

Sur la présence des mêmes espèces végétales dans des stations dissemblables et sous des climats différents : étude critique de biologie végétale, spécialement des formations xérophiles des plantes

Autor(en): **Jaccard, Paul**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles**

Band (Jahr): **33 (1897)**

Heft 124

PDF erstellt am: **12.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-265055>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

A propos du mémoire de M. K.-O.-E. Stenström :

SUR LA PRÉSENCE

des mêmes espèces végétales dans des stations dissemblables
et sous des climats différents.

*Etude critique de biologie végétale, spécialement des formations
xérophiles des plantes,*

PAR

M. le Dr **Paul JACCARD**, professeur.

L'analyse que nous publions aujourd'hui dans le Bulletin de la Société vaudoise des sciences naturelles devait paraître ailleurs, l'an dernier déjà.

Nous avons hésité à la faire paraître ici, non que le sujet ait perdu de son actualité, mais à cause des difficultés que nous avons eues en cherchant à faire du mémoire de M. Stenström un extrait suffisamment clair et concis.

Nous n'y avons pas pleinement réussi; cependant, nous pensons rendre service à ceux que ces questions intéressent et qui n'auraient pas le loisir de lire en entier le mémoire original, en leur en présentant cette analyse.

Les critiques que nous présentons aux théories de M. Stenström ne nous empêchent pas de considérer son travail comme fort important. C'est une étude de biologie florale abondamment documentée et qui soulève un nombre de problèmes considérable.

¹ *Ueber das Vorkommen derselben Arten in verschiedenen Klimaten an verschiedenen Standorten, mit besonderer Berücksichtigung der xerophil ausgebildeten Pflanzen. Eine Kritische pflanzenbiologische Untersuchung, von Dr K.-O.-E. Stenström. « Flora oder Allgemeine botanische Zeitung. » Herausgeber: Dr K. Goebel. Bd. 80. Jahrg 1895. Heft 1, seite 117-240.*

Je crois nécessaire, avant d'exprimer une opinion personnelle à son sujet, de résumer aussi brièvement que possible, et dans l'ordre suivi par l'auteur, les divers paragraphes de ce mémoire.

Chaque paragraphe sera suivi des observations particulières qu'il comporte; les considérations générales intéressant l'ensemble du mémoire seront exposées à la fin.

§ I. Dépendance des formations épidermiques et de la position des feuilles vis-à-vis des facteurs extérieurs.

De tous les tissus de la plante, l'épiderme est celui qui varie le plus sous l'influence des agents extérieurs; ces variations intéressent spécialement la paroi extérieure des cellules épidermiques, et les stomates, dans leur nombre, leur forme et leur répartition.

Les variations de la paroi externe des cellules épidermiques seront étudiées plus loin; elles sont développées dans toutes les plantes qui ont à se protéger contre une forte transpiration (plantes alpines, arctiques, désertiques).

2° Variations de l'appareil stomatique.

A ce sujet les opinions sont nettement divergentes; certains auteurs nient l'influence de la station sur le nombre des stomates et leur répartition suivant les deux faces de la feuille; d'autres, et c'est le plus grand nombre, considèrent cette influence comme certaine.

On peut expliquer les exceptions à la règle générale soit par des raisons phylogénétiques, soit par la formation d'appareils de compensation (*compensation's vorrichtungen*).

Cependant, plusieurs ne sont qu'apparentes et disparaissent devant une connaissance plus approfondie des faits.

Les stomates occupent en général surtout la face inférieure des feuilles, ce qui les soustrait à l'insolation directe; les *Trifolium* ne semblent faire exception dans certains cas que par suite de la torsion qu'éprouve le pétiole en se desséchant; il en est de même chez quelques graminées dont la gaine se tord.

3° Variations dans la position de la feuille.

La disposition des stomates à la face supérieure des feuilles de diverses graminées xérophiles peut être corrigée par l'enrou-

lement des feuilles ou par l'enfoncement des stomates dans de profonds sillons.

Chez le *Juniperus communis*, les stomates sont sur la face supérieure, mais peu nombreux et enfoncés; cette disposition devient avantageuse dans la forme xérophile des montagnes scandinaves et des régions arctiques (*J. communis f. nana*) où les feuilles sont appliquées (et non étalées comme dans le type). Les stomates se trouvent ainsi enfermés, ce qui entrave la transpiration.

Les espèces suivantes : *Juniperus virginiana*, divers *Lycopodium*, *Veronica cupressoïdes*, *Calluna Vulgaris*, *Filago minima* et d'autres encore, ont deux formes : une à feuilles appliquées dans les stations sèches, une à feuilles étalées dans les stations humides ou ombreuses.

CONCLUSION. — Les diverses variations du tissu épidermique et de la position des feuilles dont il vient d'être question sont autant de dispositions protectrices contre la transpiration.

OBSERVATIONS. — Les faits signalés par M. Stenström sont connus de chacun. L'auteur en les rappelant cherche à montrer que lorsque sous l'action de conditions particulières le tissu épidermique et la position des feuilles présentent telle ou telle disposition spéciale, c'est afin de protéger la plante contre toute augmentation qui romprait l'équilibre entre l'entrée et la sortie de l'eau.

Cette conclusion est certainement trop absolue et ne tient pas assez compte de l'influence de la lumière dont l'action se fait sentir comme telle, et non pas, seulement, par l'influence indirecte qu'elle a sur la transpiration.

La nature de la nutrition peut avoir également, dans ces cas, une influence morphogène.

Nous reviendrons sur ces faits, qui sont appuyés par des expériences sérieuses.

§ II. Dispositions xérophiles chez les plantes hydrophiles.

Un certain nombre de plantes de stations humides, telles que : *Calamagrostis stricta* et *lanceolata* (Pfitzer), *Carex limosa*, *panicea*, *gracilis* (Volken), *Carex paniculata*, *glauca*, *maxima* (Zingler), etc., possèdent des dispositions nettement destinées à protéger ces plantes contre la transpiration.

Kihlmann, qui a constaté des particularités de ce genre chez les plantes arctiques de la presqu'île de Kola, voit la cause de ces dispositions protectrices dans l'influence desséchante des vents, d'une part, et, d'autre part, dans la faible quantité d'eau que les plantes peuvent absorber par suite du refroidissement du sol.

Schimper, en s'appuyant en partie sur les recherches de Lesage, pense que les dispositions analogues que l'on rencontre chez les plantes du bord de la mer sont déterminées par la présence, dans le sol, du sel qui entrave l'absorption de l'eau par les racines.

A propos de sa théorie, Kihlman lui-même fait observer que parmi les plantes des marais arctiques beaucoup n'ont pas de dispositions xérophiles. Par contre, les marais des contrées plus méridionales possèdent des espèces qui, comme les *Butomus*, *Iris*, *Scirpus*, *Juncus*, etc., sont xérophiles.

L'explication de Kihlman peut convenir dans certains cas spéciaux, mais elle ne saurait avoir de valeur générale.

Stenström pense par contre que la théorie de Schimper peut s'étendre aux tourbières et aux marais, où les substances humiques, dont on connaît le pouvoir d'absorption pour l'eau, joueraient le même rôle que le sel vis-à-vis des plantes de rivages maritimes.

CONCLUSION. — Les dispositions xérophiles que l'on rencontre chez les plantes hydrophiles ont pour but de limiter la transpiration. Elles sont rendues nécessaires lorsque l'absorption de l'eau dans le sol se trouve entravée pour une cause ou pour une autre (présence de sel, de substances humiques, etc.), et que leurs parties aériennes se développent dans un air desséché par l'influence du vent ou par l'hygroscopicité du sol.

OBSERVATIONS. — Les diverses explications exposées dans ce paragraphe sont ingénieuses, mais aucune ne peut avoir une valeur générale. Il faudrait les donner pour ce qu'elles sont en réalité : des suppositions, vraisemblables dans certains cas, exactes même dans tel autre cas bien déterminé.

Le phénomène n'étant ni général, ni constant, il est *à priori* illusoire d'en vouloir donner une explication générale.

Cependant, tout en constatant que les formations xérophiles chez les plantes hydrophiles sont occasionnées par des facteurs différents suivant les stations et suivant les plantes mêmes, il me

paraît justifié de leur attribuer le même résultat physiologique et de les considérer comme entraves à la sortie de l'eau de la plante.

§ III. Plantes subarctiques qui fuient le climat humide de la Norvège occidentale.

Blytt, dans ses études sur la flore de Norvège, signale, dans les stations humides des côtes maritimes du district de Bergen, l'absence d'un certain nombre de plantes, répandues dans les régions voisines. Il désigne ces espèces sous le nom de Plantes-C. (C.-Pflanzen). Parmi ces plantes-C. se trouve *Pyrola rotundifolia*, tandis que *Pyrola minor* se rencontre dans toute la région.

Malgré leur parenté, ces deux plantes ont des feuilles différentes; la première possède une cuticule plus épaisse que la seconde et n'a pas comme elle de stomates à la face supérieure. Comme, d'autre part, *P. rotundifolia* recherche manifestement (dans le sud de la Suède du moins) des stations plus basses et plus humides que *P. minor*, il faut en conclure qu'elle a un plus grand besoin d'eau et considérer ses dispositions anatomiques particulières comme protectrices contre la transpiration.

Parmi les plantes-C. se trouvent en outre *Ledum palustre*, *Calamagrostis lanceolata* et *stricta*, *Carex chordorrhiza*, *Eriophorum alpinum*, etc., qui toutes possèdent des dispositions xérophiles.

Les autres plantes-C., au nombre de cinquante environ, n'ont pas encore été examinées au point de vue anatomique, mais soit par leur glaucescence, soit par l'éclat luisant de leurs feuilles, par leur consistance coriace, ou par la diminution des surfaces foliaires qu'elles présentent, elles doivent avoir toutes, à un plus ou moins haut degré, un caractère xérophile.

Presque toutes croissent dans des stations humides, tourbeuses ou marécageuses (à deux exceptions près).

Il est remarquable, en outre, que, presque dans chacun des genres représentés à Bergen, ce sont précisément les espèces ou formes des stations les plus humides qui fuient le climat des côtes de Bergen. Les genres *Pyrola* et *Veronica*, entr'autres, en donnent des exemples frappants.

CONCLUSION. — Les plantes qui manquent aux côtes humides et abondamment arrosées de Bergen se rencontrent ailleurs dans des stations très humides et possèdent, en outre, la plupart, des

dispositions xérophiles manifestes. Comment expliquer leur exclusion de la région sus-mentionnée ? Il se peut que la grande humidité de l'air tendant à exagérer l'action restrictive de la structure xérophile sur la transpiration, rende l'existence de ces plantes impossible dans un pareil climat, autrement dit, elles souffriraient d'une protection exagérée.

D'autres faits sont tout aussi difficiles à expliquer; ainsi *Pyrola rotundifolia* et *Ledum palustre*, qui, dans les latitudes inférieures, habitent les stations marécageuses, se rencontrent souvent sur des pentes découvertes des régions arctiques, où l'air est chargé d'humidité. Cependant ces espèces n'ont pas de dispositions xérophiles plus accentuées dans le second cas que dans le premier, et la structure de ces plantes reste identique du sud au nord de la Scandinavie.

La conclusion qui s'impose, c'est que les plantes qui, malgré les différences de stations et de climats auxquelles elles sont adaptées, ne présentent aucune variation dans leur structure anatomique, doivent être considérées comme des *espèces fixées*, douées d'un minimum de plasticité (!!)

OBSERVATIONS. — L'explication de M. Stenström concernant les plantes-C. me paraît assez bien fondée; elle pourrait se vérifier expérimentalement, et nous attendons les résultats d'une pareille preuve pour la considérer comme définitive.

On peut se demander cependant, si le substratum est sans influence dans cette exclusion; on sait combien est spécifique l'action de certaines substances qui sont nocives pour une plante, favorables pour une autre et sont indifférentes pour une troisième.

En tous cas, il paraît assez singulier que des plantes qui, d'après l'auteur que nous analysons, ont acquis certaines dispositions protectrices contre le dessèchement dans les stations où le besoin s'en faisait sentir, soient incapables de s'en défaire lorsqu'elles deviennent inopportunes ou nuisibles¹.

¹ Ou, pour parler sans équivoques, je m'étonne que des graines de ces plantes ne puissent se développer sur les côtes de Bergen sans ces formations xérophiles dont elles n'ont plus besoin.

Il y a là évidemment un point faible de l'explication de Stenström, car on ne peut pas invoquer les exigences héréditaires pour une protection qui prend naissance au moment où les conditions extérieures la rendent nécessaire.

Quant à l'explication que M. Stenström croit donner à propos de *Pyrola rotundifolia*, et de *Ledum palustre*, en les considérant comme des *plantes fixées*, elle me paraît peu fondée et tout au plus bonne à masquer notre ignorance des conditions biologiques nécessaires à ces plantes.

Au lieu de considérer les plantes fixées comme capables de subir toutes sortes de conditions sans varier, on pourrait tout aussi bien admettre que, ne pouvant s'adapter à toutes sortes de conditions, elles ne prospèrent dans des stations apparemment dissemblables, que parce qu'elles y trouvent les conditions qui leur sont indispensables. (A propos du climat alpin, nous aurons d'ailleurs l'occasion de revenir sur cette question.)

Annexe au § III, concernant les plantes fixées et leur origine.

Parmi les plantes fixées on peut ranger les plantes *sempervirentes*, qui ne manifestent aucun changement sensible dans leur structure anatomique malgré la diversité de leurs stations.

La raison en est peut-être dans leur faible *énergie de croissance* (Wachsthum'senergie) qui ne leur permet pas de se transformer suffisamment vite. Il semble cependant que la raison principale doive être cherchée dans la grande ancienneté de ces plantes, surtout dans les pays froids.

Les plantes *sempervirentes* prédominent comme on le sait dans les pays chauds, où les variations annuelles du climat n'entraînent pas la chute des feuilles.

Malgré les conditions défavorables où se trouvent, à ce point de vue, les pays du Nord, on y rencontre pourtant un certain nombre de *sempervirentes*. Il faut admettre que ces plantes n'ont pas été, comme les espèces arctiques proprement dites, façonnées par les conditions climatologiques de ces régions, mais que leur « sempervirence » (qu'on me pardonne ce néologisme), est un caractère, hérité d'anciens parents, qui s'est fixé d'une manière définitive.

Si les conditions climatologiques actuelles de l'Europe moyenne et septentrionale avaient toujours existé, les conifères à feuilles persistantes n'existeraient pas. Il a fallu, pour que ce type puisse s'édifier, que ces régions possédassent la température et le climat des régions tropicales.

Si l'on se reporte par la pensée aux conditions qui devaient exister autrefois dans les régions polaires, on comprend que seules des formes à feuillage coriace, dur et persistant aient pu prendre pied.

C'est d'alors sans doute que datent les types de Conifères et de Lycopodiacées qui s'y trouvent encore de nos jours.

De plus, pour que ces types se soient maintenus et aient pu se *fixer*, il a fallu une grande persistance de ces mêmes conditions, sinon, nous n'aurions plus, en fait de conifères, que les analogues du ginkgo et du mélèze à feuillage caduc.

OBSERVATIONS. — J'admire en vérité l'aisance avec laquelle M. Stenström se meut dans les questions de biologie paléontologique (si je puis m'exprimer ainsi).

La paléontologie nous apprend, il est vrai, que les conifères et d'autres plantes sempervirentes datent d'une époque où le climat polaire avait un caractère tropical; elle nous montre aussi que les mêmes formes se rencontraient depuis le pôle jusque dans les régions tropicales.

Or la théorie de M. Stenström n'explique pas pourquoi les palmiers, anciens congénères des conifères, possédant comme eux des feuilles coriaces et persistantes, vrais types xérophiles, reculent vers le sud avec la zone chaude, alors que les conifères se maintiennent dans un climat qui n'a pas présidé à leur premier épanouissement.

En outre, comment concilier l'explication de M. Stenström concernant la rareté des conifères à feuilles caduques avec la distribution des trois types actuels qui possèdent ce caractère?

Tandis que le cyprès-chauve, un des types les plus anciens avec le ginkgo, autrefois répandu dans tout l'hémisphère nord, cherche maintenant un dernier refuge dans les marais subtropicaux de la Louisiane, que le ginkgo lui-même se trouve confiné dans une partie du Japon, d'où il aurait disparu sans la vénération que lui témoignent les indigènes, le mélèze, au contraire, demeure le type le plus vivace de nos hautes montagnes et marque ordinairement (dans nos Alpes et dans la zone boréale) la limite de la végétation forestière.

Comment s'expliquer l'extinction du *Séquoia géant* de Californie, la diminution de l'*Arolle* dans les Alpes. Alors que les individus adultes prospèrent et sont vigoureux, leurs graines ne rencontrent plus les conditions qui assuraient l'ancienne extension de ces types.

Comme on le voit par ces quelques objections, qu'il serait facile de multiplier, rien n'est plus en dehors de nos moyens actuels que la solution des problèmes que M. Stenström cherche à ré-

soudre, et il est sage, pour le moment, de n'y point consacrer trop de temps.

§ IV. Le climat arctique.

Le caractère du climat arctique est l'objet de nombreuses contradictions. Warming, Kihlmann, Nordenskiöld admettent que les régions arctiques ont un climat très sec et que plus on s'avance vers le Nord, plus la quantité d'eau tombée diminue.

D'autre part, Nansen, Payer et d'autres dépeignent les régions polaires qu'ils ont visitées comme très humides et très nébuleuses. Le Spitzberg, l'île de Jean-Mayen sont presque continuellement dans le brouillard.

La raison de ces divergences provient sans doute de ce que les premiers considèrent l'*humidité absolue*, qui est faible effectivement, tandis que les seconds parlent de l'*humidité relative*, qui dans plusieurs régions oscille entre 90 et 100 %.

Payer rapporte à ce propos qu'on peut éprouver dans ces régions une sensation de grande humidité dans un air remarquablement sec comme humidité absolue, alors que le tabac s'émiette par suite du dessèchement et que les cadavres d'animaux se momifient naturellement.

Ce qui est généralement admis, c'est que l'évaporation est très intense dans les contrées arctiques et qu'elle entraîne parfois un refroidissement considérable du sol et de l'air.

Cette particularité est confirmée en tous points par la flore, dont le caractère xérophile est accentué et qui présente plusieurs analogies avec certaines particularités de la flore des déserts lybiens et égyptiens.

Considérées au point de vue anatomique, les plantes du Nord montrent une adaptation évidente à un climat sec (Warming).

L'étude des diverses espèces de *Juniperus* et de *Lycopodium* est à cet égard particulièrement instructive. Presque toutes les espèces scandinaves du genre *Lycopodium* présentent dans les régions montagneuses des formes à feuilles appliquées qui sont précisément celles que l'on rencontre au Groënland.

Il en est de même pour le *Juniperus communis*, dont la variété *nana*, à feuilles appliquées, caractéristique pour les Alpes norvégiennes, se rencontre aussi dans le Nord.

L'examen anatomique montre que les formes à feuilles appliquées ont une structure foliaire bifaciale et ne possèdent des stomates que d'un côté; tandis que les formes à feuilles étalées

possèdent un parenchyme spongieux homogène avec stomates sur les deux faces.

Cette similitude entre les formes de montagne (*f. alpestris Auct*) et les formes arctiques ne peut s'expliquer que par la commune nécessité qu'éprouvent ces plantes de se protéger contre la transpiration (Stenström).

On peut attribuer aux causes suivantes cette protection plus accentuée dans les plantes arctiques que dans les mêmes espèces des stations plus méridionales :

1° Les brusques oscillations de température dans les régions arctiques entraînent des variations considérables de l'humidité relative et accroissent l'intensité de l'évaporation.

2° Les grandes différences entre la température au soleil et à l'ombre, par conséquent entre le sol et l'air, entraînent des variations correspondantes dans la tension de la vapeur d'eau dans l'air et dans les plantes et tendent à donner à la transpiration, temporairement du moins, une intensité excessive.

3° La grande intensité de la lumière solaire, que favorisent l'humidité absolue faible, la tension de CO² réduite et la quantité minime de poussière contenues dans l'air.

Même par un temps nuageux, la présence du soleil au-dessus de l'horizon détermine une augmentation de température très sensible (Middendorf).

L'intensité lumineuse est en outre accrue par la réflexion des champs de neige et par la situation habituelle des plantes arctiques qui recherchent les pentes où l'obliquité des rayons solaires se trouve légèrement corrigée.

Mais ce qui contribue le plus à donner à l'intensité lumineuse une grande valeur, c'est la *durée* de l'insolation, qui, en déterminant une forte assimilation, accroît dans la même mesure la transpiration.

4° La force du vent est aussi un facteur à considérer; son influence desséchante a été mise particulièrement en relief par Kihlmann (*Flore de la presque île de Kola*).

5° L'abaissement de température qui résulte pour les plantes d'une forte transpiration rend avantageuse pour les plantes arctiques toute restriction apportée à cette fonction.

Car il faut remarquer à ce propos que le froid n'agit pas ordinairement comme tel, mais que le danger pour les plantes réside dans la transpiration par le froid.

(L'abaissement de température produit par la chlorovaporisa-

tion est-il réellement si sensible que M. Stenström le pense ? Il ne s'agit pas là d'un phénomène de vaporisation ordinaire qui prendrait la chaleur nécessaire à la plante, mais bien d'une décomposition (ou d'une combinaison) chimique dont la cause est bien différente. Je ne connais pas d'expériences positives permettant de répondre à cette question.)

OBSERVATIONS. — En somme, d'après Stenström, l'action du climat arctique dans son ensemble, comme celle de chacun de ses facteurs séparément, tend à augmenter la transpiration des plantes, d'où il résulte que toutes les plantes arctiques sont plus ou moins protégées contre la transpiration.

Cette conclusion est évidemment exagérée, et si l'on s'en rapporte aux recherches expérimentales de M. G. Bonnier et de M. Lothelier, en particulier, on voit qu'il est impossible de nier la grande importance de la lumière comme facteur de la morphogénèse tant interne qu'externe.

En outre, il est certain que dans plusieurs régions arctiques l'humidité absolue de l'air, surtout dans les basses altitudes, est assez considérable pendant la période de végétation. C'est le cas en particulier au Spitzberg et à l'île de Jean-Mayen. Comme l'a très bien fait ressortir expérimentalement M. Bonnier, c'est avant tout aux facteurs lumière et humidité de l'air que cette flore doit ses caractères de structure.

§ V. Existe-t-il un rapport déterminé entre l'apparition locale de plantes dans des climats différents et les dispositions xérophiiles qu'elles présentent¹ ?

Dans ce paragraphe, un des plus richement documentés, mais où il est assez difficile de s'orienter, l'auteur passe en revue la distribution de nombreuses espèces végétales, telles que *Picea excelsa* et *Pinus sylvestris*, *Betula nana*, *Salix lividia*, *Alnus incana*, etc., et cherche à démontrer l'insuffisance du facteur « lutte pour l'existence » pour expliquer l'aire d'extension de ces diverses espèces. Il arrive à cette conclusion « que les plantes ne suivent aucune règle générale en ce qui concerne leur distribution géographique, mais que, dans chaque station, leur présence et leur distribution sont déterminées par les propriétés du

¹ Steht die xerophile Ausbildung in irgend welcher Beziehung zu dem verschiedenen lokalen Auftreten der Pflanzen in verschiedenen Klimaten ?

sol et les facteurs climatologiques, parmi lesquels les *conditions de transpiration* (Transpiration'sverhältnisse) *sont de beaucoup prépondérantes* ».

Il semble en réalité, dit-il, que dans les différents climats les plantes apparaissent dans les stations qui leur sont le plus favorables (?!). La lutte pour l'existence agissant comme facteur prépondérant ne saurait expliquer ce résultat.

OBSERVATIONS. — Bien qu'il ne l'indique pas expressément, il semble ressortir des conclusions ci-dessus, où la grande importance de la transpiration est mise en relief, que dans l'idée de l'auteur il faille répondre affirmativement à la question posée en tête de ce paragraphe. C'est ce que tendent à confirmer les exemples suivants de similitude spécifique observée dans diverses contrées entre les flores halophyte et alpine, toutes deux xérophiles.

Parmi les exemples de ce genre, relevons les particularités signalées par Battandier pour la flore d'Algérie, où plusieurs espèces charnues et velues des côtes algériennes se retrouvent avec ces mêmes caractères sur les sommets de l'Atlas, alors qu'elles manquent dans les régions intermédiaires. Cette ressemblance entre deux stations aussi dissemblables s'étend, en outre, à la composition générale de la flore qui, dans les deux régions citées, présente diverses espèces manquant aux régions intermédiaires.

Des similitudes du même ordre ont été observées en Corse, au Brésil, en Laponie. A Java, Schimper a surtout fait ressortir ce qu'elle avait de frappant pour certaines espèces, qui, épiphytes dans les régions basses, devenaient terrestres dans les régions montagneuses.

Sans toutefois lui accorder une absolue généralité, je trouve la conclusion de ce paragraphe une des mieux fondées.

On pourrait toutefois l'exprimer plus clairement en disant que dans des climats d'ailleurs parfaitement différents, mais déterminant tous chez les végétaux une transpiration intensive, les flores revêtent souvent une similitude frappante, spécialement dans leurs dispositions xérophiles.

Il s'agit là d'un fait constaté dont la relation avec ses causes nous est accessible.

Rien ne me semble plus propre à faire ressortir la grande influence morphogène des facteurs « Substratum » et « Climat »

que ces exemples de similitude, dont il est facile de dresser une longue liste.

§ VI. Explications données par les géo-botanistes de quelques phénomènes de dispersion des plantes.

Dans ce paragraphe, qui peut être rattaché au précédent, l'auteur passe en revue l'opinion de divers botanistes concernant la distribution géographique de diverses espèces. Il conclut en attribuant au facteur « Conditions de transpiration » l'influence prépondérante dans la distribution des espèces, contrairement à l'opinion de plusieurs géo-botanistes qui réservent ce rôle à la « Lutte pour l'existence ».

Il s'appuie :

1° Sur la similitude des flores de Norvège, Islande et Groënland, où l'intensité des précipitations aqueuses est assez semblable ;

2° Sur le peu d'influence de la nature du sol comme facteur de distribution, ainsi que le font ressortir surtout les observations de Blytt, lequel signale plusieurs espèces continentales qui, dans la partie sud de la Scandinavie, croissent indifféremment sur le calcaire, les schistes, le porphyre, le gneiss, etc., alors que dans le nord elles sont liées au sol calcaire, plus chaud.

On remarque également que la limite septentrionale de plusieurs plantes, indifférentes au point de vue chimique, se trouve sur sol calcaire.

Par contre, on trouve sur les versants roides des côtes occidentales humides de la Norvège, sur des cailloutis même, des plantes qui habitent ordinairement les endroits marécageux, comme *Succisa pratensis*, *Vaccinium myrtillus* et *uliginosa*, *Pinguicula vulgaris*, etc. On y rencontre même de petites tourbières, des « Sphagnetum » et « Caricetum »¹ ;

3° Sur la distribution comparative dans les régions montagneuses de l'Europe du *pin sylvestre* et de l'*épicéa*, qui paraît être en relation directe avec l'intensité des précipitations aqueuses.

4° Sur l'aire d'extension du bouleau dont la présence au delà de la limite septentrionale de la végétation arborescente, s'ob-

¹ La même chose se remarque abondamment dans nos Alpes, sur le gneiss.

serve à la fois en Islande, au Groenland et en Scandinavie, ce qui ne peut s'expliquer que par une conformité climatologique de ces trois régions en ce qui concerne l'humidité.

OBSERVATIONS. — La similitude des conditions extérieures, surtout dans les régions dont il s'agit ici, me paraît bien difficile à établir. M. Stenström lui-même avoue que les observations météorologiques sur lesquelles on peut s'appuyer sont bien peu nombreuses. En dehors des précipitations aqueuses, il existe nombre d'autres facteurs qui ont certainement leur influence sur la distribution des espèces végétales, mais qu'il est difficile d'apprécier et dont nous n'avons peut-être même aucune idée.

On ne peut nier l'influence des « conditions de transpiration » dans la distribution géographique des plantes, mais ce dont il faut se garder, c'est d'en faire le seul facteur prépondérant, à l'exclusion de ceux dont plusieurs faits bien constatés montrent pourtant l'influence.

L'effet de la lutte pour l'existence, par exemple, a été constaté très nettement par M. Bonnier dans le peuplement du sol découvert par les retraits successifs du glacier des Bossons.

Blytt en donne un autre exemple lorsqu'il constate que des plantes de stations humides et marécageuses comme *Veronica Beccabunga*, *Anagalis* et *Scutellata*, *Carrex chordorrhiza*, *Epipactis palustris*, etc., transportées au jardin botanique de Christiania, prospèrent parfaitement dans un sol sec, pas plus arrosé que le reste du jardin. Il paraît tout à fait admissible d'attribuer ce résultat au jardin, dont les espèces envahissantes sont toujours élaguées, et qui joue le rôle du marais éloignant les espèces concurrentes.

Chacun a pu faire des observations à ce sujet.

Dans diverses régions des Alpes on voit fréquemment des pentes de gneiss, abondamment arrosées, se couvrir d'une végétation luxuriantes, mais formée presque exclusivement de plantes vivaces, telles que *Rhododendron*, *Juniperus nana*, *Bruyères*, *Airelles*, etc., installées sur des coussins de *Sphagnum* et de mousses, qui, grâce à leur grande humidité, empêchent presque toute autre végétation de se développer.

Les espèces susmentionnées ne sont pourtant pas, à part les airelles peut-être, exclusivement hygrophiles, et, comme on peut le remarquer en s'élevant au-dessus de cette végétation vivace,

les pentes de gneiss en question sont couvertes de nombreuses espèces qui pourraient fort bien se développer quelque cent mètres plus bas.

L'observation suivante, une des plus topiques que j'aie faite à cet égard, montre en outre la grande influence que peut avoir la nature chimique du sol sur la distribution des espèces.

En parcourant une pente complètement gneissique du vallon de Barberine (entre Chamonix et Fin-Haut), je fus étonné de rencontrer sur une surface de 100-150 m² environ, une colonie de plantes nettement calciphiles (la composition de cette flore était absolument celle d'une prairie du Jura) bien que la nature du sous-sol fût la même que celle des régions immédiatement avoisinantes. Seulement, la disposition du terrain permettait, à cet endroit-là, de recevoir, par infiltration ou par submersion, l'eau d'un petit torrent ne charriant d'ailleurs pas trace de fragments calcaires visibles, mais qui, possédant la partie supérieure de son cours dans une région calcaire, devait nécessairement contenir cet élément.

La flore calciphile développée sous l'influence de cet arrosage dans un substratum constitué par des fragments de gneiss en décomposition, sans trace visible de calcaire, avait un développement si intensif que la plupart des espèces répandues aux alentours étaient absolument refoulées. Beaucoup d'entre elles n'étaient pourtant point exclusivement silicicoles.

Rappelons enfin, en terminant, les exemples bien connus de plantes qui, dans des régions d'ailleurs assez dissemblables, se trouvent si constamment sur certains terrains tels que les schistes du flysch, les corngnieules, les serpentines, etc., qu'elles servent d'indicateurs aux géologues.

§ VII. Sur la transpiration des plantes.

Ce paragraphe est occupé par une discussion d'opinions contradictoires sur la transpiration.

La plupart étant purement hypothétiques ou insuffisamment appuyées, ainsi que le montre d'ailleurs M. Stenström, leur exposé n'ajouterait rien à l'intérêt de cette analyse.

Signalons seulement la conclusion à laquelle l'auteur s'arrête après avoir montré la fausseté de diverses interprétations, c'est que :

La transpiration est une fonction de la plus haute importance

pour les plantes : elle est déterminée par des facteurs extérieurs que nous pouvons en partie apprécier et par des causes internes dont il nous est difficile d'évaluer le rôle et la nature.

OBSERVATIONS. — Nous ne pouvons que souscrire à cette conclusion qui n'a rien de très subversif.

§ VIII. Le territoire alpin.

1° *Considérations générales sur le climat alpin.*

a) *Humidité de l'air.* Dans les régions alpines comme dans les régions arctiques, la question la plus controversée est celle de l'humidité de l'air.

Dans les deux régions, l'humidité absolue est plutôt faible; l'humidité relative et surtout l'évaporation y sont diversement appréciées.

D'après Hann, l'humidité relative ne manifeste aucun changement proportionnel à l'altitude.

La caractéristique du degré hygrométrique des hautes altitudes réside dans ses *rapides changements* et dans ses *grands extrêmes*.

Une saturation complète de l'air peut alterner avec une sécheresse parfaite.

b) *Evaporation.* Dans les mêmes conditions d'humidité relative, de température et de force du vent, l'évaporation est plus active dans les hauteurs qu'en plaine par suite de la diminution de la pression. On le constate par la rapidité des dessications dans les régions élevées, par des momifications naturelles, par la facilité qu'on a de sécher la viande à l'air libre (procédé employé en Engadine).

CONCLUSIONS. — Les rapports entre ces deux facteurs sont si variables suivant les régions, qu'il n'est guère possible de traiter de l'influence du climat alpin à un point de vue général.

Schimper remarque que dans les montagnes de Java la flore de la région de condensation des nuages (qui se trouve assez constamment entre 1300 et 1600 m. pendant la saison des pluies) est hygrophile, tandis qu'au-dessus de cette région elle est xérophile.

2° *Examen critique de divers travaux concernant la flore alpine.*

Ces travaux concernent surtout les particularités anatomiques des feuilles.

a) Les feuilles des stations découvertes et ensoleillées des Alpes ressemblent à celles des stations ombreuses de la plaine pour la forme et la structure du mésophile, et subissent les mêmes transformations caractéristiques (réduction des palissades), à l'exception de l'épiderme qui est épais dans les premières, mince dans les secondes. (Leist.)

Cette similitude est attribuée par Leist à la grande humidité du sol et à la diminution de la transpiration, et il en conclut qu'une forte transpiration entraîne un grand développement des palissades.

Critique de Stenström. Preuves insuffisantes, déductions prématurées et injustifiées.

Wagner et Bonnier arrivent à des conclusions contraires, sauf en ce qui concerne l'épiderme. Pour ces deux auteurs, les plantes alpines ont ordinairement les palissades plus développées, la surface foliaire moins grande et les feuilles plus épaisses que les mêmes espèces de la plaine.

b) Les cellules en palissades sont des cellules adaptées à une forte intensité lumineuse. (Stahl.)

Eberdt croit combattre cette opinion par l'expérience suivante : Les mêmes plantes sont placées les unes dans l'air humide d'un aquarium, les autres dans l'air sec. *Eberdt* constate une réduction des palissades chez les premières, un accroissement chez les secondes; il attribue cette différence à la différence d'intensité de la transpiration et pense que l'assimilation n'intervient que parce qu'elle augmente simultanément la transpiration.

Le milieu humide modifie fortement la transpiration. *Eberdt* n'en tient pas assez compte; il faudrait isoler expérimentalement les deux facteurs.

c) Pour *Haberlandt*, la formation des palissades est liée à la conduction des produits d'assimilation par le plus court chemin. (Ableitung auf möglichst kurzem Wege) [difficile à prouver].

d) Les plantes de moraines ont des espaces intercellulaires moins nombreux et plus petits, la cuticule plus développée que dans les autres stations alpines.

Leurs feuilles sont plus épaisses, tandis que leurs palissades sont en général moins développées. (Leist.)

Ces caractères peuvent s'expliquer par la sécheresse de l'air aux environs du glacier, ainsi que cela ressort des expériences de Dufour et Forel, par l'intensité particulière de la radiation que déterminent la transparence de l'air et la réflexion de la neige.

Schimper explique la carnosité des plantes morainiques par leurs conditions de croissance dans un sol froid, dans de la neige fondue même, ce qui entrave l'absorption d'humidité, tandis que la forte insolation tend à augmenter la transpiration. En outre, la raréfaction de l'air doit accroître la transpiration directement d'abord, puis indirectement en déterminant une insolation plus forte¹.

e) Nombre de plantes alpines ont une surface foliaire plus grande que celles des mêmes espèces croissant dans la plaine, en outre elles présentent un fort développement de papilles épidermiques.

A propos du premier caractère, M. Stenström fait remarquer que cette observation est en contradiction avec celles d'Ebermayer qui constate entre 133 et 1344 mètres sur mer (en Ba-

¹ A ce propos, les expériences que j'ai faites (voy. Paul Jaccard, *Influence de la pression des gaz sur le développement des végétaux*. « Revue gén. de bot. », 1892) me reviennent à l'esprit. Par mesure de prudence, je n'avais pas donné alors d'explication des singuliers résultats auxquels j'étais arrivé, à savoir, que l'air raréfié jusqu'à une pression assez faible même favorisait dans des proportions variables, mais parfois très considérables, la croissance des divers végétaux mis en expérience (une cinquantaine environ).

La structure anatomique des sujets développés dans l'air raréfié n'ayant présenté aucune différence sensible avec celle des témoins placés dans des conditions absolument identiques, mais à la pression normale (l'air étant saturé d'humidité dans les deux cas), il me paraît justifié d'attribuer ce développement excessif, qui atteint son maximum sous une pression de 200 mm. environ, à l'augmentation de la transpiration et à la plus grande intensité du mouvement circulatoire de l'eau du sol et des substances nutritives qu'elle entraîne avec elle dans le corps de la plante.

En résumé, la diminution de pression en augmentant l'intensité de la transpiration de la plante déterminerait une nutrition plus abondante de la plante. Ceci confirmerait les doutes que j'émettais au sujet de la théorie de Paul Bert, qui attribuait des variations de croissance observées aux variations dans la tension d'oxygène. La question cependant demande un plus ample examen, car les deux actions peuvent fort bien co-exister ou l'une dépendre de l'autre.

vière) une diminution sensible et progressive de la surface des feuilles du hêtre.

A propos de la formation des papilles, les interprétations données sont absolument divergentes. Pour Tschirch, elle est due à la pression latérale des cellules voisines, ce qui n'est guère admissible; pour Niedenzu, elle dépend de la nature de la cuticule; ondulée et papilleuse lorsqu'elle est mince, elle reste unie lorsqu'elle est épaisse.

Lesage constatant chez l'*Atriplex portulacoïdes* un plus grand développement des papilles chez la forme maritime que dans la variété terrestre, l'attribue à une différence de turgescence occasionnée par la présence du sel.

f. L'auteur passe encore en revue un grand nombre d'opinions plus ou moins contradictoires, spécialement celles de Wagner, Johow, Volken, Lalale, concernant la distribution des espaces aërifères, le rôle du mucilage dans certaines plantes alpestres, l'absence d'épiderme épais chez diverses formes, la distribution des stomates, le revêtement pilifère, etc.

Les diverses opinions que nous venons de signaler sont basées sur des observations locales, et comme elles prétendent avoir une portée générale, il n'est pas étonnant qu'elles soient contradictoires.

La contradiction la plus instructive nous est fournie par Wagner et Stenström.

Tandis que Wagner conclut que les plantes alpines sont placées dans des conditions de transpiration ralentie, Stenström, s'appuyant précisément sur les arguments de son contradicteur, cherche à prouver l'inverse.

Voici ces arguments, avec la signification que leur donne Stenström.

1° *Accroissement des parties souterraines et réduction des parties aériennes.*

Il saute aux yeux que cette disposition diminue la transpiration¹.

2° *Renforcement mécanique* (mecanische Verstärkung).

Destiné à résister aux vents et à la perte d'eau qui résulte de l'ébranlement de la plante (!).

3° *Surface foliaire réduite et épaisseur accrue.*

¹ L'interprétation de Bonnier, qui considère le développement des parties souterraines comme servant à l'accumulation des réserves permettant le rapide développement de la plante, me paraît plus plausible.

Disposition réductrice pour la transpiration.

4° *Isolatéralité fréquente, fort développement des palissades.*

Le grand développement des palissades est lié à une assimilation plus forte, ce qui détermine un accroissement de la transpiration.

Une forte tendance à l'isolatéralité est caractéristique pour les stations arides et ensoleillées.

5° *Fort développement de l'épiderme.*

Disposition éminemment xérophile.

6° *Nature du contenu cellulaire.*

Présence de substances tanniques présentant beaucoup d'affinité pour l'eau. (Il manque cependant de recherches positives à ce sujet.)

7° *Formations mucilagineuses à l'intérieur de l'épiderme.*

Jouant probablement le rôle de couche hygroscopique.

OBSERVATIONS. — Ce paragraphe aurait pu s'intituler avec plus de raison : Etude des caractères anatomiques et morphologiques de certaines plantes alpines.

Le but de l'auteur, c'est de prouver que ces caractères spéciaux des plantes des Alpes sont tous destinés à les protéger contre une trop forte transpiration.

Bien que dans la première partie il constate qu'il est difficile de parler d'un climat alpin à un point de vue général, la conclusion contenue implicitement dans son exposé, c'est que les plantes alpines sont dans des conditions de transpiration excessives et qu'elles se protègent par les diverses particularités de forme et de structure qui les caractérisent.

Il est presque superflu de faire remarquer l'exagération de cette conclusion.

Si certaines parties de la flore alpine sont soumises à des conditions de transpiration intensive, ce qui est certain, il en est d'autres, au contraire, qui s'épanouissent à la faveur d'une abondante humidité.

Il suffirait d'en citer comme preuve les hautes tourbières et les Sphagnetum qui, dans certains districts alpins, où le sous-sol le permet, se rencontrent jusque dans la région des neiges éternelles, partout où la moindre cuvette laisse l'eau séjourner.

« La haute région alpine, comme le dit Christ, possède une humidité sans limite. »

Ce qu'on observe dans les Alpes, ce n'est pas un caractère général unique de la flore et des conditions climatologiques, mais plutôt un certain nombre de *faciès* caractéristiques, déterminés chacun par des conditions particulières et dont l'ensemble donne à la flore alpine cette variété qui en fait le charme.

Lorsqu'on parcourt nos Alpes, où même lorsqu'on lit le magnifique exposé du Dr Christ concernant les conditions de vie des plantes alpines, les diverses régions alpines, les caractères des diverses formations alpines, etc., on ne saurait rattacher cette grande diversité de forme et de distribution aux seules variations d'intensité dans les conditions de transpiration; on se sent en présence d'un monde dans la formation duquel chacun des nombreux facteurs de la climatologie alpine et chacune des propriétés du substratum ont eu leur part.

OBSERVATIONS GÉNÉRALES.

Le mémoire de M. Stenström a le mérite d'être richement documenté, mais les conclusions qui s'en dégagent¹ montrent que le but de l'auteur est en somme d'établir la suprême prépondérance de la transpiration dans la forme, la structure et la distribution des végétaux.

L'exagération d'un pareil exclusivisme saute aux yeux, et sans vouloir contester le rôle considérable joué par la transpiration dans la distribution des végétaux (ce qui en somme est le point principal du mémoire de M. Stenström), il est certain que ce n'est pas le seul facteur en jeu et que l'intensité et le mode d'action de la lumière, la chaleur totale, les extrêmes de tempéra-

¹ Je dis: qui se dégagent, car elles ne sont que rarement exprimées. Ne serait-il pas possible, maintenant que le besoin d'entente et d'unification se fait de plus en plus sentir dans tous les domaines, d'arriver à fixer pour la rédaction des travaux scientifiques, une forme schématique, une méthode rationnelle d'exposition, grâce à laquelle le lecteur saurait rapidement s'orienter et trouver à leur place déterminée la littérature, les considérations générales, l'exposé des faits, les preuves expérimentales, les discussions et surtout les conclusions.

Jusqu'ici ce classement me semble être resté l'apanage des travaux français. Les divers rédacteurs de périodiques n'auraient-ils pas avantage à l'imposer à leurs correspondants? C'est un vœu timide que je fais, espérant que ceux qui sont en mesure de prendre une initiative à cet égard voudront bien le faire.

L'extension croissante du champ d'activité du naturaliste rend de plus en plus nécessaire le travail méthodique, qui évite la perte de temps.

ture, la nature de la nourriture, les conditions physiques et chimiques du sol, sont autant d'actions qui, outre l'humidité et indépendamment de l'action *indirecte* qu'elles ont sur la transpiration, ont une influence *directe* sur la forme, la structure et surtout la distribution des plantes.

C'est à la méthode expérimentale à nous éclairer sur l'action spécifique de chacun de ces facteurs considérés isolément. Les résultats obtenus par MM. G. Bonnier, Costantin, Dufour et leurs élèves, pour ne citer que ceux-là, sont encourageants et nous font entrevoir tout ce qu'on peut espérer dans cette voie.

Négliger le contrôle de l'expérience dans ces questions complexes, c'est tomber dans les errements des physiologistes d'avant Magendie, c'est renoncer pour la biologie végétale aux résultats positifs que seule la méthode expérimentale peut fournir.

C'est là le côté que M. Stenström me paraît avoir un peu négligé.

L'expérimentation directe n'est pas toujours possible, et dans les questions de distribution des plantes, par exemple, l'observation restera toujours à la base de nos connaissances ; mais afin de rendre les observations comparables et utilisables par conséquent, serait-il au moins nécessaire de les faire en suivant des méthodes semblables, d'après une seule méthode même.

Là encore, pour ne point gaspiller ses forces, il serait nécessaire de s'entendre, de fixer les facteurs à apprécier, et, si possible, en indiquer la prépondérance relative par des chiffres, suivant une échelle conventionnelle.

Enfin, pour terminer, j'aurais encore une critique à faire à M. Stenström, c'est l'abus qu'il fait du point de vue téléologique, et bien qu'il cherche à s'en justifier dans une introduction assez longue, je ne puis partager sa manière de voir.

Elle ne correspond pas à la réalité et habitue l'esprit à voir dans chaque modification de la plante une réaction faite dans un but déterminé.

La plante ne se protège pas comme quelqu'un qui met un manteau. Ces protections, puisque protection il y a, sont un résultat et non un but ; ce qui n'est pas la même chose. Bien que le mot ne change rien à la chose, il est préférable d'abandonner une expression qui sent si fort une théorie à laquelle la biologie doit plus d'entraves que de progrès.

