phanérogames ne dépasse pas 50 degrés français (lac du mont Cenis : principalement sulfate de chaux).

partie est physiologiquement superflue à leur développement ; c'est pourquoi, même dans les endroits simplement humides, dans lesquels le sol n'est pas trempé d'eau, mais en contient seulement la quantité qui suffit à ses besoins, leur développement est possible. Et, de même que la flore hygrophyte marine a des relations étroites avec la flore calcicole et avec la flore des décombres, caractérisées par un sol où l'eau est rare et à haute concentration moléculaire, celle qui se développe dans des eaux à concentration moyenne se rattache à d'autres flores non hygrophytes, avec des solutions à concentration moléculaire moyenne. C'est ce qui s'observe dans *Polygonum Persicaria*, *Pol. hydropiper*, dans quelques *Epilobium*, *Lythrum hyssopifolia*, *Bidens tripartita*, *Juncus bufonius*, *Panicum Cruz-Galli*, *Carex muricata*, *C. divulsa*, etc., une série de formes habitant, soit dans les stations uligineuses, soit dans les champs, soit dans les haies, soit dans les décombres et les chemins ; et, inversement, il m'est arrivé d'observer le *Solanum dulcamara* en très bon état de végétation dans des bourbiers, avec de l'eau marquant environ 25 degrés de dureté. Il est clair que ce qui constitue l'analogie entre les deux types de stations n'est pas tant le fait physique de la quantité d'eau à la disposition des racines, ou la richesse en argile ou en humus du fond du bourbier, ou la porosité d'un terrain le long d'un chemin : c'est seulement la concentration moléculaire du liquide qui baigne les racines qui peut expliquer de tels faits.

Abstraction faite de toutes les dispositions particulièrement adaptées à la flottaison dans les eaux tranquilles ou dans les eaux courantes au milieu desquelles les plantes hygrophytes se rencontrent, nous trouvons que l'influence de l'eau est toujours la même, qu'elle soit facilement mobile, comme celle des cours d'eau, ou presque tranquille, comme dans la boue tenue humide par un lent suintement. Ainsi, toutes autres conditions étant semblables, nous trouvons également bien développés les *Spartanium* et les *Typha* ou les *Phragmites* sur les bords d'un canal ou dans les marais presque sans écoulement, et dont l'eau n'est jamais renouvelée ; on peut en dire autant pour les formes aquatiques, qu'elles soient nageantes ou flottantes, dans les eaux tranquilles ou courantes.

c) *Les associations végétales qui se développent à proximité d'eaux très faiblement minéralisées* (dureté rarement supérieure à 4 degrés français) permettent de faire une série de constatations analogues à celles qui viennent d'être faites. Les plantes typiques de la flore calcifuge hygrophYTE sont les Sphaignes, les Droséracées, le *Ledum palustre*, etc., en un mot, les plantes des tourbières ; pour les Sphaignes, WEBER et GRAEBNER (1) ont démontré que les sels de chaux ne sont pas absolument toxiques quand ils se trouvent en solutions très diluées dans l'eau ; même dans ce cas tombent toutes les raisons mises en avant pour soutenir l'influence chimique dans la détermination de la nocivité des eaux calcaires pour les Sphaignes (2).

Ces plantes se développent bien partout, même dans les régions les plus calcaires, quand l'eau qui les baigne a été convenablement déminéralisée ; les dépôts tourbeux préexistants ou concomitants, dont l'origine dépend de plantes capables de supporter des doses relativement élevées de sels de chaux, se prêtent admirablement à produire ce résultat. La possibilité d'un tel fait est démontré par l'exemple bien connu tiré de la flore du Jura, où précisément les tourbières sont le refuge de beaucoup d'espèces calcifuges de la région. Un autre exemple du même fait nous est donné dans la très belle étude de RAMANN sur la flore du lac Plager, où les Sphaignes se développent sous forme de bordure autour du lac, profitant de la décalcification opérée par l'humus provenant des plantes plus résistantes qui croissent à la périphérie ou dans la partie plus centrale.

Tout comme dans les associations hygrophytes précédentes, celles qui sont en relation avec des eaux très peu minéralisées ont des affinités étroites avec celles des stations sèches éventuellement imbibées de solutions à concentration moléculaire

(1) WEBER, *Jahresber. der Männer vom Morgenstern. Heimatbund an Elb und Wesermündung*, 1900, Heft 3 ; GRAEBNER (P.), *Handbuch d. Hydrekultur*.

(2) On pourra consulter aussi à ce sujet le travail de OEHLMANN : *Vegetative Fortpflanzung der Sphagnaceen nebst ihren Verhalten gegen Kalk* (thèse de Fribourg, 1898).

très faible ; ainsi *Arnica montana*, *Calluna*, *Tormentilla*, plusieurs *Erica*, *Vaccinium*, etc., peuvent se trouver tout aussi bien dans des stations humides et tourbeuses ou dans celles qui sont siliceuses et humifères.

Maintenant que j'ai passé rapidement en revue les diverses associations végétales dans leurs rapports avec le sol, telles qu'elles se trouvent à un moment donné de la lutte qu'elles soutiennent constamment contre d'autres formes émigrées, il ne me reste plus qu'à étudier comment s'opère la succession de la végétation sur un terrain donné, et à voir si, et jusqu'à quel point, cette succession peut fournir un argument pour démontrer l'importance que la concentration moléculaire des solutions a dans l'étude de l'édaphisme.

Les meilleurs exemples de cette succession s'observent dans les terrains dits nouveaux, où il est facile de suivre le sort des associations variées qui s'y succèdent avec le temps. Comme les causes de la formation des terrains nouveaux sont variées, et qu'à chacune d'elles correspondent des types de végétation différents, je me bornerai à étudier :

1° La flore sur les stations originairement salées ;

2° Le développement de la végétation sur les terrains nouveaux ;

3° La formation des Sphagnaies ;

4° En outre, sur un terrain donné, pour des causes tout à fait spéciales, la végétation existante peut venir à manquer ; et alors la végétation nouvelle se présente avec des caractères tout particuliers et très différents, selon les causes qui ont donné lieu à la disparition de la végétation précédente.

1° *L'évolution de la flore dans les lieux salés* a été étudiée dans un mémoire très intéressant de FLAHAULT et COMBRES (1) ; relatif au delta du Rhône ; ce n'est pas ici le lieu de résumer cette étude connue de tous ceux qui s'occupent de ce genre de recherches ; je ne relaterai que les faits qui ont de l'intérêt pour le but que j'ai en vue.

Dans les localités où se sont déposés du sable et de la boue,

(1) FLAHAULT (Ch.) et COMBRES (P.), *Sur la flore de la Camargue et des alluvions du Rhône* (Bull. Soc. bot. de France, t. XLI, 1894).

transportés par les ondes marines ou fluviales, s'établit une végétation où domine l'*Arthrocnemum macrostachium* ; alors, dans le petit espace qui se trouve autour de ces plantes, se ramassent des détritits organiques et du sable, moins facilement transportés par le vent, parce qu'ils sont protégés par la végétation voisine ; de cette manière se forment de petits soulèvements de quelques centimètres, sur lesquels, par suite de l'action des pluies hivernales, peut s'établir une végétation moins nettement halophyte ; et, ainsi, le sable s'arrêtant lentement entre les buissons qui se sont développés, le niveau du sol s'élève lentement et la flore prend une physionomie ayant un caractère halophyte moins marqué jusqu'à ce qu'elle cède le pas à celle des dunes.

2° Même à l'intérieur des terres, par suite de certains mouvements du sol, des dépôts de décombres, de la culture, etc., il s'est formé une surface neuve adaptée à la végétation ; l'action dégradante intense, à laquelle sont soumises les particules minérales non encore défendues par un manteau de végétation, donne lieu à la production de matériaux solubles. Parmi les nombreuses graines qui y sont transportées par les agents de dissémination, les seules qui, en germant, supportent les conditions qu'elles y trouvent, sont celles des stations rudérales et champêtres, ou celles des stations affines. Si le terrain est riche en chaux soluble, les plantes rudérales, auxquelles s'adjoignent quelques espèces calcicoles, peuvent y demeurer pendant de nombreuses années, mais si les sels solubles et capables d'agir, d'une manière ou d'une autre, sur les poils absorbants, sont rapidement transportés, on voit, au cours de la troisième année, succéder une végétation où dominent les graminées, auxquelles s'associent, non des espèces franchement rudérales, mais des espèces des champs et des lieux incultes, c'est-à-dire moins résistantes aux pressions osmotiques élevées agissant sur les racines. Au bout de peu de temps, les espèces les plus résistantes disparaissent peu à peu, et le terrain, vu l'ensemble de la végétation qui le recouvre, se distingue à peine d'un pré ordinaire. Dans la plupart des cas de ce genre, l'homme n'a nullement contribué à altérer les conditions physiques ou chimiques du terrain,

ou la qualité et la quantité des végétaux qui y croissent.

La quantité des composés minéraux utilisables n'a certainement pas augmenté avec le temps à un degré tel qu'elle ait pu faire revêtir d'une végétation abondante un terrain primitivement stérile, et, du reste, les agriculteurs savent que, pour remédier à l'appauvrissement des couches superficielles du sol, il faut les revivifier en portant à la surface un peu du terrain encore riche en matières minérales, qui se trouve à une certaine profondeur.

3° *Le développement des Sphagnaies* a lieu, selon GRAEBNER (1), dans les terrains sableux, avec la succession suivante : d'abord des schizophycées diverses se développent, et pénètrent dans le sable jusqu'à trois millimètres de profondeur ; ensuite le sol est successivement occupé par *Radiola multiflora*, *Juncus capitatus*, etc., et, enfin, par les *Sphagnum*, *Ledum*, *Calluna*, etc. Même dans l'étude des associations disposées concentriquement dans les lacs qui se transforment petit à petit en tourbières, on observe toujours, premièrement, un *Phragmitetum*, ensuite un *Eriophoretum*, et, enfin, le *Sphagnetum*, quand, entre ces deux dernières formations, il ne s'en établit pas une autre de *Bryophytes*, un peu moins exigeante que les *Sphagnum*. La succession de ces formations dans l'espace peut donner exactement l'idée de la même succession, tout aussi bien dans le temps. Dans le développement des Sphagnaies, on observe comme dans les deux cas précédents, une succession de plantes de plus en plus sensibles à la concentration moléculaire des solutions, et ceci en même temps que les produits de la décomposition des formations précédentes permettent une déminéralisation progressive du *substratum*.

4° La disparition des associations végétales qui croissent sur un terrain donné peut être accompagné de certaines modifications dans les propriétés du sol ; mais celles-ci peuvent être, soit simplement physiques, soit chimiques ; dans le premier cas, comme après la coupe des bois, la flore qui se développe

(1) GRAEBNER (P.), *Studien über die norddeutsche Heide* (Bot. Jahrb., XX, 1895).

présente un caractère xérophile évident, et ceci est facile à comprendre. Mais, sur les terrains jouissant d'un pouvoir absorbant considérable, on observe toujours les plantes des terrains siliceux et humifères et jamais celles des terrains calcaires ; ainsi, après la coupe des bois qui croissent sur le sol riche en argile des collines de Turin, il se constitue comme l'a observé NĒGRI, une association xérophile dont le type est la Callune ; ainsi, après la mort des *Calluna* dans les vieilles terres de bruyère, il se développe de nouvelles *Calluna* provenant de graines, et, ici encore, on voit que les variations de la nature physique du sol ne suffisent pas à provoquer des altérations profondes dans le caractère de la flore. Si, au contraire, la destruction de la végétation précédente est provoquée par un incendie, à la suite duquel se forment, en abondance, des sels solubles, le caractère de la flore change complètement. De même, sur les charbonnières, apparaissent *Plantago*, *Polygonum*, *Chenopodium*, etc., formes remarquablement adaptées à des concentrations élevées ; et parmi ces formes figure *Funaria hygrometrica* qui se trouve aussi sur les suintements où les eaux d'écoulement contiennent une certaine proportion de sels dissous. De même aussi, sur les tourbières brûlées croissent *Senecio silvaticus* et *Epilobium angustifolium*, plantes hygrophytes habitant des terrains à concentration saline moyenne (ī).

Tout ce que j'ai dit jusqu'ici sur les relations entre les plantes et la concentration moléculaire des liquides du sol pourrait, en raison de l'abondance des arguments et des faits cités comme preuves, être suffisant pour déterminer la méthode à suivre dans l'étude de l'édaphisme, et l'importance qu'on doit attacher à la constitution physique et chimique du sol.

Dans l'accomplissement de la tâche que je me suis imposée, j'ai eu le plus grand soin de m'appuyer non seulement sur mes observations, mais sur les données fournies par des observateurs et expérimentateurs d'une valeur indiscutable ; ce n'est pas que je doute que cette nouvelle manière de considérer

(1) WARMING (E.), *Ökologische pflanzengeographie* II Aufl., Berlin, 1902.

l'édaphisme puisse rencontrer quelques difficultés à être acceptée par les botanistes. Au contraire, il me semble que les déductions, que j'ai exposées systématiquement pour la première fois, sont déjà transparentes, bien que très imparfaitement définies, dans presque tous les travaux modernes de phytogéographie.

Toutefois, à ces considérations théoriques, il est toujours utile d'ajouter une confirmation expérimentale, et celle-ci peut se faire soit en opérant sur des terrains habités par des plantes connues des phytostaticiens comme édaphiquement caractéristiques, soit sur des plantes élevées sur des substrata dont les propriétés sont bien connues.

Ce sera l'argument dont je m'occuperai dans les deux derniers chapitres.

IV

RECHERCHES EXPÉRIMENTALES SUR LES SOLUTIONS DU TERRAIN

L'étude des liquides qui circulent dans les terrains cultivés a constitué et constitue l'un des problèmes les plus difficiles pour ceux qui s'occupent des sciences agricoles. Du jour où on a reconnu qu'il n'y a que les produits qui sont dissous ou facilement solubles qui influent sur la vie des plantes, on a cherché, par des méthodes diverses, à faire l'analyse chimique du terrain, en essayant d'établir des distinctions bien nettes entre les diverses formes, dissoutes, solubles et insolubles, sous lesquelles les éléments variés se présentent et concourent à constituer le sol. C'est pourquoi les méthodes d'analyses se sont multipliées, surtout les méthodes ayant pour but d'analyser la chaux et le phosphore, les deux éléments dont l'influence varie le plus, suivant la solubilité de leurs dérivés dans le sol ; beaucoup de méthodes d'analyses répondent à ce but.

Mais, pour ce qui regarde la détermination de la composition chimique des solutions qui imbibent le sol, on est resté plus en retard ; naturellement, il ne suffit pas d'ajouter de l'eau au sol pour diluer ainsi les liquides qu'il contient, et, de la solution qu'on obtient, en tirer des déductions analytiques ; il ne

suffit pas de faire digérer les échantillons de terre avec de l'eau chargée d'acide carbonique, pour extraire les produits réellement solubles dans les conditions naturelles.

Même les lysimètres, qui recueillent l'eau qui a traversé de nombreuses couches du sol après les pluies et qui s'écoule à la partie inférieure de ces appareils, ne donnent pas des liquides qui correspondent à ceux qui existent réellement dans le sol, mais seulement de l'eau qui contient ce que le sol n'a pas retenu. On n'a pas, par conséquent, une idée adéquate de ce que contient l'eau qui adhère aux particules du sol et aux racines, même longtemps après les pluies (SESTINI).

La méthode qui répond le mieux à la vérité est celle indiquée par SCHLOESING (1) ; elle consiste à faire tomber, sur un volume de terre considérable et très lentement, une pluie très fine d'eau distillée ; les premières portions du liquide qui tombe goutte à goutte à la partie inférieure de l'appareil, seraient, selon l'auteur, celles qui sont réellement contenues dans le sol et qui ont été déplacées par l'introduction de la nouvelle eau, sans que, au moins pour les premières portions, il se soit opéré un mélange avec cette dernière. De fait, il est facile de se convaincre que, tandis que les premières portions qui tombent goutte à goutte conservent une composition chimique à peu près constante, au bout de quelque temps a lieu un changement brusque et très notable dans la composition de l'eau qui s'échappe. L'explication que SCHLOESING donne de cette constance ne convainc pas entièrement. Peut-être aujourd'hui, en raison des connaissances que nous avons sur les corps colloïdes, sur leur pouvoir absorbant, sur les propriétés qu'ils ont de céder leurs sels à l'eau pure quand il se produit un écart suffisant entre leur richesse en substances absorbées et la quantité d'eau du milieu ambiant, peut-on expliquer autrement le mode de fonctionnement de la méthode de SCHLOESING. Dans la première phase, celle de la constance du liquide qui s'échappe de l'appareil, l'équilibre entre les corps colloïdaux du sol et l'eau qu'on a ajoutée, se maintient,

(1) SCHLOESING (T.), *Comptes rendus Acad. des Sciences*, t. LXIII, 1866 ; t. LXX, 1870.

Dans la seconde, l'équilibre étant rompu, il se produit un délayage, une véritable dialyse de l'échantillon étudié.

Si la méthode de SCHLÖESING est celle qui s'éloigne le moins de la vérité, et, par suite, peut s'appliquer à l'étude de la terre arable, elle n'en présente pas moins de grands inconvénients. Tout d'abord, il faut mettre la terre dans des appareils spéciaux pour la soumettre à l'opération, et tout le monde sait, les agriculteurs plus que tous autres, l'influence que le mouvement exerce sur la circulation des liquides ; en outre, cela demande qu'on se serve d'une terre fine, homogène et bien tassée dans l'appareil. Or, dans l'étude du sol naturel *in situ* où, sous une épaisseur de quelques centimètres seulement, on peut observer un feutrage de racines, puis une couche d'humus, puis des cailloux, du sable, etc., il est impossible d'obtenir des résultats dont on puisse faire cas. Il est facile, par suite, d'examiner quelles difficultés offre la récolte des échantillons, nécessairement non inférieurs à quelques kilogrammes, quand il faut les prendre dans un pâturage ou dans une forêt des Alpes ou dans la fissure d'une roche, pour être transportés au plus vite dans un laboratoire sans qu'il se dessèchent ou qu'ils se mouillent, pour n'altérer en aucune façon leurs conditions physiques.

Néanmoins, j'ai cherché à utiliser autant que possible cette méthode ; mais les petites quantités de liquide que j'en obtenais n'étaient pas analysables quantitativement, et la méthode était trop incommode pour une simple recherche qualitative ; je fus, par conséquent, contraint de l'abandonner.

M'étant bien vite convaincu que les façons variées dont les divers types de terrains se comportent consistaient surtout dans la présence : chez les uns, de solutions relativement riches ; chez les autres, de solutions pauvres en sels, en particulier en sels de chaux, solutions dépendant à leur tour respectivement d'un pouvoir absorbant du sol faible ou élevé, j'en conclus qu'il fallait simplement se borner à reconnaître si les principaux sels alcalins du sol s'y trouvaient ou non dissous.

Je fis l'expérience suivante : je mis dans la terre des morceaux de gélatine très pure ou d'agar, préalablement lavés et desséchés afin qu'en absorbant l'eau du sol avec lequel ils

étaient en contact, ils puissent s'imprégner des solutions existantes ; ayant ensuite extrait les morceaux, je les sectionnai et, dans les sections, je cherchai, par voie microchimique, la présence de la chaux, de la potasse, de la magnésie. Avec cette méthode j'obtins un avantage considérable et fus à même de pouvoir distinguer les corps présents à l'état de solution vraie de ceux existant à l'état colloïdal. On sait que les corps à l'état colloïdal ne sont pas capables de traverser un autre corps colloïdal tel que la gélatine ; c'est pourquoi les sels que j'aurais pu trouver éventuellement dans cette gélatine ne pouvaient provenir que de véritables solutions. Mais, là, je rencontrai plusieurs difficultés ; tout d'abord, par suite de l'hygroscopicité des corps employés, ceux-ci s'emparaient de la vapeur d'eau du sol plus rapidement que de l'eau à l'état liquide, si le contact entre la terre et la gélatine n'était pas très intime ; en outre, sous la pression provoquée par le gonflement des morceaux de gélatine, et sous la pression du terrain sus-jacent, tenu évidemment un peu tassé, les morceaux se désagrégeaient très souvent et rendaient toute analyse impossible. A cause de ces inconvénients et de quelques autres d'ordre pratique, je recourus à une autre méthode qui m'a donné de très bons résultats.

On sait que l'alizarine et la purpurine ont la propriété de donner des précipités colorés avec certains oxydes métalliques ; ainsi l'alizarine donne des précipités azuro-violacés avec les sels de chaux, rouges avec l'hydrate d'alumine, noir-violacés avec l'hydrate de fer, des colorations roses avec les dérivés alcalins du potassium, violettes avec ceux de l'ammonium, etc. ; en somme l'alizarine donne des réactions facilement perceptibles avec tous les sels qui peuvent se trouver dans le terrain. Un morceau de papier-filtre à analyse très pur, imbibé d'une solution alcoolique d'alizarine, et séché, donne, s'il est mis en contact avec le sol, une réaction colorée qui est le plus souvent celle des oxydes alcalino-terreux. En enveloppant le petit morceau de papier ainsi préparé dans une feuille très mince de parchemin végétal bien lavé, comme pour la préparation des filtres à analyse, et en ayant soin, en pliant bien le papier, d'empêcher que l'eau passe par ailleurs que le

papier, il est facile de construire de petits dialyseurs. En les mettant ensuite dans le sol qu'on tasse bien tout autour, l'alizarine est ainsi protégée du contact avec les composés minéraux insolubles, et aussi du contact avec les colloïdes, qui ne traversent pas, comme on sait, le parchemin ; dans ces conditions, il n'y a que les solutions qui puissent agir sur l'alizarine.

Pour plus de commodité, j'avais l'habitude, dans les nombreuses excursions faites dans ce but, de prendre de la terre et de la mettre dans des sacs de papier, après y avoir placé un des petits dialyseurs ainsi préparés que je recouvrais de terre ; je portais ensuite le sac bien enveloppé dans le laboratoire, où je le tenais, pendant un jour ou deux, sous une cloche afin d'empêcher l'évaporation ; ensuite j'examinais le résultat. Lorsque la terre était très sèche, et même lorsqu'une dessiccation ultérieure pouvait altérer la netteté des résultats, j'enveloppais la terre non dans du papier, mais dans des feuilles de gutta-percha, comme celles dont on se sert pour les pansements.

Quelle que soit l'humidité de l'échantillon, elle est suffisante pour que la coloration du petit morceau de papier ait lieu si les conditions chimiques et physiques du sol le permettent. Tout au plus, dans certains cas, la dessiccation de l'échantillon de terre est si grande que la réaction n'a lieu qu'avec une extrême lenteur ; dans ce cas, en maintenant le paquet sous la cloche avec d'autres pourvus d'une humidité plus grande, il peut absorber, en vertu de son hygroscopicité naturelle, le peu de vapeur d'eau nécessaire pour faciliter la réaction, sans que, pour cela, les conditions physiques de la terre soient modifiées.

Très souvent, particulièrement dans les terres siliceuses, les petits morceaux de papier alizarinés n'indiquent aucune réaction, ou plutôt se présentent, selon la règle, colorés en jaune ocreux ; ou bien il apparaît une teinte rosée très faible due évidemment à des sels de potassium. Dans le cas où la réaction a un résultat négatif, ce serait trop s'avancer que d'affirmer que les composés salins sont tous liés aux corps colloïdes ; en ce qui me concerne, je ne me crois pas autorisé à formuler une pareille conclusion ; selon toute probabilité, les sels sont

en dissolution tellement diluée, que ceux qui sont contenus dans le liquide dont on s'est servi pour imbiber d'alizarine le petit morceau de papier, se sont fixés sur la cellulose du parchemin.

(Ces observations étant faites, le D^r GOLA donne ensuite les résultats de plusieurs centaines d'expériences qu'il a effectuées, dans de nombreuses localités du Piémont, sur les terrains les plus variés sous le rapport de la structure physique, de la composition chimique, des conditions climatiques, de la culture, etc. Nous ne croyons pas devoir donner ici tous ces détails, qui n'intéresseraient pas beaucoup nos lecteurs français.)

Dans la vallée d'Ossola, à côté des terre-pleins de la voie ferrée Novare-Domodossola, qui date d'environ quinze ans, on élève de nouveaux terre-pleins avec des matériaux identiques, quant à leur origine, à ceux des anciens terre-pleins ; tandis que les nouveaux sont recouverts d'une maigre végétation composée de *Phytolacca decandra*, *Chenopodium album*, *Amaranthus retroflexus*, *Setaria glauca*, *Polygonum Persicaria*, etc., les anciens se sont recouverts d'une végétation abondante de *Robinia* ou d'herbes des prés, qui se distinguent peu de celle des localités voisines. Les échantillons pris sur le nouveau terrain me donnèrent toujours une réaction positive, tandis que la réaction des échantillons recueillis dans la couche intéressée par les racines des vieux terre-pleins fut toujours négative (1).

En outre, l'expérience suivante me donna de bons résultats. Divers échantillons de terre de prés, de talus, de champs siliceux, qui avaient donné une réaction négative ou faible, furent desséchés pendant quelques mois dans le milieu ordinaire du laboratoire, puis pesés afin d'évaluer la perte d'eau ; j'y ajoutai ensuite une quantité d'eau distillée égale à celle qu'ils avaient perdue ; la réaction fut toujours positive et même dans les échantillons où, auparavant, la réaction avait été faible, elle fut alors toujours plus intense qu'auparavant.

(1) Depuis les deux ans que date leur construction, les espèces sus-indiquées ont presque toutes disparu et ont été remplacées par *Erigeron canadense* et *Setaria glauca*, avec très peu de *Trifolium pratense*.

Mon collègue, le D^r NEGRI, dans un récent voyage qu'il fit dans les îles Canaries, pour y faire des études bryologiques, voulut bien avoir l'obligeance de contrôler, en ce qui se rapporte à la flore bryologique, ce que j'avais eu l'occasion de constater dans le Piémont. Les résultats qu'il m'a communiqués, et dont je suis bien aise de le remercier vivement ici, confirment pleinement le rapport étroit qui existe entre l'habitat des Mousses et la présence ou l'absence de réaction avec l'alizarine de la plupart des liquides du *substratum*.

Les résultats des expériences faites sur un nombre assez considérable d'échantillons ne pourraient mieux démontrer l'excellence de la méthode adoptée pour l'étude du sol ; ce qui constitue, en outre, un des plus grands mérites de ce système, c'est qu'il permet d'étudier le sol en tenant compte non de ce qui est soluble, mais de ce qui est réellement dissous et agit sur les cellules des plantes. En effet, les résultats des expériences montrent combien il est nécessaire de faire cette distinction, parce que, dans des terrains divers, voire dans le même terrain en différentes conditions, la richesse des solutions circulantes varie continuellement. Le degré variable de concentration de ces solutions et la variabilité de cette concentration constituent, comme je crois l'avoir démontré, un des facteurs principaux dont on doit tenir compte pour illustrer l'importance de l'édaphisme dans la distribution des plantes.

Je tâcherai maintenant de montrer comment, même dans les plantes, on peut reconnaître expérimentalement qu'il existe une certaine sensibilité par rapport aux concentrations salines variées avec lesquelles ces plantes viennent en contact.

V

EXPÉRIENCES SUR LA GERMINATION DES PLANTES DANS DES SOLUTIONS SALINES DE CONCENTRATIONS VARIÉES

Les espèces de plantes dont on s'est servi jusqu'ici pour étudier l'influence exercée sur elles par les solutions salines de concentration variée, ont été le plus souvent choisies indépen-

damment de leur distribution par rapport au sol ; ainsi, on a choisi généralement les plantes vulgaires, qui servent pour toutes les expériences de physiologie, faciles à faire germer et à cultiver, *Triticum*, *Zea*, *Lupinus*, *Pisum*, *Phaseolus*, etc. Font exception les halophytes, comme étant celles dans lesquelles on a bien vite reconnu la grande influence qu'exerce, plus que le chlorure de sodium, la concentration élevée des solutions dans lesquelles elles vivent.

Il ne s'est pas fait, que je sache, des expériences comparatives sur l'influence que la concentration différente des solutions salines exerce sur les plantes ayant des exigences spéciales par rapport aux conditions du sol. A ce point de vue, on sait que les halophytes sont celles qui résistent le mieux aux concentrations élevées, tandis que les autres plantes ne supportent pas une proportion de sels supérieure à 0,2-0,5 %.

Le but de mes expériences a été d'observer si, toutes conditions égales d'ailleurs (composition chimique du substratum, humidité, température, etc.), on pouvait observer chez les plantes, par exemple silicicoles, une résistance aux concentrations salines élevées moindre que chez les calcicoles.

La meilleure méthode pour une telle recherche est, à mon avis, celle qui consiste à étudier les phénomènes osmotiques dans les poils absorbants ; cependant, elle offre beaucoup de difficultés : tout d'abord, le coefficient isotonique des poils absorbants, comme, du reste, de toutes les cellules, varie beaucoup avec leur âge et est spécialement en relation avec les phénomènes d'accroissement ; en outre, beaucoup de phanérogame habitant les terrains à basse concentration moléculaire ont très souvent leurs racines pourvues de mycorhizes, remplaçant les poils absorbants (*Ericacées*, *Cistacées*, *Amentacées*). Enfin, puisqu'il est intéressant, pour le but que je me propose, de connaître, préalablement au coefficient isotonique du sol convenable à chaque plante, la limite maximum de pression osmotique que chacune d'elles peut supporter, il est très difficile de pouvoir établir exactement, avec la méthode de l'isotonie, un tel coefficient limite. En effet, on sait que cette limite est, jusqu'à un certain point, dépendante des variations plus ou moins rapides et intenses de la concentration des solutions du

milieu ambiant (1). Il en résulte une série de complications telles que, seulement en un petit nombre de cas, on peut considérer les résultats comme exacts.

J'ai donc suivi une autre méthode, beaucoup plus simple, et qui, bien qu'elle ne fournisse pas sur les rapports entre les plantes et les solutions des informations aussi détaillées que la précédente, bien que, par conséquent, moins analytique, donne une démonstration absolument certaine de tout ce que je veux prouver.

J'ai fait germer les graines des diverses espèces, choisies selon leur habitat, sur du charbon trituré et bien lavé, afin d'éviter la formation, par les sécrétions possibles des poils absorbants, de produits de décomposition du substratum capables de modifier le coefficient osmotique de la solution ambiante. Le charbon était imbibé de solution de nitrate de potasse ou de soude. Pour éviter que l'évaporation de l'eau puisse altérer la concentration des diverses solutions, les expériences furent toujours faites sous une grande cloche, afin que la quantité de vapeur d'eau de l'atmosphère fût toujours voisine du point de saturation.

Avec cette méthode, il était possible de contrôler tout ce que j'avais déjà observé dans les recherches que j'avais faites sur la semi-perméabilité de quelques couches cuticulaires existant dans les téguments séminaux de beaucoup de plantes (2). Ainsi que j'ai déjà eu l'occasion de le faire remarquer à propos de ces recherches, les graines dont les téguments, sous l'influence de solutions hypo- ou hypertoniques, peuvent devenir turgescents ou flasques, sont en nombre très restreint ; c'est pourquoi cette étude ne peut se faire que sur quelques espèces, généralement sur des halophytes. Avec les expériences que je viens de faire maintenant, on peut, en tenant compte de la germination, qui est plus ou moins rapide et parfaite, observer les rapports entre les solutions salines et les téguments séminaux, indépen-

(1) Cf. PFEFFER (W.), *Pflanzenphysiologie*, et les travaux plus récents de PANTANELLI (E.), dans les *Annali di Botanica* et dans *Jahrb. f. Wiss. Bot.*, 1901.

(2) GOLA. Voy. la *bibliographie* de la première partie du présent travail.

damment des changements de volume que ces téguments peuvent subir.

La germination d'une espèce donnée procède, sous le rapport de la régularité et de la rapidité, d'une manière identique, tant que la concentration des solutions salines reste au-dessous d'une certaine limite ; au delà de cette limite, la germination est considérablement retardée : sa durée est quelquefois de trois ou quatre fois le temps normal et, si la concentration s'accroît de plus en plus, la germination n'a plus lieu. J'ai observé, en outre, que, chez les individus qui croissent dans des solutions fortement concentrées, les poils absorbants sont flétris sur l'étendue de la racine qui est en contact avec le liquide, tandis qu'ils sont bien développés sur la partie, voisine du collet, en contact avec l'atmosphère saturée de vapeur d'eau.

Les plantes que j'ai choisies pour leurs préférences par rapport au sol appartiennent aux divers groupes que j'ai analysés au cours de ce travail : halophytes, calcicoles, rudérales, ségétales, silicicoles ; je n'ai pu étudier les humicoles, puisque je n'ai pas réussi à les faire germer, pas même sur du charbon arrosé d'eau distillée ; on sait, du reste, avec quelle irrégularité les embryons des Ericacées, du *Narthecium ossifragum*, etc., se développent et combien leur germination est difficile.

Les solutions salines avaient des concentrations régulièrement croissantes de 0,1 % à 1,01 % en volume de KNO_3 , différant entre elles de 0,1 % ; celles de concentration plus élevée, de 1,01 % à 5 %, différaient de 0,5 %.

Les résultats des expériences ont été presque identiques en employant les solutions de l'un ou l'autre sel (potasse ou soude) ; je me bornerai à relater (v. le tableau ci-après) les expériences relatives aux plantes germées sur KNO_3 .

ESPÈCES ÉTUDIÉES	Concentration	Concentration
	maximum pour 100 permettant une germination normale.	maximum pour 100 permettant une germinat. quelconque.
<i>Genista scoparia</i>	0,4	0,5
<i>Cistus salviæfolius</i>	»	0,5
<i>Trifolium arvense</i>	»	0,6
<i>Aira caryophyllea</i>	»	0,8

ESPÈCES ÉTUDIÉES	Concentration maximum pour 100 permettant une germination normale.	Concentration maximum pour 100 permettant une germinat. quelconque.
<i>Jasione montana</i>	0,5	0,8
<i>Scleranthus perennis</i>	0,5	0,8
<i>Lythrum salicaria</i>	0,8	0,8
<i>Digitalis purpurea</i>	0,5	1,0
<i>Vicia cracca</i>	0,5	1,0
<i>Rumex alpinus</i>	»	1,0
<i>Æthionema Thomasianum</i> .	1,0	2,0
<i>Lepidium campestre</i>	1,5	2,0
<i>Sesleria cœrulea</i>	»	2,0
<i>Cistus fumana</i>	»	2,0
<i>Iberis sempervirens</i>	»	2,0
<i>Triticum sativum</i>	1,5	2,5
<i>Genista radiata</i>	2,0	3,0
<i>Lychnis githago</i>	2,0	3,0
<i>Spergula arvensis</i>	2,0	3,0
<i>Papaver Rhœas</i>	»	3,0
<i>Amarantus patulus</i>	2,5	3,5
<i>Salsola Kali</i>	3,0	3,5
<i>Salsola Soda</i>	3,0	4,0
<i>Polypogon monspeliensis</i> .	3,0	4,0

Les résultats des expériences démontrent que la germination et le premier développement des plantules peuvent avoir lieu même avec des solutions considérablement concentrées ; cette concentration atteint une limite bien supérieure à la limite maximum communément admise comme supportable pour les plantes non halophytes.

Pour le but de mon travail, il n'est pas nécessaire, pour le moment, d'analyser ce fait plus en détail ; je crois néanmoins utile de faire observer que les plantules ne supportent cette concentration que pendant peu de temps, car, aussitôt que la période germinative est terminée, elles dépérissent rapidement. Ceci dépend peut-être de l'influence que l'état de nutrition et l'âge des cellules en voie de développement exercent sur les phénomènes d'adaptation, aux fortes concentrations salines ; à la fin de la période germinative, quand les poils de la racine doivent entrer en fonction, ils ne sont pas capables de résister à l'hypertonie des solutions.

Après cela, je crois avoir donné une preuve du rapport étroit qui existe entre la résistance des racines des plantes aux con-

centrations élevées et la distribution des espèces dans les divers terrains tels qu'on les observe dans la nature. Maintenant, il me reste à examiner plus en détail les faits constatés, c'est-à-dire à voir quelle est, dans les espèces caractéristiques des différents terrains, la sensibilité aux différences de concentration, et à voir par-dessus tout si cette sensibilité varie entre des limites étroites pour toutes les plantes ou si, par exemple, les plantes humicoles peuvent supporter sans inconvénients des variations dans les concentrations aussi grandes que les variations supportées par les halophytes et les ségétales. L'étude de ces problèmes, que j'ai déjà commencée, fera l'objet d'une note spéciale que je publierai en son temps (1).

VI

CONCLUSIONS

Tous les agents externes qui exercent une influence sur la dégradation des roches, la composition chimique et les caractères physiques de ces roches elles-mêmes, les phénomènes dépendant de l'activité vitale des plantes et des animaux, constituent autant de facteurs dont le mutuel contraste donne lieu à la formation des terrains qui constituent le *substratum* de la vie végétale. Par la prédominance de tel ou tel facteur, ces terrains peuvent prendre des caractères très différents. C'est d'après ces caractères qu'on peut diviser les terrains en deux grands groupes.

Dans les terrains du premier groupe, les solutions qui les imbibent sont pourvues d'une minéralisation relativement grande et la concentration de ces solutions peut varier souvent dans des limites assez étendues ; dans ceux du deuxième, la minéralisation est très faible et varie dans des limites très rapprochées.

Les racines et les divers organes des plantes qui se trouvent en rapport avec des solutions du premier groupe sont soumis

(1) Cette note qui, en réalité, est un magistral ouvrage, vient de paraître (V. ci-après : *Deuxième mémoire*).

à une pression osmotique élevée ; de plus, cette pression est très variable et les plantes doivent utiliser les moyens de régularisation dont elles disposent, pour obvier aux différences de tonicité des solutions externes par rapport au système absorbant.

Dans les plantes du second groupe, la pression osmotique qui agit sur le système absorbant est très basse, et sa constance relative permet à ces plantes de pouvoir se passer des dispositions régulatrices qui sont nécessaires aux premières. Dans les premières, le phénomène d'absorption s'accomplit régulièrement, quelle que soit (entre certaines limites) la concentration des liquides du sol ; dans les autres, les fortes variations de tonicité du liquide extérieur occasionnent des troubles, spécialement dans l'ascension des éléments minéraux, ainsi que l'ont observé tous ceux qui se sont occupés de la chlorose des plantes pour cause édaphique ou qui ont modifié expérimentalement les liquides du sol (1).

Les plantes arborescentes sont, pour la plupart (excepté *Castanea vulgaris*, *Pinus silvestris*, *Betula alba*, *B. pubescens*, etc., qui sont silicicoles, et l'*Acer opulifolium*, ainsi que le *Prunus Mahaleb* qui sont calcicoles), considérées comme indifférentes, et il est facile de s'en rendre compte quand on pense que, par suite de la profondeur à laquelle elles enfoncez leurs racines, elles sont moins exposées aux variations de concentration dépendant des facteurs climatiques, et si on réfléchit aux réserves abondantes qu'elles ont dans leurs tissus et qui constituent une condition essentielle pour expliquer les phénomènes de régularisation dans les plantes.

On sait, du reste, que la vigne peut résister pendant longtemps avant de succomber à la chlorose et que, en général, les causes pathogènes n'exercent pas sur les plantes arborescentes des effets aussi rapides que ceux qu'on observe fréquemment chez les plantes herbacées.

Il en résulte que les conditions d'équilibre entre les plantes et le sol, qui s'expliquent par la distribution de celles-là sur

(1) ROUX (Cl.), *op. cit.* ; CHARABOT et HÉBERT (Bull. scientif. de la Maison Roure-Bertrand fils, de Grasse, 1^{re} série, n^o 5, 1902).

celui-ci, peuvent être déterminées, soit par les plantes lorsqu'elles sont susceptibles de pouvoir s'adapter à la tonicité variable des solutions qui les baignent, soit par le sol lorsque les propriétés absorbantes y sont aptes à maintenir un tel équilibre. « Les colloïdes sont, comme dit GAUTIER, lentement perméables aux réactifs, et leurs molécules servent d'intermédiaires perpétuels, et comme d'amortisseurs, aux actions physico-chimiques les plus délicates. Grâce à cette propriété, le temps devient une des conditions des réactions qui se produisent et qui se continuent régulièrement, sans secousses, lentement, assurant ainsi aux fonctions des organes une progressive et incessante production d'énergie provenant de ces réactions faibles, mais continues. »

La division des plantes, d'après le substratum sur lequel elles croissent, en psammophiles, hygrophiles, xérophiles, calcicoles, calcifuges, silicicoles, humicoles, etc., n'a plus, comme je crois l'avoir démontré, une signification correspondant aux conditions qui président aux rapports entre elles et le sol ; si, dans beaucoup de cas, ces rapports dépendent étroitement, soit de la structure physique, soit de la nature chimique du sol, dans beaucoup d'autres cas ils sont la résultante de nombreux facteurs très complexes. Puisque la caractéristique principale des terrains imprégnés de solutions très diluées consiste dans les propriétés colloïdales de quelques-uns de leurs éléments constitutifs, tandis que, dans les terrains à solutions fortement concentrées, les propriétés cristalloïdes des autres composants exercent une influence prépondérante, je propose le nom de plantes *gélícoles* pour celles qui habitent les terrains du premier type, et le nom de plantes *halícoles* pour celles des autres terrains ; et, dans les cas où le caractère colloïde ou cristalloïde se manifeste d'une manière plus intense, je propose les noms de *pergélícoles* et *perhalícoles*.

Naturellement, il n'est pas possible de tracer une limite nette entre les groupes désignés par ces quatre noms ; toutefois, en attendant qu'on connaisse mieux les concentrations moléculaires optima et maxima propres à chaque plante, il convient de se limiter à comprendre parmi les perhalícoles les plantes des lieux salés et les rudérales ; parmi les halícoles, celles des

terrains calcaires, des lieux incultes, des champs, etc. ; parmi les gélicoles, les plantes des terrains siliceux, et, parmi les pergélicoles, les plantes qui croissent dans les terrains siliceux riches en humus et dans les sols formés d'humus pur.

A ces quatre grands groupes font pendant quatre autres groupes, dans lesquels les propriétés du *substratum* ne dépendent pas des conditions physiques, chimiques ou biologiques absolument locales, mais proviennent des conditions existant parfois à de très grandes distances (salure des eaux provoquée par la décomposition des roches, minéralisation des sources), ou quelquefois, au contraire, existant dans le voisinage immédiat (déminéralisation des eaux des sphagnaies par action des résidus de la végétation des ériophoraies ou phragmitaies environnantes). Ainsi, aux espèces perhalicoles correspondent les espèces des eaux marines ou fortement salées (qu'elles soient à concentration constante ou variable) ; aux halicoles, celles des eaux saumâtres ou riches en sels alcalino-terreux ; aux gélicoles, celles à minéralisation moyenne (5 à 25 degrés français de dureté), et, enfin, aux pergélicoles, les espèces habitant les eaux très faiblement minéralisées, comme celles des sphagnaies.

DEUXIÈME MÉMOIRE

ESSAI D'UNE THÉORIE OSMOTIQUE DE L'ÉDAPHISME

Le Dr GOLA vient de publier récemment (décembre 1910) un nouveau et volumineux mémoire qui, réuni au précédent, constituera dans l'avenir une base solide et capitale sur laquelle viendront s'appuyer et se greffer en quelque sorte les recherches futures sur l'édapisme.

La traduction de cet ouvrage magistral rendrait les plus grands services aux botanistes français ; nous nous proposons de la faire et, si possible, de la publier ; mais cela exigera un certain laps de temps et des conditions favorables qu'il n'est pas en notre pouvoir d'assurer. En attendant, nous ne pouvons

que donner un pâle aperçu, une sorte de table des matières, de ces belles recherches que l'auteur intitule trop modestement un *Essai*.

Dans une *première partie*, on trouve une série de chapitres consacrés :

- 1° A la technique de l'étude des liquides du sol ;
- 2° A l'étude de la concentration des liquides des terrains de différentes compositions chimiques ;
- 3° A l'influence de la sécheresse sur les liquides du sol ;
- 4° Aux mouvements par capillarité des liquides du sol et à l'influence de la capillarité sur la concentration de ces liquides ;
- 5° A l'action de la pluie sur la concentration des liquides du sol ;
- 6° A l'influence des pluies prolongées sur le délavage du sol ;
- 7° Aux facteurs biologiques qui influent sur la concentration des liquides du terrain ;
- 8° A l'influence du climat sur ces liquides ;
- 9° A l'influence de l'orographie et de la tectonique du terrain sur ces mêmes liquides ;
- 10° Aux substrata des stations des hydrophytes et des helophytes ;
- 11° A la classification des terrains d'après les solutions qui les imbibent.

Dans une *deuxième partie*, l'auteur, après des considérations générales, étudie successivement les stations des pédohydrophytes, des pédoélophytes, des pédomésophytes, des pédoxérophytes, les stations des plantes arborescentes, des plantes épiphytes, des champignons hypogés, etc. Cette deuxième partie intéresse tout particulièrement les phytogéographes.

Enfin, dans une *troisième partie*, le D^r GOLA développe une série de chapitres intitulés :

- 1° Les éléments nutritifs et les substances dissoutes dans le terrain ;
- 2° La pression osmotique des liquides ambiants et les processus formatifs des organismes végétaux ;

3° Les processus nutritifs en rapport avec la concentration des liquides ambiants (1) ;

4° Déplacements des limites altitudinales de la végétation ;

5° Les composés ferrugineux et la résistance des végétaux aux concentrations élevées ;

6° Les affinités systématiques et l'appétence géique.

Enfin, dans un septième et dernier chapitre, l'auteur résume les résultats de ses recherches et formule, ainsi qu'il suit, les lois de la distribution édaphique des plantes (2) :

1. Les relations entre le terrain et le système absorbant des plantes sont réglées par la pression osmotique que les solutions du terrain peuvent exercer sur les éléments absorbants.

2. Les pressions osmotiques des solutions du terrain sont déterminées par les concentrations de ces solutions, et ces concentrations, à leur tour, sont déterminées par un complexe de facteurs, parmi lesquels ni les facteurs chimiques, ni les facteurs physiques du sol, ni les facteurs climatiques, ni les facteurs biologiques du revêtement végétal présent ou absent, vivant ou mort, n'ont une action toujours prépondérante. Le mutuel contraste de ces facteurs détermine la formation des diverses concentrations, parfois stables pour toute la période végétative annuelle des plantes, parfois instables.

(1) A propos de ces deux derniers chapitres, il n'est pas inutile de rappeler que plusieurs savants français ont déjà étudié la question à ce point de vue. L'un de nos collègues lyonnais, M. Jean BEAUVÉRIE, docteur ès sciences, chargé d'un cours de botanique appliquée à l'Université de Lyon, avait entrepris, il y a une dizaine d'années, des recherches et des expériences très intéressantes, qui ont abouti à la publication de deux mémoires de haute valeur :

Etudes sur le polymorphisme des Champignons. Influence du milieu (Annales de l'Université de Lyon, 1900). Chapitres consacrés à l'importance de la pression osmotique.

Influence de la pression osmotique du milieu sur la forme et la structure des végétaux (C. R. de l'Acad. des Sciences, 28 janvier 1901).

Nous rappellerons aussi le beau travail du Dr A.-M. CHANOZ, de Lyon : *Considérations sur la pression osmotique et quelques propriétés des dissolutions, applications à la biologie*, Lyon, A. Rey, édit., 1899.

Mais nous ne prétendons pas dresser ici la bibliographie française de cette question.

(2) V. aussi, ante, les Conclusions du premier Mémoire.

3. De toutes ces combinaisons qui peuvent prendre naissance par l'influence prépondérante de l'un ou l'autre facteur, dérivent les caractères édaphiques des stations.

4. Les concentrations élevées, et surtout les variations brusques qu'elles peuvent subir (anastatisme), exercent dans la plante une action nocive ; c'est pourquoi toutes les espèces ne peuvent pas supporter une telle ambiance osmotiquement hypertonique ; au contraire, presque toutes les plantes peuvent parfaitement vivre dans une ambiance hypotonique par rapport aux concentrations normales pour elles.

5. L'action des solutions hypertoniques s'explique d'une manière particulière sur l'appareil absorbant, au travers duquel ne peut pénétrer en quantité suffisante l'eau nécessaire aux besoins vitaux, et, dans ce cas, il y a diminution de la transpiration, ou bien, ce qui est plus fréquent, arrêt de l'absorption des sels nécessaires à la nutrition.

6. Sous l'influence de ces perturbations entrent dans les plantes non seulement des sels utiles à la nutrition, mais aussi d'autres corps dissous. La présence de ces derniers n'est pas indispensable, attendu qu'ils ne sont pas appelés à faire partie du plasma fonctionnant le plus activement ; mais ils agissent en créant dans l'intérieur des cellules (soit tels, soit après une élaboration sommaire) des solutions (1) capables, soit d'équilibrer les conditions osmotiques du sol ambiant, soit d'être utilisées pour compenser la diminution de l'afflux d'eau provoquée par l'hypertonie des liquides du sol ou pour compenser directement les conditions défavorables provenant de divers facteurs climatiques : sécheresse, insolation, etc.

7. Il importe donc de séparer les corps solubles existant dans le sol en deux groupes : les *substances osmotiques*, capables de créer l'ambiance osmotique hors de la plante et parfois même dans les tissus de la plante, et les *substances plastiques*, auxquelles est due la véritable et propre fonction de l'échange nutritif dans l'organisme végétal.

8. La présence dans le sol, en quantité excessive, des sub-

(1) Voir la note de M. Jean BEAUVÉRIE, parue aux *C. R. de l'Acad. des Sciences*, en 1900.

stances osmotiques comparativement aux plastiques, détermine des désordres de nutrition qui s'expliquent dans une différente composition élémentaire des cendres, et cela est, pour quelques plantes, démontré être en rapport avec les phénomènes de chlorose.

9. Si l'on procède à une sériation (mise en série) des caractères déterminant l'appétence édaphique des plantes, il faut placer au premier rang ceux qui dépendent du degré de concentration des liquides ambiants des plantes, et, au second rang, les caractères chimiques. Tandis que les premiers sont communs à des groupes systématiques assez étendus, et peuvent être déterminés par des composés de différente nature chimique, pourvu qu'ils soient solubles, les seconds sont limités à des groupes très restreints et le plus souvent exclusifs seulement de forme ou de variété, les types auxquels appartiennent ces formes ou variétés restant indifférents en ce qui concerne l'appétence chimique.

Naturellement sont exclus du nombre les faits d'appétence pour quelques composés chimiques qui sont indispensables pour le métabolisme d'organismes végétaux déterminés (H^2S pour les thio-bactéries, les composés du fer pour les ferro-bactéries, CO^3Ca pour les algues incrustantes, etc.).

10. En tenant compte des concentrations et de la propriété osmotique des solutions du terrain, les stations peuvent se classer en *perhaloïdes*, *haloïdes*, *géloïdes* et *pergéloïdes*, selon que les concentrations sont plus ou moins élevées ; et chacune d'elles en *anastatiques* et *eustatiques*, selon que le degré de concentration varie ou reste constant durant la période d'activité végétative de la plante.

Les espèces hébergées dans ces stations seront dites *perhalicoles*, *halicoles*, *gélïcoles* et *pergélïcoles*, respectivement *anastatiques* ou *eustatiques*.

TABLE DES MATIÈRES

PREMIÈRE PARTIE

BIBLIOGRAPHIE CHRONOLOGIQUE DES TRAVAUX ITALIENS RELATIFS A L'ÉDAPHISME	67
---	----

DEUXIÈME PARTIE

EXPOSÉ DES MÉMOIRES DU D ^r GOLA SUR L'ÉDAPHISME	75
--	----

1^{er} Mémoire.

Etudes sur les rapports entre la distribution des plantes et la constitution physico-chimique du sol	75
I. Propriétés physico-chimiques du sol	76
A. Rapports des solutions circulant dans le sol avec sa constitution chimique	80
B. Rapports des solutions du sol avec ses conditions physiques	82
a) Mobilité de l'eau circulante	82
b) Oscillations dans le contenu de l'eau	84
C. Influence du revêtement végétal antérieur ou contemporain	86
II. Comment la composition chimique du terrain influe-t-elle sur les plantes ?	92
Action des sels de chaux	94
Action du chlorure de sodium	99
Action du zinc	99
Action de la magnésie	99
Action du fer.	100
Action de la silice	101
Action de l'humus	101
III. Les associations végétales et les solutions du terrain	103
Plantes des lieux salés	105
Plantes rudérales	106
Plantes calcicoles.	108
Plantes des lieux incultes et découverts, des chemins, des haies	108
Plantes silicicoles.	110

TABLE DES MATIÈRES

145

Plantes saprophytes et humicoles	112
Plantes épiphytes.	113
Mousses, Champignons, Lichens	113
Plantes hygrophiles et des tourbières	115
Evolution des associations végétales	121
IV. Recherches expérimentales sur les solutions du terrain	125
V. Expériences sur la germination des plantes dans des solutions salines à concentrations variées	131
VI. Conclusions	136
2 ^e Mémoire.	
Essai d'une Théorie osmotique de l'Édaphisme	139
Lois de la distribution édaphique des plantes	141