

TYPES BIOLOGIQUES POUR LA GÉOGRAPHIE BOTANIQUE

PAR

C. RAUNKIÆR

Introduction.

S'il est vrai de dire, d'une manière générale, que la géographie botanique a pour but de caractériser chaque partie du globe par sa végétation, il est vrai aussi que la végétation peut être envisagée à des points de vue divers: de là les conceptions très variées qu'on s'est faites de la géographie botanique et les différents systèmes de classification qui ont prévalu successivement.

Le premier système adopté fut celui des „physiognomistes“, caractérisant chaque région particulière par la physionomie de sa végétation. Arbre, buisson, herbe, gazon, forêt, broussaille, lande, pré, ce sont autant de notions qui existaient avant la science phytogéographique, et les noms qui les désignent ont servi depuis un temps immémorial à caractériser les diverses contrées de la terre. Aujourd'hui encore le point de vue physiognomiste joue un rôle important dans la géographie botanique, comme il est juste d'ailleurs, puis qu'il en représente le côté le plus populaire, le plus accessible à tous; aussi faut-il sans doute en conserver les classements dans la mesure où ils se concilient avec les principes scientifiques.

HUMBOLDT a essayé le premier d'analyser au point de vue botanique la notion de physionomie; il établissait dans son travail, *Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse* (1806)¹,

¹ réimprimé dans: HUMBOLDT, A.: *Ansichten der Natur*.

19 types physiognomiques. GRISEBACH¹ en éleva plus tard le nombre jusqu'à 54, ce qui ne veut pas dire cependant que tous les nouveaux types introduits par lui fussent autant d'acquisitions pour la science. Il va de soi que les physiognomistes tâchent d'établir les rapports des types physiognomiques avec la nature du sol et celle du climat; de ce côté leur domaine confine à celui des biologistes.

Les phytogéographes floristes de leur côté cherchent à caractériser les diverses régions de la terre par la composition de leur végétation classifiée systématiquement d'après le plus ou moins de ressemblances (affinités) que présentent ses formes les unes avec les autres; ils tiennent compte en même temps des influences exercées par les climats sur les végétations. Pour eux, l'essentiel c'est la distribution des variétés, des espèces, des genres, des familles; si leur système a un caractère assez peu géographique, en revanche ses relations avec la botanique sont plus étroites; au fond il ressortit tout entier à cette dernière science. Il s'agit ici d'arriver à comprendre quelles sont les qualités du sol et les conditions climatiques ou orographiques qui déterminent l'extension des subdivisions dont on a fait les unités du système. Parmi les représentants de la conception floriste il faut nommer J.-F. SCHOUW² qui fut en même temps l'un des fondateurs de la géographie botanique. SCHOUW avait même dénommé quelques-uns des domaines phytogéographiques d'après les familles principales qui habitaient exclusivement chacun d'eux ou s'y trouvaient surtout répandues. Plus tard M. ENGLER³ a élargi la conception floriste en tâchant de s'expliquer l'extension actuelle des plantes non seulement par l'état de choses contemporain mais aussi par la répartition de la végétation pendant l'âge

¹ GRISEBACH, A.: Die Vegetation der Erde. I, 1872, p. 11.

² SCHOUW, J.-F.: Grundtræk til en almindelig Plantegeografi. Copenhague, 1822.

³ ENGLER, A.: Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt. 1879 et 1882.

qui précéda le nôtre et par les conditions climatiques et orographiques qui caractérisaient cet âge.

On a tout récemment développé une troisième théorie qui considère les choses du point de vue biologique ou „écologique“ et qui voit dans le degré d'adaptation des plantes de telle ou telle région au sol et au climat le caractère qui pourra servir à distinguer cette région des autres contrées de la terre. Le premier ouvrage important où se trouve exposée la nouvelle manière de voir, est un livre de M. WARMING intitulé „*Plantensamfund*“¹.

Il résulte de ce qui précède qu'en définissant la géographie botanique la science qui se propose de caractériser la terre par sa végétation, on risque d'admettre dans sa définition des choses qui n'intéressent pas beaucoup la géographie. Nous devons circonscrire le domaine de cette science dans des limites plus étroites.

En effet, il n'y a qu'un nombre restreint de phénomènes terrestres qui se traduisent par la végétation; nous citerons, comme les plus importants, certains aspects du climat et l'humidité du sol. Ce dernier facteur dépendant des précipitations atmosphériques, c'est-à-dire du climat, on pourrait peut-être définir la géographie botanique comme „la science qui étudie la végétation comme résultante du *climat*“ (en prêtant à ce mot un sens un peu élargi).

Lorsqu'il s'agit de donner des descriptions phytogéographiques des différentes régions de la terre, on a besoin d'unités, de types correspondant aux types physiognomiques de la phytogéographie physiognomique ou aux subdivisions du système floristique; il s'agit seulement de bien choisir les unités. Or dans la phytogéographie biologique ce choix présente des difficultés particulières: dans une même localité l'humidité du sol et l'état climatique offrent souvent au cours de l'année de grands écarts qui retentissent sur la végétation;

¹ WARMING, E.: Lehrbuch d. ökologischen Pflanzengeographie. Deutsche Ausgabe. Berlin, 1896.

comment trouver des types végétaux fixes qui puissent exprimer la nature du climat?

Parmi les facteurs climatiques agissant sur la végétation soit directement, soit indirectement, par l'intermédiaire du sol, c'est l'humidité qui joue avec la chaleur et la lumière un rôle prépondérant. Comme l'effet produit sur la végétation par les divers degrés d'humidité est de beaucoup le plus facile à reconnaître, il semble naturel de baser un système de types phytogéographiques sur l'adaptation des plantes à l'humidité du milieu ambiant. Seulement l'état hygrométrique varie souvent beaucoup dans une même localité; la plupart des régions ont deux saisons au moins, qui diffèrent par leur plus ou moins d'humidité: dans la saison la plus humide les plantes absorbent de l'eau à mesure qu'elles en ont besoin, dans l'autre l'eau se fait rare ou bien le froid empêche les plantes d'en absorber; c'est pourquoi nous distinguerons dans ce qui suit une bonne et une mauvaise saison; il va sans dire que les plantes s'adaptent à l'une aussi bien qu'à l'autre.

Jusqu'ici le choix des types a surtout été basé sur la structure des organes assimilateurs; c'est ainsi qu'on a distingué des types xérophile, mésophile et hydrophile en considérant tantôt les adaptations à la saison favorable et tantôt celles que détermine la saison défavorable. Mais il est clair que si nous prétendons donner un exposé conséquent des conditions d'existence de la végétation nous devons baser sur un seul principe les types du système à établir.

Et comme il y a en règle générale une différence beaucoup plus prononcée entre les saisons défavorables de deux localités considérées qu'il n'y en a entre les saisons favorables des mêmes endroits, les rapports des plantes avec les mauvaises saisons fourniront une série d'adaptations beaucoup plus longue que ne font leurs rapports avec les saisons propices; ajoutons que le premier genre d'adaptations est beaucoup plus facile à observer et qu'on en juge avec plus de sûreté: il est aise

de voir, par exemple, si les bourgeons d'un arbre sont protégés par une couverture d'écaillés ou non, tandis qu'il n'est pas toujours facile de constater si les feuilles de tel arbre sont plus xérophiles que celles de tel autre arbre; on a vite fait de comprendre qu'un *Crocus vernus* pourra probablement supporter une période sèche plus longue et plus rigoureuse que celle endurée normalement par un *Primula officinalis*, vu que le bourgeon de remplacement de la première des plantes en question passe la mauvaise saison à une certaine profondeur au-dessous de la surface du sol, tandis que celui de *Primula officinalis* est situé à fleur de terre; il est moins évident que les feuilles de *Crocus vernus* sont plus xérophiles que celles du *Primula*.

Nous pensons donc que les types biologiques dont l'emploi s'impose en géographie botanique doivent être distingués surtout par l'adaptation des plantes aux saisons rigoureuses des différentes régions, et nous définissons en conséquence la géographie botanique:

la science géographique qui cherche à caractériser la terre par son climat tel qu'il se manifeste dans l'adaptation des plantes aux saisons rigoureuses.

C'est à ce point de vue que nous nous proposons de donner un exposé de la végétation de la terre; nous tâcherons d'y établir quelques points de repère en délimitant, dans la chaîne infinie des phénomènes, une série de types biologiques distincts. On verra qu'en même temps qu'ils représentent les différents genres de climats ces types biologiques semblent bien représenter la succession historique des transformations qui ont abouti, par l'acquisition de caractères nombreux et variés, à l'adaptation des plantes aux saisons rigoureuses.

La plupart des contrées de la terre ont une saison plus ou moins rigoureuse, de durée variable suivant les régions, et qui exige des plantes une certaine adaptation. Cependant toutes les parties des plantes ne sont pas également sensibles

aux rigueurs de la mauvaise saison; les portions qui se trouvent surtout menacées sont les tissus embryonnaires situés aux extrémités des pousses et dans les bourgeons qui se développeront à la bonne saison prochaine en pousses feuillées et florifères. Il s'agit donc en première ligne pour les plantes de protéger leurs bourgeons pendant la mauvaise saison, et c'est pour cette raison que nous avons cherché à caractériser les types biologiques par la nature et le degré de la protection fournie aux bourgeons persistants et aux extrémités des pousses contre les influences de la mauvaise saison.

Types biologiques

exprimant l'adaptation des plantes à la mauvaise saison et caractérisés par la nature et le degré de la protection dont jouissent les bourgeons persistants.

Un groupe de plantes, représenté par la majorité de ses espèces dans les régions à climat phytophile, a les bourgeons persistants placés sur des pousses pérennantes à port dressé. Les arbres et les arbrisseaux de nos forêts appartiennent à cette catégorie de plantes peu protégées que nous appellerons *Phanérophytes* et dont nous ferons le premier type principal de notre système. En allant des Phanérophytes les moins protégées à celles qui le sont d'avantage, directement ou indirectement, on pourrait distinguer plusieurs types secondaires, à savoir: Phanérophytes toujours vertes à bourgeons nus; Phanérophytes toujours vertes à bourgeons couverts; et Phanérophytes à feuilles caduques et à bourgeons couverts. Si nous tenons compte de la grandeur, qui ne doit pas être négligée lorsqu'il s'agit de déterminer les rapports entre la végétation et l'humidité du milieu, et dont l'importance est grande pour la physionomie du paysage, nous obtenons un principe de subdivision ultérieure (Méga-, Mésó-, Micro-, Nano-phanérophytes).

Les Phanérophytes, et surtout les groupes les moins protégés

de ce type, caractérisent les régions à climat particulièrement phytophile; elles constituent la grande majorité des espèces habitant les régions tropicales toujours chaudes et toujours humides. Mais à mesure qu'on pénètre dans les pays à saison sèche prolongée et chaude, ou à hiver rigoureux, le nombre proportionnel des espèces phanérophytes diminue assez vite; le type phanérophyte finit par disparaître tout à fait dans les régions polaires, sur les hauts sommets des montagnes et dans les pays de steppes.

Les plantes comprises dans le second type principal, celui des *Chaméphytes*, ont leurs bourgeons persistants placés à peu de distance de la terre; ce résultat s'obtient de deux manières: ou chaque plante se compose de pousses couchées ou bien, si les pousses sont dressées, leurs parties terminales meurent à l'approche de la mauvaise saison de sorte que les parties inférieures restent seules en vie avec leurs bourgeons persistants; — d'autres plantes, dites plantes en coussinet, sont constituées par des pousses pérennantes très rapprochées les unes des autres et si peu élevées qu'il faut classer cette sorte de végétaux parmi les *Chaméphytes*. Les *Chaméphytes* sont surtout répandues soit dans les régions à saison sèche pas trop rude soit dans les pays où une couche de neige couvre le sol pendant l'hiver, protégeant ainsi les bourgeons contre le vent froid et desséchant.

Le troisième type principal est celui des *Hémicryptophytes* dont les bourgeons persistants se trouvent à fleur de sol où ils sont protégés par la couche de terre environnante et par les particules végétales mortes qui la couvrent. Les pousses aériennes des *Hémicryptophytes* ne vivent que pendant une seule période végétative; elles produisent des feuilles et des fleurs et meurent en automne jusqu'à la surface du sol où sont situés leurs bourgeons persistants. La plupart des herbes bisannuelles ou pérennes rentrent dans ce type, qu'on peut subdiviser suivant les transformations accomplies dans les

pousses par adaptation à la vie hémicryptophyte. Sont Hémicryptophytes la grande majorité des espèces polaires ou habitant les régions tempérées froides.

Les *Cryptophytes*, quatrième type principal, ont leurs bourgeons persistants situés dans la terre, à une profondeur qui varie suivant les espèces. Ce type est mieux protégé contre la dessiccation que les précédents; il est particulièrement adapté aux pays où règne une saison sèche longue et rigoureuse, aussi les steppes abondent-ils en *Cryptophytes*. Le type des *Cryptophytes* comprend un grand nombre d'herbes à rhizome horizontal et la plupart des plantes tuberculeuses ou bulbeuses. Les pousses destinées à porter des feuilles et des fleurs sortent de terre dans la bonne saison; dans la saison défavorable elles disparaissent complètement de la surface du sol, leurs bourgeons persistants étant situés à une profondeur plus ou moins considérable.

Les quatre types biologiques que nous venons d'énumérer constituent des degrés différents d'une même échelle; en allant des climats favorables aux climats défavorables on remarquera une tendance descendante dans les bourgeons persistants qui s'approchent d'abord de la surface du sol (*Chaméphytes*) pour y entrer ensuite (*Hémicryptophytes*) et finir par disparaître entièrement sous terre (*Cryptophytes*) évitant ainsi la dessiccation dont les effets leur sont particulièrement funestes.

Il nous reste à mentionner un cinquième type principal, celui des plantes annuelles ou plantes de la bonne saison (*Thérophytes*), dont le développement s'accomplit en une seule saison favorable et qui ne passent la mauvaise saison qu'à l'état de graine. En raison de la courte durée de leur vie individuelle, qui ne dépasse souvent pas l'espace de quelques semaines, ces plantes sont particulièrement appropriées aux climats très rigoureux; c'est cette brièveté même de leur existence qui en fait pour ainsi dire le type le mieux protégé de tous, n'étant représenté pendant la mauvaise saison que

par des graines excellemment prémunies contre la dessiccation par un tégument dur et ferme. Aussi voyons-nous un nombre relativement grand de Thérophytes dans les régions désertiques à climat rigoureux (mais chaud), presque dépourvu de pluie.

I. Phanérophytes.

Le groupe des Phanérophytes comprend toutes les plantes chez qui les bourgeons et les jeunes extrémités de pousses, qui doivent passer la mauvaise saison, sont situés sur des tiges dressées, destinées à vivre pendant une série d'années plus ou moins longue.

Mais on constate dans ce type principal divers degrés d'adaptation, dont l'existence s'accorde bien avec ce fait que tout en habitant de préférence les contrées à climat phytophile les Phanérophytes se rencontrent aussi dans les autres régions de la terre excepté dans celles qui ont un climat extrêmement rigoureux. La grande majorité des espèces sont propres aux régions tropicales ou subtropicales où la durée de la saison sèche n'est pas trop prolongée.

Si le nombre des espèces phanérophytes qui ont pu dépasser les limites des pays relativement chauds est peu considérable comparé au total des espèces appartenant à ce type, il y a probablement à cela plusieurs raisons, mais jusqu'ici on n'a pu les démêler qu'à d'une manière assez incomplète. Outre l'humidité du milieu ambiant c'est surtout sa température qui entre en ligne de compte. Les diverses espèces supportent des minima de température — absolus ou moyens — différents pendant la mauvaise saison, période de repos; et les quantités de chaleur ainsi que les maxima de température qui leur conviennent pendant la période végétative diffèrent également; mais quelles que soient les températures exigées, dans les cas particuliers, il demeure acquis que les Phanérophytes constituent le type propre aux pays dont le climat est

chaud et pas trop sec. Il est vrai que dans les régions à température moyenne où l'humidité ne fait pas trop défaut, nous trouvons des aires considérables couvertes de végétation phanérophylite, telles les vastes étendues boisées de la zone tempérée; mais cette formation phanérophylite ne représente qu'un nombre peu considérable d'espèces; sa richesse en individus n'affaiblit en rien la thèse affirmée plus haut, à savoir que les Phanérophylites constituent le type caractéristique des régions relativement chaudes, elle montre seulement que quelques-unes des plantes phanérophylites ont été susceptibles d'une adaptation particulière aux climats défavorables, adaptation qui a probablement été d'ordre non seulement morphologique-anatomique mais aussi intracellulaire-physiologique.

Tâchons maintenant d'établir, dans ce type des Phanérophylites, des sous-types pratiquement utiles. Ici, comme d'ailleurs partout dans ce genre d'études, une difficulté s'oppose à nos recherches: il est souvent impossible de constater directement le degré d'adaptation atteint par les plantes, et cependant, pour être utiles nos types doivent être directement reconnaissables. La difficulté est due à ce fait que la protection des organes embryonnaires contre l'influence des mauvaises saisons peut s'obtenir de plusieurs manières, de sorte qu'il est souvent difficile de déterminer le degré de protection fournie. Les organes embryonnaires sont protégés soit directement, 1°, par des feuilles protectrices (écailles), soit indirectement, 2°, par la chute des feuilles à l'approche de la saison défavorable, ou 3° par une diminution de taille de la plante tendant à rendre ses parties jeunes moins exposées à la dessiccation; la protection sera surtout efficace dans les cas où des Phanérophylites de taille basse végètent à l'abri de Phanérophylites plus hautes; 4° par xérophilie anatomique déterminant la structure générale de la plante et exerçant ainsi une influence au moins indirecte sur les tissus embryonnaires des pousses; et enfin 5° par xérophilie intracellulaire. L'ordre de succession dans

lequel nous venons d'énumérer les cinq moyens d'adaptation indique d'une manière générale leur plus ou moins d'importance pour l'établissement de sous-types.

Couvre-bourgeon. La présence ou l'absence de feuilles protectrices (écailles) nous fournit des caractères pratiquement utiles pour la distinction des sous-types; cependant il est moins facile qu'on ne pourrait le croire au premier abord de distinguer les Phanérophytes à bourgeons écailleux de celles qui les ont nus.

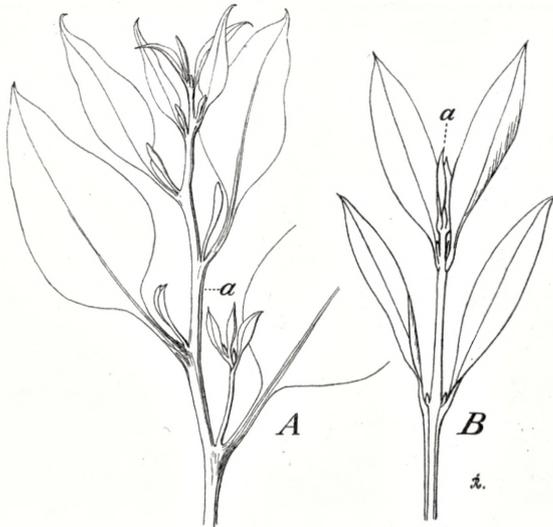


Fig.1. Phanérophytes sans couvre-bourgeon. — *A*: *Eucalyptus* sp.; sommet d'une pousse; *a*, limite entre deux périodes de croissance. ($\frac{2}{3}$). — *B*: *Olea europaea*; sommet de pousse dont les jeunes feuilles, *a*, vont s'épanouir. ($\frac{1}{1}$ environ).¹

Les Phanérophytes les moins protégées, celles des pays toujours chauds et toujours humides, n'ont pas de couvre-bourgeon; le plus souvent les bourgeons sont très petits; ils se composent d'un nombre fort restreint de feuilles ébauchées, et le développement des feuilles n'est presque pas interrompu par des périodes de repos. Mais dès que nous pénétrons

¹ Toutes les figures, excepté les figures hydrothermiques, ont été dessinées par Mme INGEBORG RAUNKJÆR.

dans les pays à saison sèche, si peu prolongée soit-elle, nous rencontrons des Phanérophytes protégeant de manière ou d'autre leurs feuilles naissantes. Chez quelques-unes d'entre elles, les jeunes feuilles non épanouies sont revêtues de poils ou entourées de parties pileuses; chez d'autres elles sont enduites d'un mucilage gommeux; d'autres encore les protègent à l'aide de stipules faisant partie soit des feuilles non développées (*Cunonia*

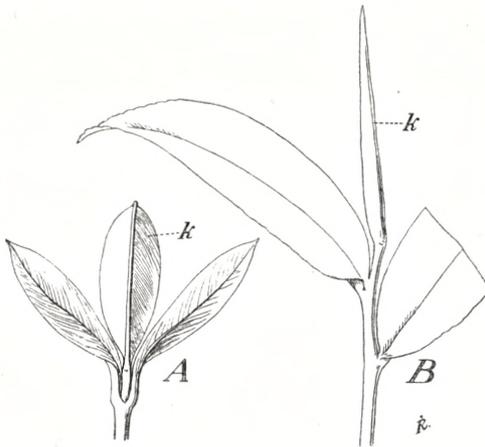


Fig. 2. Phanérophytes sans couvre-bourgeon. Les feuilles ne s'épanouissent que lorsqu'elles sont sur le point d'atteindre le terme de leur développement; les feuilles jeunes restent longtemps protégées par les feuilles plus âgées. — A: *Veronica elliptica* (1/1). — B: *Marcgravia* sp. (2/3); k, feuilles non épanouies.

capensis (fig. 4), *Homalanthus Leschenaultianus* (fig. 5), quelques espèces de *Cissus* (fig. 3), de *Coprosma*, etc.), soit de la dernière des feuilles épanouies (espèces de *Ficus* (fig. 8, A), de *Philodendron*, de *Leea* (fig. 8, B), etc.); dans d'autres cas, les extrémités des pousses avec les jeunes feuilles ébauchées sont enveloppées d'une cou-

verture protectrice formée par les bases des feuilles déjà épanouies (*Fagraea* sp. (fig. 8, C), *Allamanda verticillata* (fig. 8, D)).

On peut dire d'une façon générale que les feuilles en voie de croissance sont toujours protégées pendant un temps plus ou moins long par les feuilles plus âgées; chez certaines Phanérophytes, dépourvues d'écailles, cette protection joue un rôle très important: les feuilles atteignent à peu près le terme de leur développement avant de s'épanouir; elles restent longtemps à l'état non étalé, servant d'abri aux feuilles encore

plus jeunes qui évitent ainsi d'être exposées directement à l'influence dessiccatrice de l'air avant de se trouver dans un état de développement assez avancé. Il en est ainsi de plusieurs espèces de Véroniques nanophanérophytes toujours vertes (*V. elliptica* (fig. 2, A), *V. salicifolia*, *V. Kirkii*, *V. Traversii*, *V. speciosa*, *V. parviflora*, etc.), de certaines espèces de *Marcgravia* (fig. 2, B) et de *Melaleuca* (*M. hypericifolia* et *M. violacea*); dans quelques espèces les feuilles non épanouies ont leurs bords collés les uns aux autres ou rivés ensemble à l'aide des poils qui les garnissent (*Veronica elliptica* et *V. salicifolia*); dans les unes (*Veronica parviflora* et *V. Traversii*) l'espace compris entre les feuilles enveloppantes extérieures est occupé tout entier par les feuilles les plus jeunes, encore recourbées, qui s'y trouvent étroitement serrées; dans les autres (*Veronica salicifolia*, etc.) le nombre des feuilles non épanouies est toujours peu considérable et elles sont séparées par de grands intervalles qui contiennent du suc.

Un grand nombre de Phanérophytes, surtout de Nano-phanérophytes, à feuilles petites et toujours vertes présentent un système de protection semblable; elles portent au sommet de leurs tiges bon nombre de feuilles représentant des stades



Fig. 3. *Cissus* sp. Les feuilles naissantes sont protégées par leurs stipules, a. ($\frac{1}{1}$).

de développement divers et disposées en sorte que les plus jeunes sont entourées et protégées, au moins en partie, par les plus âgées; ces dernières ne s'épanouissent qu'au moment

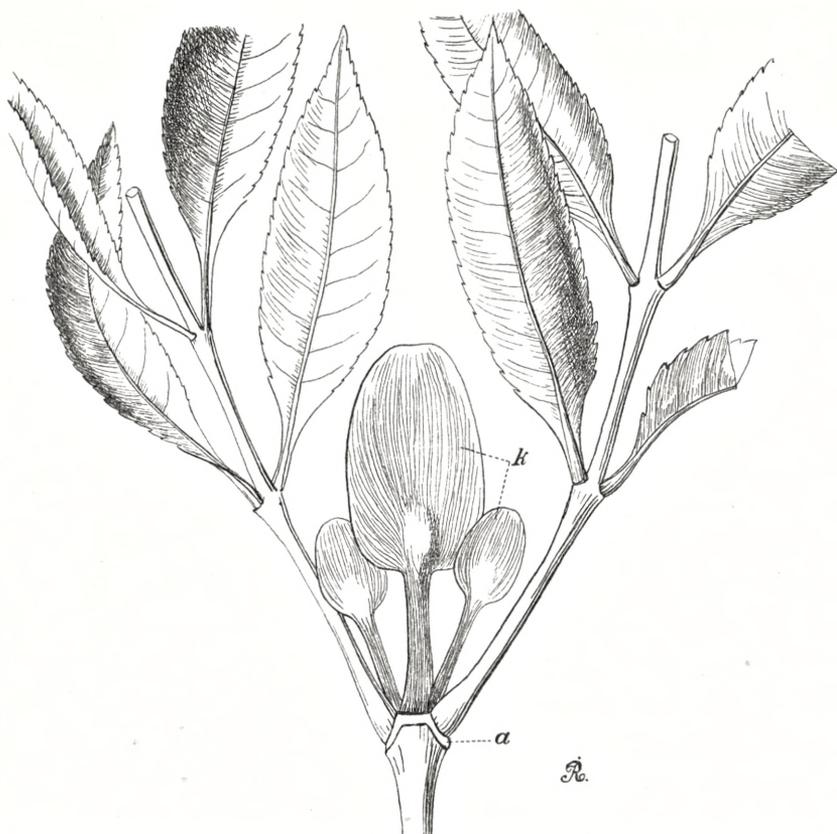


Fig. 4. *Cunonia capensis*. Les feuilles naissantes sont entièrement enveloppées des grandes stipules interpétiolaires (*k*) aux bords collés l'un contre l'autre. ($\frac{3}{4}$).

où elles ont atteint le terme de leur développement (*Calluna vulgaris*, *Pentapera sicula*, *Fabiana imbricata*, *Calocephalus Brownii*, *Diosma oppositifolia*, *Agathosma apiculata*, *Phyllica ericoides*, *Melaleuca armillaria*, espèces d'*Erica*, de *Gnidea*, etc.).

Enfin il y a des cas nombreux où la protection s'obtient

à l'aide d'écaillés, c'est-à-dire par des feuilles dont la fonction est purement protectrice (fig. 10 et 11).

Si nous considérons les cas où la protection fournie aux feuilles ébauchées est due aux stipules des feuilles plus âgées ou bien aux parties basales des feuilles, il faut reconnaître que la protection ainsi obtenue peut être tout aussi efficace que celle fournie par les écaillés proprement dites — par exemple, les feuilles naissantes d'un *Cunonia* sont certainement très bien protégées par les stipules, à bords collés,

appartenant aux feuilles non encore épanouies, et on peut dire la même chose de celles de l'*Homalanthus Leschenaultianus*, des *Ficus*, des *Philodendron*, etc.; toutefois nous sommes d'avis qu'il sera pratiquement utile de prendre pour caractères distinctifs des deux sous-types la

présence ou l'absence d'écaillés proprement dites. Dans les cas de protection par écaillés, nous avons, correspondant à la périodicité du climat, une périodicité morphologique assez facile à observer pour pouvoir servir de caractéristique. Pour ce qui est des plantes qui n'ont pas d'écaillés mais dont les organes embryonnaires sont néanmoins bien protégés soit par des stipules soit par des bases de pétioles ou autrement,

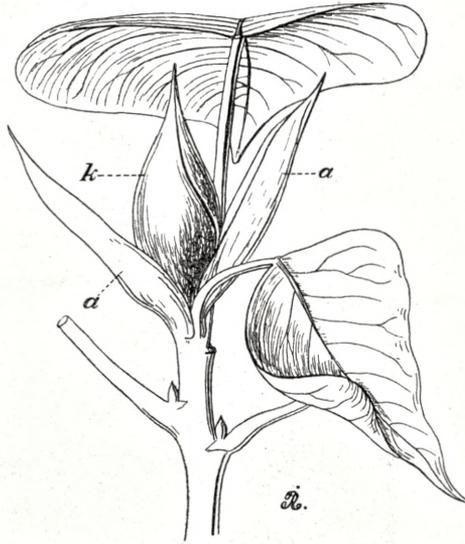


Fig. 5. *Homalanthus Leschenaultianus*. Les feuilles atteignent des dimensions assez considérables avant de s'épanouir; elles restent protégées jusqu'au moment de leur épanouissement sous une espèce de ballon formé par les stipules (*k*) appartenant à la feuille qui vient de s'épanouir. ($\frac{1}{1}$).

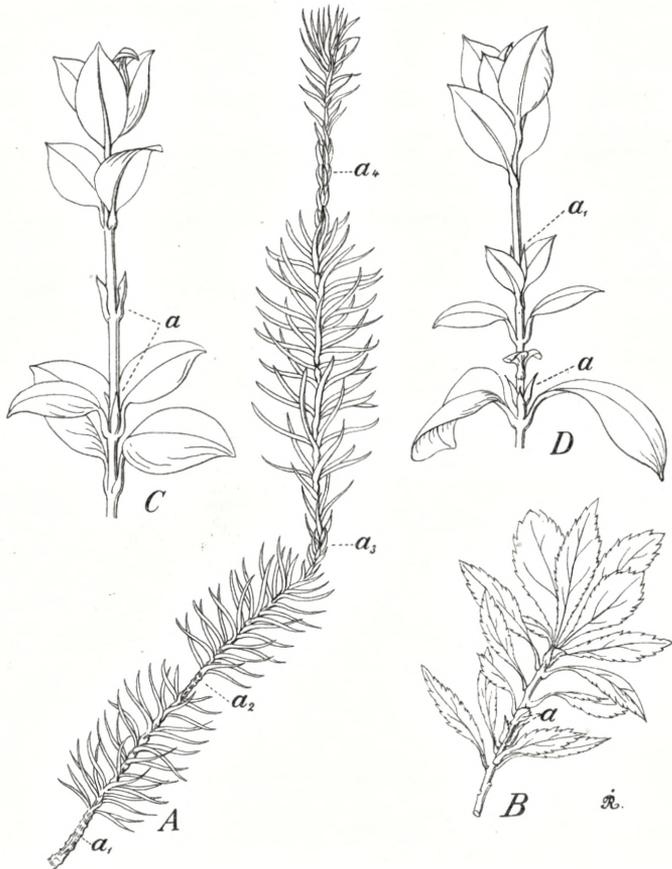


Fig. 6. Exemples, tirés de Phanérophytes toujours vertes, de formes foliaires intermédiaires entre les feuilles normales et les écailles de bourgeon. — A: *Erica multiflora*; branche portant quatre années de feuilles normales séparées par des parties de tige à feuilles plus petites (*a*) mais d'ailleurs semblables en tout aux feuilles normales; ces feuilles de taille plus petite se sont développées au commencement de la mauvaise saison; elles ont servi de protection aux jeunes feuilles non épanouies, mais la mauvaise saison les a trop influencées pour qu'elles puissent continuer leur développement pendant la bonne saison suivante; elles restent plus petites et plus dressées que les feuilles normales et tombent avant celles-ci (voir *a*₁ et *a*₂). (1/1). — B: *Escallonia rubra*; extrémité de branche où les feuilles normales de deux périodes végétatives sont séparées par des formes de transition (*a*). (1/1). — C et D: *Myrtus ugni*; branches présentant des feuilles de transition (*a*) entre deux années de feuilles normales; *a*₁ (de D) feuilles de transition qui marquent un arrêt passager survenu dans la dernière période de croissance. (1/5).

on pourra en faire un groupe à part si on trouve, après une analyse approfondie de la végétation, qu'il y aurait avantage à le faire.

Même en choisissant pour caractère distinctif la présence ou l'absence de feuilles écailleuses à la base des bourgeons, on aura quelquefois de la difficulté à tracer la ligne de dé-

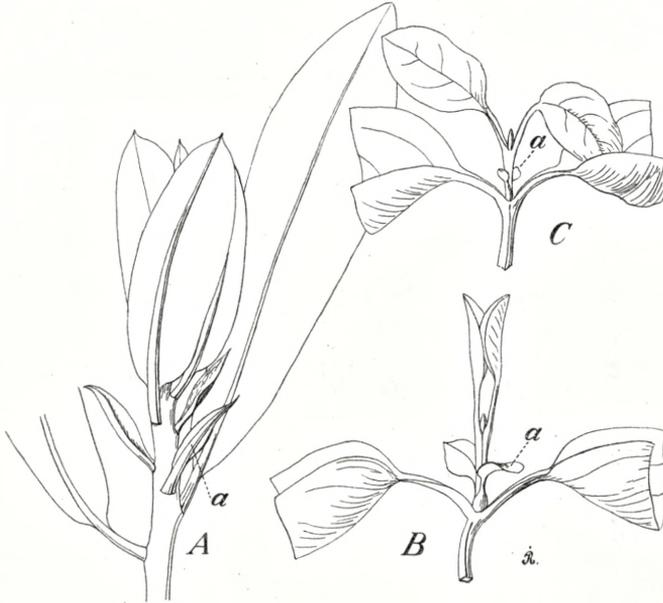


Fig. 7. Phanérophytes toujours vertes montrant la transition entre les feuilles normales et les écailles proprement dites. — A: *Drimys Winteri*; a, feuilles peu développées, ayant servi à protéger les jeunes feuilles normales pendant la mauvaise saison. ($\frac{2}{3}$). — B et C: *Viburnum tinus*; pousses à feuilles transitoires plus ou moins réduites (a) entre les feuilles normales de deux périodes végétatives. ($\frac{4}{5}$).

marcation entre les deux sous-types. Il existe par exemple des Phanérophytes qui, à la vérité, n'ont pas d'écailles proprement dites, mais où, par un effet morphologique de la périodicité du climat, les feuilles nées au début de la mauvaise saison, tout en étant vertes comme les feuilles ordinaires, dont elles reproduisent l'aspect sous tous les autres rapports, restent

petites et ne sont séparées que par des entrenœuds courts ou tout au moins peu allongés. Ces feuilles acquièrent avant l'arrivée de la saison favorable une structure trop consolidée pour être susceptible d'accroissement dans la suite. Sans prendre la forme et la structure propre aux écailles, elles servent à protéger les feuilles plus jeunes qui attendent la fin

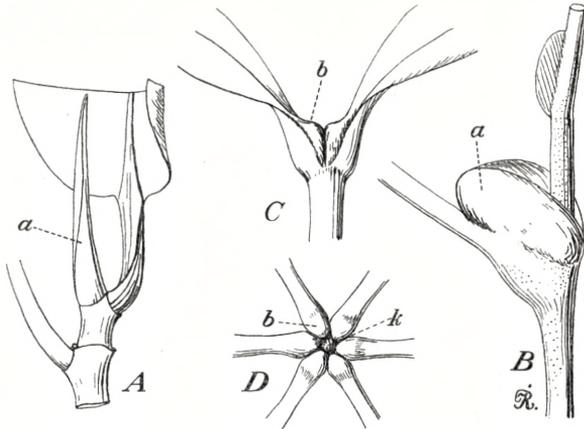


Fig. 8. Pointes végétatives de Phanérophtes toujours vertes où les feuilles naissantes sont protégées par les feuilles déjà développées. — A: *Ficus rubiginosa*; a, ligule de la plus récente des feuilles développées, formant cornet autour de la pointe végétative aux jeunes feuilles congestives. ($\frac{3}{4}$). — B: *Leea sambucina*; la pointe végétative vient de sortir de l'enveloppe dont l'entourait les grandes stipules (a) de la feuille récemment épanouie. ($\frac{3}{4}$). — C: *Fagraea (obovata?)*; la pointe de croissance est protégée par les bases réunies et extraordinairement développées de la plus jeune paire de feuilles, b. ($\frac{3}{4}$). — D: *Allamanda verticillata*; la pointe de croissance, k, est protégée par les renflements basilaires des feuilles constituant le verticille le plus jeune. ($\frac{3}{4}$).

de la mauvaise saison pour accomplir leur développement (exemples: *Escallonia rubra* (fig. 6, B), *Myrtus ugni* (fig. 6, C et D), *Drimys Winteri* (fig. 7, A), *Viburnum tinus* (fig. 7, B et C), *Erica multiflora* (fig. 6, A)).

Une autre forme intermédiaire s'observe chez les plantes qui ont des écailles protectrices, il est vrai, mais espacées par des entrenœuds qui s'allongent plus ou moins à mesure que

se développe la pousse, par suite de quoi les feuilles jeunes se trouvent éloignées des feuilles plus âgées; tel est le cas pour *Jacquinia acuminata* (fig. 9).

Une classification basée sur la caducité des feuilles et sur la présence ou l'absence d'écaillés protégeant les bourgeons



Fig. 9. *Jacquinia acuminata* au moment où vont s'épanouir les feuilles; a, feuilles écailleuses séparées par des entrenœuds distincts qui servent à éloigner les jeunes feuilles normales (l₁) des feuilles normales plus âgées. (2/3).

comprendra trois types aussi faciles à reconnaître qu'ils sont pratiquement utiles, et qu'on a pris depuis longtemps l'habitude de distinguer; ce sont: 1° les Phanérophytes toujours vertes sans couvre-bourgeon; 2° les Phanérophytes toujours vertes avec couvre-bourgeon, et 3° les Phanérophytes à feuilles caduques avec couvre-bourgeon. Les aires d'extension de ces

trois types correspondent en général aux modifications de climat que l'on constate en allant des régions tropicales toujours chaudes et toujours humides, à travers les régions tropicales et subtropicales avec alternance de saisons pluvieuses et de

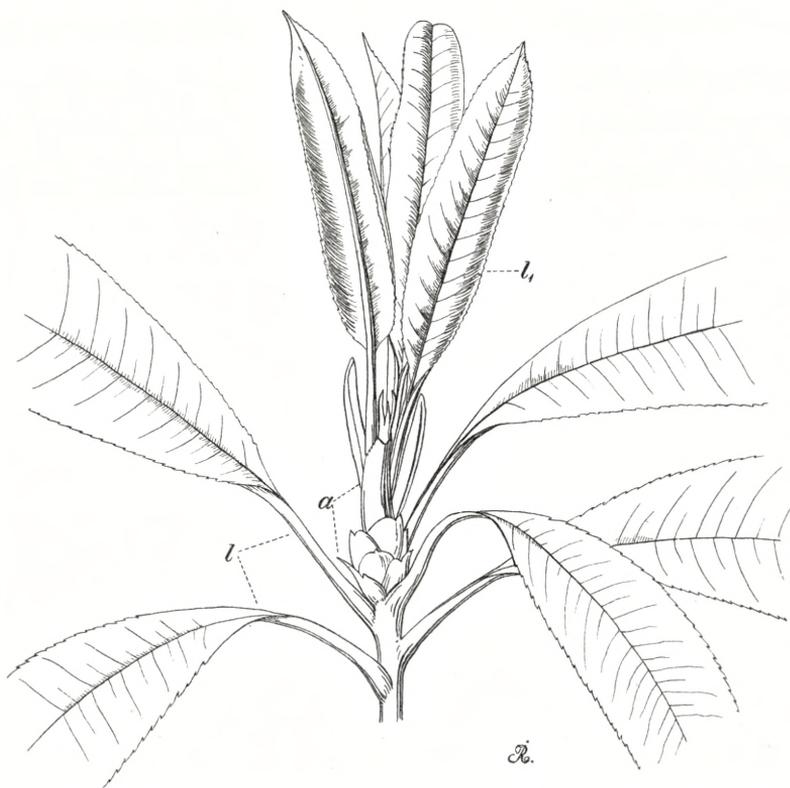


Fig. 10. *Photinia serrulata* dont les feuilles jeunes (l_1) vont s'épanouir; a, écailles. ($2/3$).

saisons nettement sèches, jusqu'aux contrées plus froides à hiver prolongé et plus ou moins rigoureux.

Si nous étudions de plus près le degré de développement atteint par les différents types dans les aires qui leur sont propres, nous les voyons prendre des tailles de plus en plus basses à mesure qu'augmentent, vers les limites de ces

domaines, la durée et la rigueur de la saison défavorable. Plus on s'éloigne des régions forestières pluvieuses des pays inter-tropicaux pour pénétrer dans les continents à saison sèche de plus en plus prolongée et rigoureuse, plus s'abaisse la taille des arbres; de même on observe dans les pays moins chauds que plus on approche des pôles ou des sommets des montagnes plus se raccourcissent les végétaux phanérophytes; ils finissent par se réduire à des formes naines assez basses

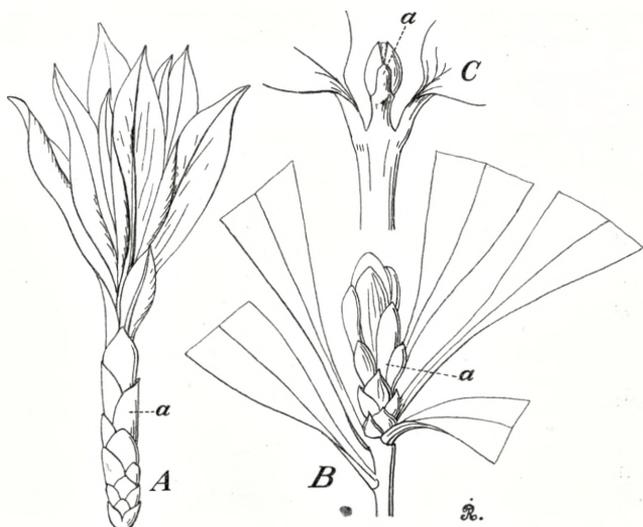


Fig. 11. Phanérophytes toujours vertes à couvre-bourgeon. — A: *Pittosporum undulatum*. ($1/1$). — B: *Pittosporum crassifolium*. — C: *Metrosideros tomentosa*. ($2/2$).

pour que la couche de neige hivernale puisse les abriter, sans quoi elles périraient infailliblement.

Nous ne prétendons pas que la petite taille des végétaux dont il s'agit ici, le nanisme normal, soit toujours l'effet d'une adaptation à la mauvaise saison; elle est due sans doute à l'ensemble des conditions externes peu favorables à la vie des plantes; d'autre part il est clair que le nanisme constitue, toutes choses égales d'ailleurs, un avantage pour les plantes qui doivent passer des saisons rigoureuses. Et la hauteur des

plantes étant un caractère facile à constater, il pourra y avoir quelque utilité à subdiviser les trois sous-types ci-dessus d'après leur hauteur. Le choix du nombre des classes à établir et celui des hauteurs limites devra dépendre de recherches faites dans la nature. A notre avis, on pourrait, en attendant, se contenter dans la pratique de distinguer quatre classes de hauteur principales; mais les indications sur la hauteur des plantes faisant très souvent défaut dans les descriptions jusqu'ici publiées de la végétation phanérophyte des différentes contrées, il est difficile d'établir les limites de ces classes, et si nous allons néanmoins entreprendre de le faire, c'est en regardant notre essai comme tout à fait provisoire: dès qu'une étude attentive de la nature aura démontré que les limites proposées par nous ne sont pas pratiques, elles devront être remplacées par d'autres; mais il ne faut pas oublier en les établissant que c'est la flore phanérophyte de toute la terre qu'il s'agit de classer et non pas seulement celle d'une région isolée.

D'après nos propres observations et le peu de données que nous avons pu tirer de la littérature déjà existante sur les dimensions des végétaux phanérophytes des diverses régions de la terre, nous admettons qu'on peut fixer à 2, 8 et 30 mètres les limites séparant les quatre classes de hauteur; on aurait de la sorte:

Nanophanérophytes	au-dessous de 2 m.
Microphanérophytes	2— 8 „
Mésophanérophytes	8—30 „
Mégaphanérophytes	au-dessus de 30 „

Les causes qui déterminent les passages des Mégaphanérophytes aux Mésophanérophytes, Micro- et Nanophanérophytes sont multiples. Ordinairement la diminution de la hauteur correspond à un appauvrissement des conditions d'existence résultant soit de l'augmentation en durée et en rigueur de la saison sèche —

ou de la saison froide, qui joue au point de vue physiologique un rôle déprimant analogue à celui de la saison sèche, — soit de la pauvreté du sol qui ne permet qu'une nutrition médiocre; mais quelles que soient les causes qui la déterminent, la diminution de la taille des plantes offre toujours cet avantage de les prémunir contre la mauvaise saison et notamment contre la dessiccation.

Parmi les cinq modes d'adaptation que nous avons énumérés à la page 356 il y en a deux, les xérophilies anatomique et intracellulaire, qu'il ne faut peut-être pas choisir pour caractères de types principaux, mais dont on peut se servir comme de caractères additionnels pour nuancer les subdivisions obtenues par les autres méthodes.

Une classification qui tiendrait compte de l'état couvert ou découvert des feuilles jeunes, de la caducité des feuilles et des quatre classes de hauteur ci-dessus indiquées comprendrait douze types secondaires phanérophytes; il y faudrait ajouter trois types particuliers, faciles à reconnaître, à savoir: les Phanérophytes herbacées, les Phanérophytes épiphytes et les Phanérophytes à tige succulente.

Phanérophytes herbacées. Nous comprenons sous cette désignation le grand nombre de plantes phanérophytes plus ou moins herbacées qui sont surtout fréquentes dans les régions tropicales à climat presque constamment humide. Elles ont à peu près l'aspect que prendraient les plus grandes des herbes de nos contrées dans le cas hypothétique où leurs pousses aériennes persisteraient pendant plusieurs années sans perdre leur caractère herbacé. La structure des tiges est ordinairement plus faible que chez les plantes ligneuses proprement dites; les tissus scléreux sont moins prédominants, et le parenchyme occupe des espaces relativement plus étendus. Ce type à structure plus lâche, plus herbacée, que les autres et, partant, moins bien protégé, est propre aux climats les plus favorables; il paraît même qu'il croît de préférence à

l'abri des végétaux phanérophytes de taille plus élevée (exemples : *Scaevola Koenigii*; *Rhytidophyllum tomentosum*; *Myriacarpa macrophylla* et autres Urticacées; des espèces d'*Impatiens*; bon nombre d'espèces de *Begonia*; *Acalypha hispida* et bien d'autres Euphorbiacées; des espèces de *Piperaceae*, etc.).

Jusqu'à ce que la flore des divers pays ait été mieux étudiée au point de vue de la distribution de ce sous-type, il nous faudra rapporter les espèces y comprises aux quatre classes de hauteur dont il vient d'être question; la plupart des espèces devront alors être classées parmi les Nanophanérophytes; d'autres rentrent plutôt dans la catégorie des Microphanérophytes mais l'attribution des Phanérophytes herbacées aux Nanophanérophytes ne saurait être définitive, attendu que les Nanophanérophytes sont propres aux régions tropicales et subtropicales où la saison sèche est assez prononcée sans être très rigoureuse, tandis que les Phanérophytes herbacées sont caractéristiques du climat tropical toujours chaud et toujours humide.

Dans les régions à saison sèche prononcée les Phanérophytes herbacées se transforment en Chaméphytes, surtout en Chaméphytes suffrutescentes, les parties supérieures des pousses mourant à l'approche de la mauvaise saison; et les Chaméphytes suffrutescentes se développent ou plutôt se réduisent à leur tour en Protohémicryptophytes.

Quant aux deux autres types, celui des *Phanérophytes à tige succulente* et celui des *Phanérophytes épiphytes* (qui comprend les Phanérophytes parasites), ils n'ont pas besoin de mention détaillée; tous les deux sont caractéristiques de certains climats déterminés et se distinguent nettement des autres Phanérophytes; ils se recommandent par là comme étant d'emploi facile.

Les Phanérophytes se subdivisent donc en 15 sous-types:

1. Phanérophytes herbacées.
2. Mégaphanérophytes toujours vertes, sans couvre-bourgeon.

- | | | |
|--|---|---|
| 3. Mésophanérophytes toujours vertes, sans couvre-bourgeon. | | |
| 4. Microphanérophytes | " | " |
| 5. Nanophanérophytes | " | " |
| 6. Phanérophytes épiphytes. | | |
| 7. Mégaphanérophytes toujours vertes, avec couvre-bourgeon. | | |
| 8. Mésophanérophytes | " | " |
| 9. Microphanérophytes | " | " |
| 10. Nanophanérophytes | " | " |
| 11. Phanérophytes à tige succulente. | | |
| 12. Mégaphanérophytes à feuilles caduques, avec couvre-
bourgeon. | | |
| 13. Mésophanérophytes | " | " |
| 14. Microphanérophytes | " | " |
| 15. Nanophanérophytes | " | " |

Si les sous-types ci-dessus énumérés ne forment pas une série dont chaque terme, comparé à celui qui précède, indique un degré supérieur d'adaptation à la mauvaise saison, la faute n'en est pas aux types; cette circonstance s'explique par la nature des climats qui ne constituent pas non plus une série simple mais plusieurs séries entremêlées. Ceci s'accorde très bien avec ce fait que les types ne sont pas séparés par des limites distinctes; une même espèce de plantes s'étend d'un climat dans un autre, souvent en évoluant d'un type à un autre type. Il y a des espèces qui prennent sous un climat doux la forme de Phanérophytes toujours vertes et qui se présentent sous un climat plus rigoureux comme des Phanérophytes à feuilles caduques; il y en a d'autres qui deviennent dans certaines conditions des Microphanérophytes et qui se rencontrent dans des conditions moins favorables sous la forme de Nanophanérophytes, et ainsi de suite. Loin d'être un défaut des types, ce caractère flottant des limites constitue plutôt un avantage: il est permis d'en conclure qu'aux changements de climat correspondent des changements dans les types biologiques que nous avons choisis comme représentants des climats.

II. Chaméphytes.

Sous ce nom de Chaméphytes¹ (*χαμαί* = à terre) nous désignons les plantes qui ont leurs bourgeons (ou extrémités de pousses) persistants situés sur des pousses, ou parties de pousses, qui rampent à la surface du sol ou qui s'en trouvent au moins très rapprochées, de sorte que dans les régions couvertes de neige en hiver elles restent protégées par la couche neigeuse, et dans les régions plus chaudes, à saison sèche, elles se trouvent en partie protégées par les particules végétales qui couvrent le sol; dans tous les cas, les bourgeons placés ainsi, dans le voisinage immédiat de la terre, seront mieux protégés, toutes choses égales d'ailleurs, que ceux des Phanérophytes, disposés de distance en distance sur des pousses dressées.

Les pousses florales dont la vie est limitée à la belle saison, sont d'ordinaire négativement géotropiques; elles ont le port dressé. En effet, il importe au point de vue de la pollinisation qu'elles soient bien en vue afin d'être découvertes par les insectes, et si la pollinisation se fait à l'aide du vent, elles doivent également être dressées en l'air pour s'y trouver exposées.

Les pousses, ou parties de pousses, pérennantes qui portent les bourgeons persistants, rampent à la surface du sol ou en sont très rapprochées; leur distance de la terre ne dépasse pas 25 cm; nous classons parmi les Phanérophytes les plantes dont les pousses pérennantes atteignent une hauteur de plus de 25 cm. Les causes qui déterminent, chez les différentes Chaméphytes, la position basse des pousses pérennantes peuvent être diverses; on peut y reconnaître une adaptation plus ou moins complète à la vie chaméphyte et en faire la base d'une division en sous-types.

¹ Nous devons à l'obligeance de M. le Dr. S. LARSEN, bibliothécaire à la Bibliothèque de l'Université de Copenhague, la formation de ce nom de „Chaméphytes“.

Chez quelques Chaméphytes la position basse des parties pérennantes est due à ce fait qu'au début de la mauvaise saison la portion supérieure des pousses dressées dépérit, la partie basse restant seule en vigueur; nous appellerons ces plantes *Chaméphytes suffrutescentes*. D'autres ont leurs tiges couchées à terre à cause de leur manque de rigidité, ce sont les *Chaméphytes couchées passives*. Chez les *Chaméphytes couchées actives*, les Chaméphytes par excellence, le port couché des pousses à bourgeons persistants est dû à un changement de géotropisme; les plantes comprises dans ce groupe sont toutes devenues transversalement géotropiques. Un quatrième sous-type, intermédiaire entre les Chaméphytes et les Hémicryptophytes, est celui des *plantes en coussinet*; leurs pousses étant toujours très basses les bourgeons et extrémités de pousses persistants se trouvent nécessairement rapprochés de la surface du sol; en outre la disposition des pousses est ordinairement si serrée qu'elles servent de soutien et de protection les unes aux autres.

16. *Chaméphytes suffrutescentes*. Les pousses, développées au cours de la bonne saison, sont ordinairement douées d'un géotropisme nettement négatif; elles portent des feuilles et des fleurs; à la fin de la saison favorable leur partie supérieure s'éteint, ce n'est que la partie inférieure, plus ou moins longue, qui passe la mauvaise saison. Les parties pérennantes portent les bourgeons qui vont se développer, pendant la prochaine période végétative, en pousses foliaires et florales. Grâce à leur situation toujours rapprochée du sol, les bourgeons sont moins exposés à la dessiccation que ne le sont ceux des Phanérophytes, qui se trouvent placés sur des pousses droites, plus ou moins élevées; de plus les bourgeons des Chaméphytes suffrutescents sont protégés contre la dessiccation par les particules végétales mortes qui couvrent la surface du sol.

La longueur de la partie pérennante des pousses est assez variable; elle peut même varier dans une même espèce avec

la nature du climat; dans des conditions particulièrement favorables, ce ne sont que les toutes dernières extrémités des pousses qui meurent; la plante ressemble alors souvent de bien près aux Phanérophytes herbacées et très certainement c'est de ces dernières que descendent bon nombre des représentants de ce type. Dans des conditions extrêmement défavorables les pousses meurent jusqu'à un niveau très voisin du sol, et les cas de ce genre forment une transition continue vers le premier sous-type des Hémicryptophytes, celui des Protohémicryptophytes. D'un autre côté il est quelquefois difficile de tracer la démarcation entre les Nanophanérophytes et les Chaméphytes suffrutescentes. Cette continuité des types se confondant, dans une seule et même espèce, à travers une série de formes intermédiaires, montre suffisamment que les caractères sur lesquels nous avons basé nos types sont bien faits pour exprimer les changements du climat, ce qui était pour nous l'essentiel.

A notre connaissance les Chaméphytes suffrutescentes sont surtout répandues dans les régions tempérées chaudes à saison sèche assez prolongée, c'est-à-dire dans des contrées où les conditions d'existence sont moins bonnes que dans celles habitées par les Nanophanérophytes, mais très souvent on rencontre les deux types vivant côte à côte. Les Chaméphytes suffrutescentes sont très communes dans les pays méditerranéens où elles sont représentées par des espèces appartenant aux familles des *Labiatae*, des *Caryophyllaceae* des *Papilionaceae*, etc.

Nous rattachons à ce sous-type un groupe, certainement peu nombreux, de Chaméphytes à pousses dressées et basses, dont les dites pousses ne se fanent pas à l'approche de la mauvaise saison comme c'est le cas pour les Chaméphytes suffrutescentes proprement dites. Ne formant pas de coussinet, ces plantes ne peuvent pas être rapportées aux „plantes en coussinet“.

17. *Chaméphytes couchées passives*. Ce sous-type ressemble aux Phanérophytes par le fait d'avoir des pousses végétatives négativement géotropiques qui ne meurent pas à l'approche de la mauvaise saison, mais leurs tiges contiennent des quantités trop faibles de tissu scléreux pour se tenir debout et restent par conséquent couchées à la surface du sol. Les extrémités des pousses sont les seules parties assez rigides pour pouvoir obéir à leur géotropisme négatif en prenant sur une longueur plus ou moins considérable une direction plus ou moins verticale. Il est donc facile de distinguer, à la direction des

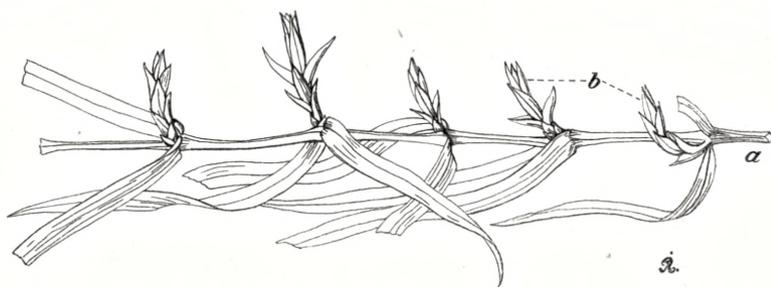


Fig. 12. *Stellaria holostea*; fragment d'une pousse couchée, *a*. Aux aisselles des feuilles, les bourgeons, *b*, vont se développer après avoir passé l'hiver.

extrémités en voie de croissance, les Chaméphytes couchées passives des Chaméphytes actives, celles-ci gardant une direction horizontale même dans les extrémités végétatives. Le sous-type des Chaméphytes passives comprend des espèces toujours vertes aussi bien que des espèces à feuilles caduques, des espèces à couvre-bourgeon et d'autres qui n'en ont pas, des espèces franchement ligneuses à côté d'autres qui sont plutôt herbacées; ces différences peuvent être utilisées pour l'établissement de subdivisions.

Exemples: *Arabis albida*, *A. alpina*; des espèces d'*Aubrietia*; des espèces de *Veronica*, de *Sedum* et de *Saxifraga*; *Polygonum Brunonis*; *Kernera saxatilis*; *Stellaria holostea* (fig. 12); *Ceras-*

tium tomentosum, *C. trigynum* et autres espèces de *Cerastium*; *Campanula fragilis*; *Lotus peltorhynchus*; etc.

18. *Chaméphytes actives*. Les pousses végétatives sont pérennantes comme celles du type précédent, mais à la différence de ce qui a lieu dans les Chaméphytes couchées passives, le port couché est ici l'effet d'un géotropisme transversal, quelquefois même d'un héliotropisme négatif; les extrémités végétatives ne sont jamais dirigées vers le haut. Si on redresse les pousses et si on les empêche de retomber en les rattachant en haut à quelque distance de la surface du sol, on verra leurs extrémités prendre ensuite, en croissant, une direction horizontale ou obliquement inclinée vers le bas. Ce type comprend des espèces toujours vertes ou à feuilles caduques, avec ou sans couvre-bourgeon, nettement ligneuses ou herbacées. On sait que les pousses couchées sur un sol humide ont souvent une tendance à émettre des racines, aussi voyons-nous souvent ce type se rapprocher par là de celui des Hémicryptophytes à pousses rampantes; il faudra alors regarder comme caractère distinctif des Hémicryptophytes la tendance des bourgeons persistants à se grouper à fleur de terre dans la partie de pousse enracinée et rapporter aux Chaméphytes les plantes dont les bourgeons n'ont pas cette tendance; la limite qui sépare les deux types reste nécessairement un peu vague.

Sont Chaméphytes actives: des espèces de *Thymus* (*T. zygis*, etc.), de *Veronica* (*V. officinalis*, etc.), de *Vinca*; *Achaena Novae Zeelandiae*; *Cerastium vulgatum*; *Arctostaphylus uva ursi*; *Empetrum nigrum*; *Linnaea borealis*; *Lysimachia nummularia*; etc.

Biologiquement parlant, les différences qui séparent les Chaméphytes passives des Chaméphytes actives sont négligeables, et probablement ces deux sous-types ont à peu près la même aire d'extension; au fond, ce qui les distingue l'un de l'autre c'est la transformation physiologique par suite de

laquelle ils sont devenus Chaméphytes: cette transformation ayant été plus radicale dans le cas des Chaméphytes actives, celles-ci représentent un degré plus avancé d'adaptation. Les Chaméphytes actives et passives sont particulièrement appropriées aux contrées à couche de neige hivernale, leurs pousses s'y trouvant protégées contre l'évaporation; elles sont surtout communes dans les régions montagneuses alpines.

19. *Plantes en coussinet*. Les pousses sont négativement géotropiques, basses, et tellement rapprochées les unes des autres que celles même qui ne contiennent pas assez de tissu scléreux pour rester debout par leurs propres forces sont soutenues par les pousses environnantes. Lorsque les pousses sont réunies en touffes extrêmement serrées, il en résulte pour leurs extrémités végétatives pérennantes une protection semblable à celle dont jouissent, chez les Hémicryptophytes, les parties végétatives situées à fleur de terre; on rencontre d'ailleurs des formes intermédiaires entre les „plantes en coussinet“ et les Hémicryptophytes cespiteuses. Nommons comme représentants des plantes en coussinet: certaines espèces d'*Azorella*, de *Raoulia*, de *Haastia*, de *Lucilia*, etc.

III. Hémicryptophytes.

Comparés aux groupes précédents, les Hémicryptophytes constituent un troisième type principal encore mieux fait pour supporter les rigueurs de la mauvaise saison. Toute la partie aérienne des pousses s'éteint au début de la mauvaise saison; reste seule en vie la partie tout à fait inférieure que protège la terre et la couche de particules végétales superposée; c'est elle qui produit à fleur de terre les bourgeons destinés à se développer, pendant la prochaine période végétative, en pousses foliaires et florales. Le trait commun de ces plantes est donc d'avoir leurs extrémités de pousses pérennantes situées à fleur de terre.

Chez la grande majorité des Hémicryptophytes la partie pérennante des pousses atteint un âge de plusieurs années; ces parties basilaires finissent par former un système de ramifications plus ou moins serrées, analogue à celui des Chaméphytes suffrutescentes; il y a seulement cette différence que chez ces derniers il est aérien, tandis que chez les Hémicryptophytes il se trouve situé à fleur de terre.

En dehors de l'aire des Phanérophytes comprenant les régions à climat chaud et pas trop sec, c'est décidément le type des Hémicryptophytes qui prédomine excepté peut-être dans les régions les plus sèches où les Cryptophytes et, dans certaines conditions, les Thérophytes constituent une partie très importante de la végétation. La plupart de nos herbes sont hémicryptophytes et l'on peut dire au jugé que la moitié à peu près des espèces végétales de l'Europe centrale rentrent dans ce type.

Au point de vue morphologique la diversité des plantes est très grande¹; elle est due surtout à la grande capacité de multiplication et de migration végétative qui distingue souvent les Hémicryptophytes. En effet, si leur taille est basse, elles se répandent souvent dans le plan horizontal d'une manière très énergique, émettant des pousses rampantes. Chez quelques-unes des espèces appartenant à ce type la racine primaire est vivace, comme c'est aussi le cas pour la plupart des Phanérophytes, et les pousses émises par l'individu primaire restent en communication les unes avec les autres; ces plantes font suite aux Chaméphytes suffrutescentes. Mais le cas le plus ordinaire est celui où la racine primaire meurt au bout d'un espace de temps plus ou moins long et où le système de pousses émet des racines adventives; peu à peu toute la partie centrale du système de pousses émanant de la racine primaire dépérit au milieu à mesure que s'avancent

¹ WARMING, E.: Om Skudbygning, Overvintring og Forryngelse. (Naturhist. Foren. Festskrift. 1884).

les parties périphériques; il s'opère ainsi une multiplication végétative par dissociation, les diverses parties du système de pousses devenant libres par suite de l'extinction progressive des tiges plus âgées qui les rattachaient les unes aux autres. Un cas extrême de ce mode de développement nous est fourni par les plantes dont la partie de pousse persistante meurt avant que les bourgeons portés par elle aient pu se développer

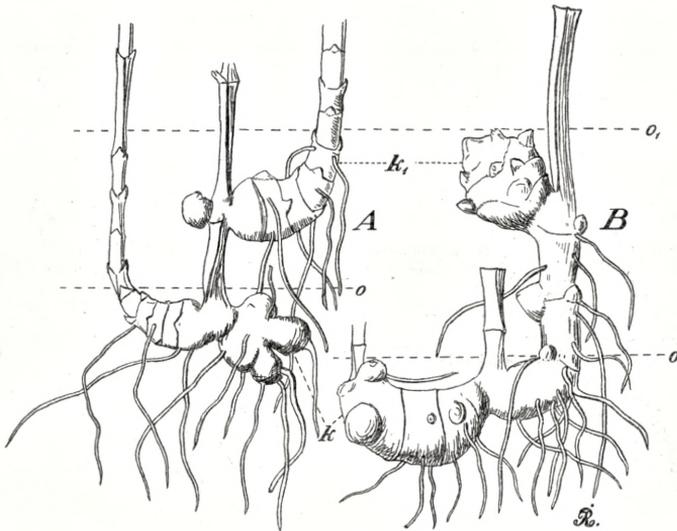


Fig. 13. *Scrophularia nodosa*; les deux plantes ont été recouvertes par une couche de terre, $o-o_1$; par conséquent, les nouveaux tubercules, k_1 , aux bourgeons persistants, ne se sont pas formés dans le voisinage immédiat des anciens, mais à un niveau plus élevé, tout près de la surface du sol. ($\frac{3}{4}$).

(*Epilobium montanum* (fig. 16, B); *Samolus Valerandi*; des espèces d'*Aconitum*, etc.). Ici les bourgeons persistants émettent des racines adventives à un stade peu avancé de leur développement et deviennent ainsi capables de commencer aussitôt une existence à part.

La longueur des parties de pousse persistantes varie beaucoup. Considérons d'abord les plantes dont les pousses, douées de géotropisme négatif dès le début de leur existence,

ont le port dressé: la longueur des parties pérennantes de leurs pousses dépend de la profondeur où elles ont été émises, toute la partie souterraine de la pousse restant ordinairement en vie. Normalement les nouvelles pousses sont émises tout à fait en haut sur la partie persistante des anciennes; dans

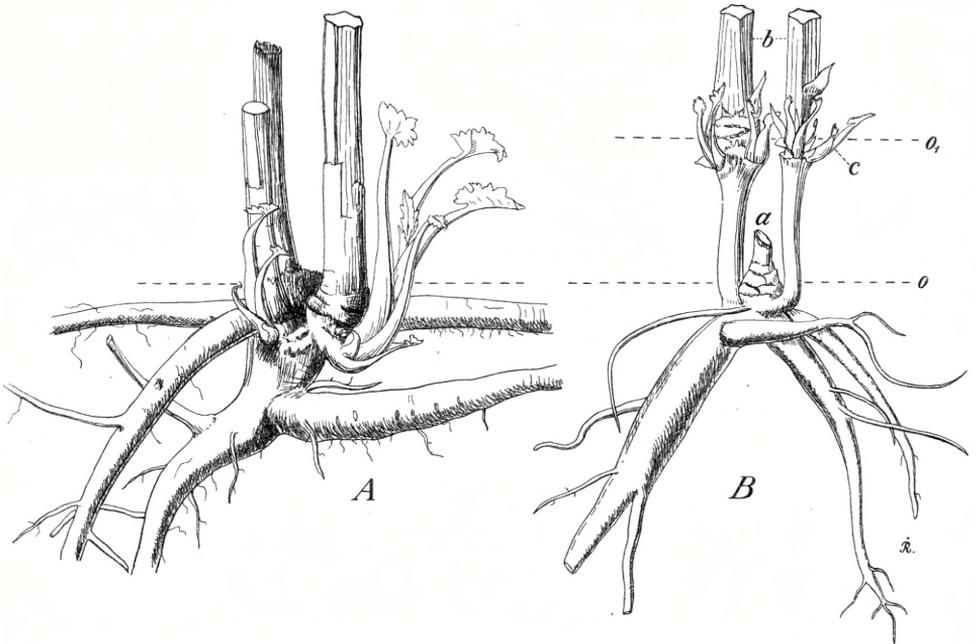


Fig. 14. *Campanula Trachelium* au printemps; Hémicryptophyte subrosetté. A, plante développée dans des conditions ordinaires; o, surface du sol. B, plante qu'on avait recouverte d'une couche de terre, o—o₁; les parties des pousses, b, qui se sont développées sous terre après ce recouvrement, présentent des entrenœuds allongés; ce n'est qu'après avoir dépassé la surface de la terre superposée que ces pousses ont produit une rosette de feuilles avec des bourgeons persistants (c) ébauchés aux aisselles. (2/3).

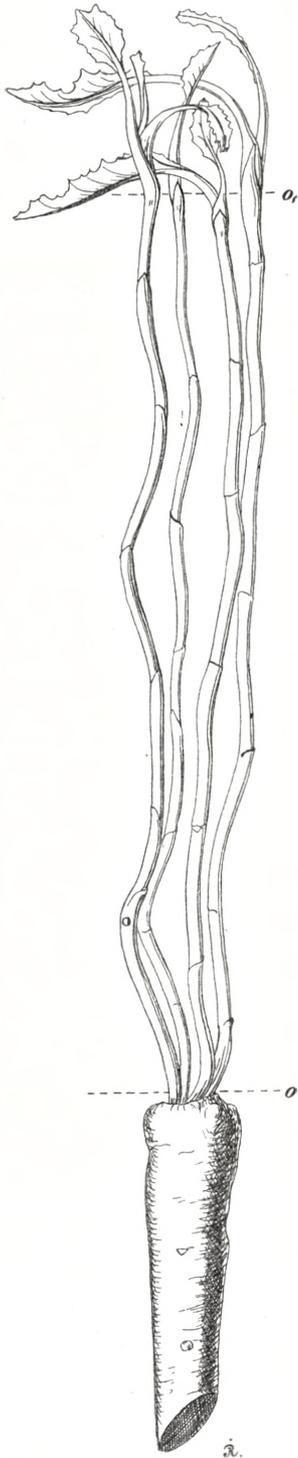
le cas considéré elles devraient donc prendre naissance à fleur de terre; cependant il arrive qu'il en naît à un niveau plus bas, lorsque des bourgeons de tiges anciennes se mettent à pousser après une période prolongée de vie latente. Les pousses de cette dernière catégorie auront une couche de

terre assez épaisse à traverser; leur partie pérennante sera donc plus longue que d'habitude, mais les bourgeons qui devront se développer en pousses aériennes pendant la prochaine période végétative s'ébauchent néanmoins au niveau normal, c'est-à-dire à fleur de terre.

Evidemment les nouvelles pousses émises à fleur de terre ne se trouveront abritées par la terre que sur une hauteur peu considérable, et comme la partie destinée à porter les bourgeons persistants a nécessairement une certaine hauteur, quelque courts que soient les entrenœuds, cette partie de pousse pérennante finirait par sortir de terre et périr, si elle n'était pas toujours recouverte de nouveau. Ce recouvrement se produit de deux manières, l'une passive, au point de vue de la plante, l'autre active. La première consiste en une espèce de buttage naturel dû soit à l'activité des vers de terre et autres animaux soit au dépôt de particules végétales qui se fait chaque année à la surface de la terre. Le recouvrement par voie active s'obtient à l'aide de la contraction des racines, qui a pour effet d'abaisser le niveau de la plante; ce phénomène a été constaté dans un grand nombre de végétaux; dans ceux qui nous intéressent ici, il en résulte pour les parties à bourgeons persistants une position protégée à fleur de terre.

D'un autre côté il arrive que les parties souterraines des pousses sont trop enfoncées dans la terre, soit par suite du travail des taupes soit pour une autre raison. Dans ce cas les Hémicryptophytes ne produisent pas leurs bourgeons de remplacement à la base des pousses nouvelles, mais à un niveau plus élevé, qui est toujours celui de la surface du sol (fig. 13, 14, 15). C'est donc un caractère distinctif des Hémicryptophytes d'avoir leurs bourgeons persistants situés à fleur de terre.

Nous ne devons pas en conclure que toutes les espèces hémicryptophytes soient également bien protégées; il existe d'autres moyens de protection que le fait d'avoir les bour-



geons persistants placés au ras de terre.

Dans les bourgeons latéraux ébauchés pendant la saison favorable et destinés à se développer dans la prochaine période végétative, il y a toujours un nombre plus ou moins grand de feuilles basilaires qui ont pris la forme d'écaillés protectrices. Le degré de protection fourni par ces écaillés est très variable et difficile à apprécier; il ne serait donc pas pratique de s'en servir comme caractère des sous-types. D'ordinaire les pousses qui ont déjà développé des feuilles normales ne produisent pas d'écaillés pour la protection du sommet; les extrémités des pousses sont protégées contre la mauvaise saison par les parties basilaires des feuilles déjà développées, vertes ou fanées, comme cela a lieu dans les nombreuses plantes à rosette foliaire. Cependant, dans quelques cas peu fré-

Fig. 15. *Taraxacum vulgare*, Hémicryptophyte rosetée. A mesure qu'on le recouvrait de terre, l'exemplaire figuré ci-contre élevait ses bourgeons persistants de manière à les avoir toujours placés à fleur de terre; les parties de pousse recouvertes présentaient des entrenœuds très allongés, ce n'est qu'après être arrivé à la lumière que le point végétatif produisait de nouveau des articles courts à feuilles en rosette; *o*, ancienne surface du sol; *o*₁ surface de la couche superposée (¹/₁).

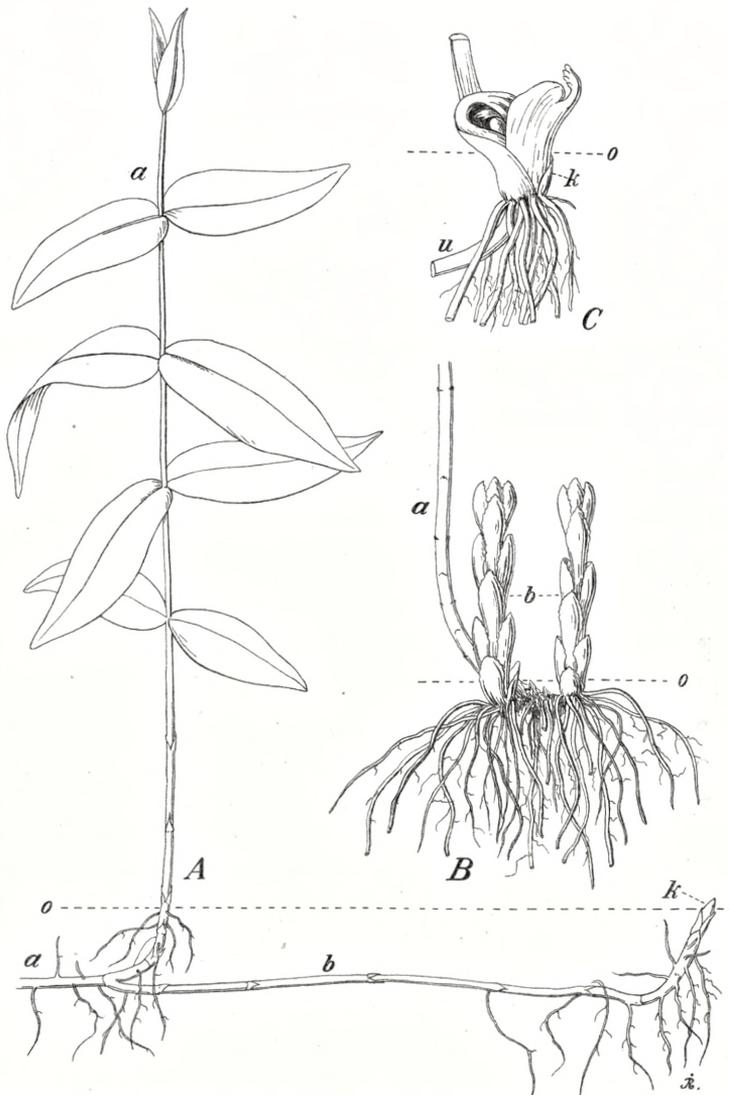


Fig. 16. A: *Lysimachia vulgaris*, plante protohémicryptophyte: la pousse, *a*, a produit une partie de pousse aérienne, allongée, qui va mourir à la fin de la période végétative sans avoir produit des fleurs; de la partie rampante et souterraine de cette pousse est née une pousse latérale, souterraine, *b*, à extrémité recourbée vers le haut; le bourgeon hivernant, *k*, se trouve situé à fleur de terre (*o*). ($1/2$). — B: *Epilobium montanum*, stade printanier; *a*, pousse éteinte de l'année passée; les bourgeons hivernants, *b*, représentés en plein développement, ont été situés à fleur de terre (*o*). ($1/2$). — C: *Aegopodium podagraria*, au printemps; *u*, partie terminale d'un drageon portant le bourgeon *k* qui est situé à fleur de terre (*o*) et qui va se développer. ($1/1$).

quents, on trouve des pousses qui sans s'allonger d'abord en une partie aérienne produisent seulement, au cours de la première période végétative, des feuilles normales basilaires, et ensuite, à la fin de cette période, des écailles destinées à protéger l'extrémité de la pousse aux feuilles ébauchées qui ne se développeront que l'année suivante. Exemples: *Carex caespitosa* et *C. stricta*.

La protection dont jouissent les tissus embryonnaires est donc très variée, surtout si nous tenons compte des adaptations anatomique et intracellulaire; d'ailleurs le degré de protection obtenu est difficile à déterminer; nous devons par conséquent renoncer à prendre pour base de notre classification les adaptations qui ne se prêtent pas au contrôle, pour nous en tenir à celles qui se manifestent visiblement à l'extérieur. Notre point de départ sera la pousse phanérophyte allongée qui représente à notre avis le type le plus primitif, et à ce point de vue nous distinguerons les subdivisions du type hémicryptophyte d'après leur degré d'adaptation morphologique à la vie hémicryptophyte.

Comme c'est aussi le cas pour les Phanérophytes à couvrebougeon, les pousses des Hémicryptophytes développent d'abord des feuilles moins parfaites; il y en a même qui continuent à en développer pendant quelque temps après être sorties de terre, de sorte que c'est la partie aérienne de la pousse qui porte non seulement le plus grand nombre de feuilles mais aussi les feuilles les mieux développées (fig. 16, A; 17); les plantes en question étant dépourvues de rosette de feuilles basilaires c'est à cette partie aérienne de leurs pousses qu'incombe le travail d'assimilation en même temps que c'est elle qui porte les fleurs. Nous appellerons Protohémicryptophytes les plantes appartenant à ce sous-type, le moins transformé des groupes hémicryptophytes.

Dans d'autres espèces hémicryptophytes la partie de pousse aérienne, à entrenœuds allongés, porte des feuilles, il est vrai,

mais moins nombreuses et en tout cas moins développées que ne le sont celles de la partie basilaire, située à fleur de terre ou immédiatement au-dessus du sol et caractérisée par ses entrenœuds relativement courts. Les dimensions des feuilles diminuent à mesure qu'on approche du sommet de la tige. Comme nous avons ici, à côté des feuilles espacées de la tige aérienne, des feuilles rapprochées en une sorte de rosette basilaire, nous appellerons ce sous-type : *plantes subrosetées* (fig. 19).

Enfin il existe des plantes chez lesquelles toutes ou presque toutes les feuilles sont réunies en une rosette basilaire et où la partie de pousse aérienne, plus ou moins allongée, est exclusivement florale; ce sont là les véritables *plantes à rosette*.

20. Les *Protohémicryptophytes* sont des Hémicryptophytes dont les parties de pousses aériennes, foliaires en même temps que florales, se composent dès la base d'entrenœuds allongés; les feuilles les mieux développées sont ordinairement placées vers le milieu de la tige; les dimensions diminuent à mesure qu'on approche du sommet ou de la base; la partie de pousse qui est située à fleur de terre ou immédiatement au-dessus présente des feuilles plus ou moins écailleuses, ayant servi de couvre-bourgeon pendant la saison défavorable. L'habitus des pousses est donc essentiellement le même que chez les Phanérophytes, et les ressemblances deviennent encore plus frappantes si nous regardons les plantules et les pousses qui n'ont pas encore développé des fleurs. Les Protohémicryptophytes produisent dans le cours de l'année même où ils ont germé une pousse aérienne à entrenœuds allongés, en quoi ils ressemblent aux Phanérophytes et se distinguent du reste des Hémicryptophytes; même aux stades plus avancés de leur existence, les Protohémicryptophytes présentent ordinairement des pousses allongées quoique trop peu développées pour porter des fleurs. Les particularités que nous venons d'énumérer désignent les Protohémicryptophytes comme représen-

tants du premier stade dans l'adaptation des plantes à la vie hémicryptophyte.

La limite qui sépare les Protohémicryptophytes des Chaméphytes suffrutescentes — type d'où elles descendent dans la grande majorité des cas — est souvent aussi vague et flottante que l'était la démarcation entre les Chaméphytes suffrutescentes et les Phanérophytes herbacées. Les Protohémicryptophytes habitent les régions chaudes à saison sèche et les régions plus froides où la saison rigoureuse est représentée par l'hiver; dans les régions de la dernière catégorie les organes destinés à l'emmagasinement des matières nutritives semblent adopter assez rarement la forme de tubercules; par contre, dans les régions où la saison rigoureuse est sèche tout en restant chaude, les plantes ont souvent, situées à fleur de terre, de grandes parties de tige renflées en tubercules. Le plus souvent ces parties tuberculeuses ont pour but d'assurer la mise en réserve de l'eau que la plante a pu enlever au milieu ambiant pendant la saison humide. — Les migrations végétatives n'ont lieu que dans une mesure assez restreinte; la plupart des Protohémicryptophytes vivant en Europe sont exempts de pousses rampantes.

A. Plantes dépourvues de pousses rampantes. — Quelques-unes de ces plantes ont une racine primaire vivant indéfiniment; chez d'autres, qui comprennent sans doute la majorité des espèces, la racine primaire meurt après un espace de temps plus ou moins limité, et peu à peu les plus âgées des parties souterraines des pousses meurent également. Il en résulte une multiplication par dissociation, les diverses parties de pousses n'étant plus réunies les unes aux autres; cependant l'absence de pousses rampantes empêche la multiplication de se produire sur une large échelle. Le mode de végétation de ces plantes est généralement plus ou moins cespiteux. Exemples: des espèces de *Thalictrum* (*T. flavum*, *flexuosum*, *minus*, etc.); *Hypericum* (*H. hirsutum*, *pulchrum*,



Fig. 17. *Nepeta latifolia*; stade automnal d'un système de pousses; *a*, partie persistante d'une pousse qui avait produit des fleurs en 1903; *b*, partie persistante inférieure d'une pousse ayant fleuri en 1904; les bourgeons de cette pousse, nés à la surface du sol, et qui n'auraient dû se développer que l'année suivante, ont produit déjà, en automne 1904, des pousses feuillées, *c*, à courtes pousses latérales, *d*, situées à fleur de terre. Dans des conditions favorables la portion aérienne des pousses *c* peut hiverner en partie; la plante se comportera alors comme une Chaméphyte suffrutescente. (2/3).

montanum, *perforatum*, *quadrangulum*, *tetrapterum*, etc.), *Euphorbia*; *Veronica* (*V. longifolia*, *latifolia*, *sibirica*, *teucrium*, *austriaca*, etc.); *Verbena* (*V. officinalis*, *littoralis*, *bonariensis*, *urticifolia*, etc.); *Linaria* (*L. genistifolia*, *purpurea*, *italica*, *dalmatica*, etc.); *Scrophularia* (*S. lateriflora*, *nodosa*, *vernalis*, *canina*, *alata*, etc.); *Astragalus*; *Onobrychis*; *Melilotus*; *Medicago* (*M. falcata*, *sativa*); *Epilobium* (*E. roseum*, *montanum* (fig. 16, B)); *Ballota nigra*; *Lamium album*; *Marrubium vulgare*; *Nepeta cataria*, *N. latifolia* (fig. 17) et autres Labiées; *Vincetoxicum album*; plusieurs espèces de *Galium*; bon nombre de Composées: des espèces d'*Artemisia*; *Anthemis tinctoria*; des espèces d'*Inula*, d'*Aster*, de *Solidago*; etc.

B. Plantes à pousses rampantes. — Il y en a qui présentent à la fois des pousses rampantes aériennes (*stolons*) et des pousses rampantes souterraines (*drageons*); citons à titre d'exemple: *Stachys silvatica* et autres Labiées; *Urtica dioeca*; etc.

Dans d'autres, les tiges rampantes sont toutes souterraines; exemples: des espèces d'*Epilobium*; *Lysimachia vulgaris* (fig. 16, A); *Mercurialis perennis*; *Saponaria officinalis*; pas mal de Labiées et de Papilionacées: des espèces de *Lathyrus*, d'*Orobus*, etc.

Nous rapporterons également aux Protohémicryptophytes nos espèces du genre *Rubus* (fig. 18), en notant toutefois qu'il faut attribuer à la majorité d'entre elles une place à part dans ce sous-type. A l'exception des espèces appartenant au sous-genre *Cylactis* (*R. Chamaemorus* et *R. saxatilis*), qui sont de vrais Protohémicryptophytes, l'un avec, l'autre sans pousses rampantes, tout le reste de nos *Rubus* comprenant les sous-genres *Idaeobatus* et *Eubatus* ont ceci de particulier que les pousses aériennes ne meurent pas à la fin de la première période végétative; elles passent la mauvaise saison et ne s'éteignent qu'après avoir vécu pendant une seconde période végétative. Dans la première année de leur vie bisannuelle, ces pousses ne produisent que des feuilles, remplissant ainsi une fonction purement végétative; ce n'est que dans la se-

conde année qu'elles émettent les pousses latérales qui développent des fleurs et meurent ensuite, ainsi que toute la partie aérienne des pousses primitives; la partie souterraine reste seule en vie avec les pousses de remplacement qui en sont nées. Remarquons encore que tout en gardant pendant deux ans leurs pousses aériennes, les plantes en question ont seulement leur bourgeons floraux situés sur ces pousses dressées; les bourgeons végétatifs, si essentiels à la continuation de l'individu sont toujours placés à fleur de terre, comme c'est la règle pour tous les bourgeons des autres Protohémicryptophytes, et c'est sur la situation des bourgeons végétatifs que nous nous basons pour rapporter à ce sous-type les espèces de *Rubus* en question, la persistance des pousses aériennes bisannuelles n'étant pas indispensable à la vie de l'individu. Dans quelques espèces, les pousses végétatives sont dressées ou légèrement recourbées de manière à rester aériennes dans toute leur longueur; nous les classons parmi

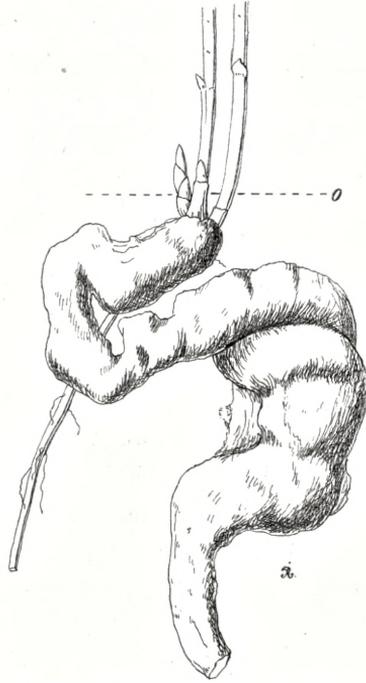


Fig. 18. *Rubus* sp., au printemps. Plante protohémicryptophyte; o, surface du sol. (4/5).

les Protohémicryptophytes dépourvues de pousses rampantes (exemples: *Rubus idaeus*, *R. suberectus*, *R. plicatus*); mais la plupart ont des pousses sarmenteuses tellement recourbées que les extrémités viennent toucher le sol où elles s'enracinent et s'enfoncent par suite d'un buttage naturel. L'année suivante ce bourgeon enterré se développera en une pousse-

végétative aérienne qui se détachera de la plante mère après la mort du sarment de l'année précédente. Ainsi s'opèrent une multiplication et une migration végétatives, et cette migration peut avoir un caractère très énergique, les sarments atteignant jusqu'à 7 m de long. Ces espèces doivent être rangées parmi les Protohémicryptophytes avec pousses rampantes. Par le développement continu du bourgeon terminal de chaque pousse sarmenteuse en un nouveau sarment de l'année suivante, nous obtenons un monopode suivant une ligne ondulée où les monts sont formés par les courbes aériennes des sarments; les vals, par les parties descendues dans la couche superficielle du sol. Il se forme ici des centres d'où pourront rayonner plusieurs nouveaux monopodes, car à côté du bourgeon terminal qui continue le monopode déjà existant se trouvent placés des bourgeons latéraux pouvant devenir chacun le point de départ d'un nouveau monopode.

21. *Plantes subrosetées*. Ici encore les pousses aériennes portent des feuilles en même temps que des fleurs; toutefois le plus grand nombre des feuilles, et celles qui sont le mieux développées, sont émises de la partie basilaire de la pousse laquelle présente des entrenœuds plus ou moins raccourcis; il en résulte pour les feuilles une disposition plus ou moins en rosette (fig. 19). Le développement des pousses est généralement bisannuel; dans la première année la plante produit une rosette de feuilles basilaires, dans la seconde se développe une partie de pousse aérienne, portant des feuilles et des fleurs. Ce groupe ressemble donc aux Protohémicryptophytes par le fait d'avoir une partie de pousse aérienne foliaire en même temps que florale, il s'en distingue par la distribution des feuilles, qu'il porte de préférence groupées non pas vers le milieu de la tige mais à sa base. Par cette distribution des feuilles les plantes subrosetées se rapprochent des plantes à rosette proprement dite où la partie de pousse aérienne, à entrenœuds allongés, est uniquement destinée à porter

des fleurs, tandis que les feuilles sont toutes réunies en une rosette basilaire. La très grande majorité des Subrosettéés n'ont pas de



Fig. 19. *Campanula lamiifolia*, plante subrosettéée; o, niveau de la surface du sol. ($\frac{1}{4}$).

pousses rampantes. Elles habitent surtout les régions à température moyenne, où l'été n'est pas trop sec et où une couche

de neige couvre la terre pendant une partie plus ou moins longue de l'hiver; elles sont particulièrement caractéristiques de l'Europe centrale. Ce sous-type comprend, outre un grand nombre d'herbes pérennantes, la plupart des plantes bisannuelles.

A. Subrosetées sans pousses rampantes. — Nous citerons d'abord les familles qui sont représentées par un grand nombre d'espèces:

Caryophyllaceae (*Viscaria viscosa*, *Melandrium rubrum* et *M. album*, *Lychnis flos cuculi*, des espèces de *Silene* et de *Dianthus*, etc.); *Ranunculaceae* (*Caltha palustris*, *Ficaria ranunculoides*, *Ranunculus flammula*, *R. auricomus*, *R. acer*, *R. lanuginosus*, *R. polyanthemus*, etc., des espèces

d'*Helleborus*, d'*Aquilegia*, d'*Aconitum*, de *Delphinium*, etc.); *Rosaceae* (des espèces de *Geum*, d'*Agrimonia*, de *Poterium*, de *Sanguisorba*, de *Potentilla*, d'*Alchimilla* et de *Spiraea*); *Umbelliferae* (*Anthriscus silvestris*, *Oenanthe Lachenalii*, *Cnidium*

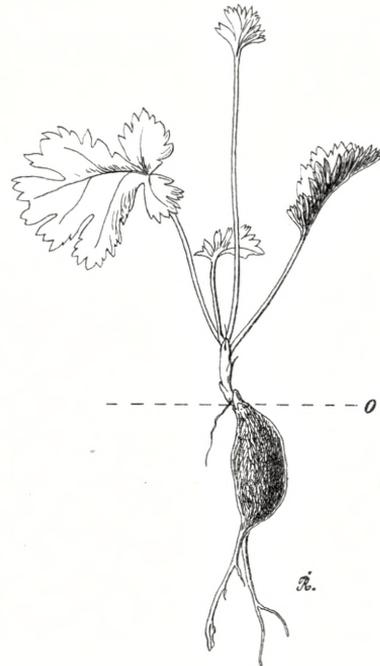


Fig. 20. *Pelargonium flavum*; Hémicryptophyte à tige-tubercule hypocotyle (?); plante jeune; o, surface du sol. (1/2).

venosum, *Libanotis montana*, *Angelica silvestris*, *Seline carvifolium*, *Peucedanum oreoselinum* et *P. palustre*, *Laserpitium latifolium*, etc.); *Campanulaceae* (des espèces de *Campanula* et de *Phyteuma*); *Dipsacaceae* (des espèces de *Dipsacus*, de *Knautia*, de *Scabiosa*, etc.); *Compositae* (*Serratula tinctoria*, *Tanacetum vulgare*, *Arnica montana*, *Solidago virga aurea*, *Erigeron acer*, *Aster tripolium*, *Cichorium intybus*, *Aracium*

paludosum, *Picris hieracioides*, *Lactuca muralis*, *Cirsium oleraceum*, *C. lanceolatum*, *C. palustre*, *Centaurea phrygia*, *C. scabiosa*, *C. jacea*, etc.; *Chrysanthemum leucanthemum*; *Cineraria campestris*; *Senecio erucifolius*, *S. Jacobaea*, *S. aquatica*, etc.; *Inula helenium*, *I. conyza*; *Hieracium vulgatum*, *H. murorum*, *H. caesium*, etc., etc.); *Gramineae* (la plupart de nos espèces cespitueuses: *Aira caespitosa*; *Dactylis glomerata*; des espèces de *Schedonorus*, de *Festuca*, de *Poa*, de *Holcus*, d'*Avena*, de *Trisetum*, de *Brachypodium*, de *Koeleria*, de *Cynosurus*, etc.). Puis, comme représentants d'autres familles: des espèces de *Rumex*; *Chelidonium majus*; *Glaucium luteum*; *Nasturtium anceps*; *Cardamine pratensis*; *C. amara*; *Barbarea lyrata*; *Alliaria officinalis*; des espèces de *Viola*; *Malva alcea*, *M. moschata*, *M. silvestris*; *Saxifraga granulata*; *Anthyllis vulneraria*; *Samolus Valerandi*; des espèces de *Myosotis*, de *Verbascum*, de *Digitalis*, de *Veronica*, de *Pedicularis*, de *Betonica*, de *Brunella*, d'*Ajuga*, etc., etc.

B. Subrosettes avec pousses rampantes. — Exemples à stolons: *Ajuga reptans* et *Ranunculus repens*. Exemples à drageons: *Aegopodium podagraria* (fig. 13, C); quelques *Gramineae*; et quelques *Cyperaceae*; etc.

22. *Plantes à rosette*. La partie aérienne, allongée, des pousses est presque exclusivement florale, vouée à la reproduction par graines; les feuilles se trouvent rapprochées en rosette sur la partie de pousse qui est située à fleur de terre. C'est là le type le mieux fait pour vivre dans le voisinage immédiat du sol; les extrémités de pousses se maintiennent à ce niveau pendant le développement purement végétatif; ce n'est que vers le moment de la floraison que se développent les parties de pousses florales: des tiges longues et dépourvues de feuilles assimilantes portent à leur sommet les fleurs, celles-ci devant se trouver à une certaine distance du sol en vue de la pollinisation et la dissémination des graines.

Dans la plupart des espèces le système de pousses sou-

terrain est sympodique, et abstraction faite de l'état de bourgeon le développement des pousses est généralement bisannuel; dans la première année se produit à fleur de terre une courte partie de pousse aux feuilles disposées en rosette; dans la seconde se développe la partie aérienne florifère avec laquelle se termine l'existence aérienne de la pousse.

Il est d'une très grande importance pour l'assimilation d'acide carbonique que les feuilles rapprochées en rosette ne se recouvrent pas trop; cet inconvénient est évité de diverses manières: parfois les pétioles sont assez longs pour que les limbes se trouvent écartés les uns des autres (espèces de *Drosera*, *Viola*, *Petasites*, etc.); d'autres fois les feuilles sont longues et étroites: de cette façon encore la quantité de lumière interceptée par les feuilles supérieures sera peu considérable (espèces de *Luzula*, de *Gramineae* et de *Cyperaceae*); mais la forme particulièrement caractéristique des feuilles en rosette est celle où la feuille, partant d'une base étroite, va s'élargissant vers l'extrémité distale à mesure qu'elle trouve plus de place; les contours de feuilles qui rentrent dans cette catégorie peuvent d'ailleurs être assez variés, nous citerons seulement, à titre d'exemple, la forme obovoïde, la forme spatulée, etc.; ce type foliaire est propre aux „plantes à rosette“ proprement dites (espèces de: *Sempervivum*, *Primula*, *Plantago*, *Bellis*, *Hieracium* (*H. pilosella*, *H. auricula*), *Taraxacum*, *Hypochaeris* (*H. maculata*), etc.). Remarquons toutefois que la forme foliaire n'est pas la seule chose à considérer lorsqu'il s'agit de déterminer les conditions lumineuses de l'ensemble des feuilles. Pour que ces conditions soient les meilleures possible il faut encore que les feuilles évitent par leur divergence et par leur direction de se superposer les unes aux autres; aussi voyons-nous que dans les plantes à rosette la disposition foliaire est généralement alterne et que le nombre de feuilles dont se compose chaque cycle est le plus souvent très élevé, de sorte qu'il doit se développer un

grand nombre de feuilles avant qu'il y en ait deux qui se trouvent exactement superposées; et même dans les cas où cela arrive l'ombre projetée par la feuille supérieure sur celle qui se trouve au-dessous n'est pas nécessairement bien grande ni bien épaisse, vu la différence qu'il y a souvent entre les directions des deux feuilles et étant données aussi les petites dimensions des feuilles les plus jeunes qui ne couvrent que la partie basilaire, amincie, des feuilles plus âgées; somme toute, l'espace est aménagé de la meilleure manière possible, et les feuilles des rosettes rayonnent dans des directions beaucoup plus nombreuses qu'on ne supposerait d'après leur „divergence“, c'est-à-dire d'après la fraction qui exprime la disposition foliaire.

Le *Crassula orbicularis* (fig. 21) offre un exemple particulièrement frappant de ce

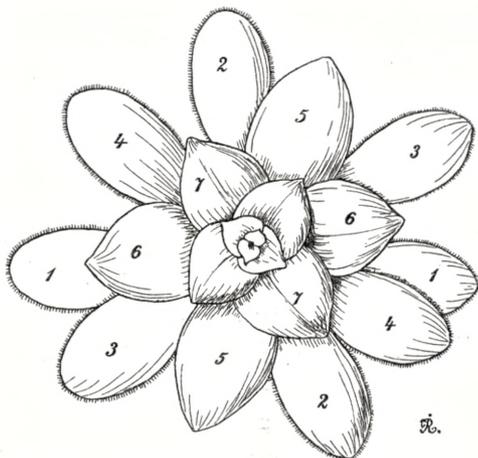


Fig. 21. *Crassula orbicularis*, rosette composée de feuilles dont la disposition est opposée décussée mais qui ont pris, au cours de leur développement, des directions assez divergentes pour constituer une rosette multirayonnée.

phénomène. Dans cette plante, qui est une „plante à rosette“ proprement dite, la disposition des feuilles est opposée décussée, on peut s'en persuader en regardant les feuilles jeunes qui forment le milieu de la rosette; mais loin de suivre quatre directions seulement les feuilles en suivent quatre fois autant ou plus, par suite d'une torsion prise à un stade peu avancé de leur développement, de sorte que l'espace est tout aussi parfaitement aménagé dans ces plantes que dans celles à feuilles alternes où chaque cycle comprend un grand nombre de feuilles.

Les plantes à rosette habitent de préférence les régions qui sont couvertes en hiver par une couche de neige; la plupart de ces plantes ont des rosettes foliaires hivernantes si bien protégées par la neige qu'elles peuvent commencer leur travail d'assimilation aussitôt après le retour de la bonne saison.

A. Sans pousses rampantes. — Exemples: des espèces de *Drosera*, *Primula*, *Armeria*, *Statice*, *Bellis*, *Taraxacum*, *Thrinchia*, *Leontodon*, *Hypochaeris*; — *Triglochin maritimum*, *Liparis Loeselii*, *Malaxis paludosa*; — quelques espèces de *Luzula*; des *Gramineae* et des *Cyperaceae*, surtout des espèces de *Carex*.

B. Avec pousses rampantes. — Exemples: *Petasites*, des espèces de *Hieracium* (*H. pilosella*, *H. auricula*, etc.), *Triglochin palustre*, *Scheuchzeria palustris*, *Spiranthes autumnalis*, *Goodyera repens*; — certaines espèces des *Gramineae* et des *Cyperaceae*.

Plantes à rosette monopodiques. Les plantes à rosette mentionnées ci-dessus sont toutes sympodiques. Mais il nous semble naturel de ranger également parmi les plantes à rosette toutes les Hémicryptophytes monopodiques qui ont des feuilles disposées en rosette. Quelques-unes des espèces appartenant à ce groupe ont leurs feuilles rapprochées en rosettes très distinctes; d'autres ressemblent à première vue aux plantes subrosetées ou même aux Proto-hémicryptophytes, les pousses aériennes étant foliaires en même temps que florales. Si nous les classons toutes parmi les Plantes à rosette, la raison en est que dans ces plantes l'aptitude à passer la mauvaise saison ne dépend pas directement des pousses aériennes, celles-ci dépérissant dans toute leur longueur au commencement de la mauvaise saison: les bourgeons persistants qui continuent l'existence de la plante sont situés sur l'axe monopodique, aux entrenœuds généralement courts, lequel se trouve à fleur de terre et ne se développe jamais en pousse aérienne. D'ailleurs les plantes en question semblent les mieux adaptées à la vie hémicryptophyte, la répartition des fonctions suivant les besoins de la bonne et

de la mauvaise saison y étant réalisée d'une manière parfaite. Peut-être en comprenant dans un seul groupe ces plantes si intéressantes au point de vue morphologique, obtiendrons-nous qu'on en fasse dans les différents climats l'objet de recherches phytogéographiques qui nous en expliquent la genèse.

Dans l'exposé sommaire qui va suivre, nous les grouperons d'après leur adaptation à la vie hémicryptophyte en commençant par les moins adaptées.

I. Le monopode ne produit que des feuilles ordinaires, pas d'écaïlles; aux aisselles des feuilles naissent de nouveaux monopodes, à entrenœuds courts, situés à fleur de terre, — et des pousses aériennes émettant soit des feuilles et des fleurs, soit des fleurs seulement; parmi les plantes dont les pousses aériennes sont exclusivement florales, quelques-unes émettent des pousses rampantes, d'autres n'en ont pas.

A. Pousses aériennes foliaires en même temps que florales; pas de pousses rampantes: Bon nombre d'espèces de *Viola* (*V. silvatica*, *V. mirabilis*, etc.); *Geum* (*G. urbanum*, *G. rivale*, etc.); *Alchemilla* (*A. vulgaris* et autres espèces voisines); *Potentilla* (*P. incana*, *P. verna*, *P. opaca*, *P. silvestris*, etc.); *Trifolium* (*T. pratense*); *Carex strigosa*, etc.

B. Pousses aériennes exclusivement florales.

a. Sans pousses rampantes: Espèces de *Viola* (*V. hirta*, etc.); *Plantago* (*P. major*, *P. media*, *P. lanceolata*, *P. maritima*, etc.); *Pinguicula*; *Carex digitata*.

b. Avec pousses rampantes: Espèces de *Viola* (*V. odorata*, etc.); *Fragaria*; *Potentilla* (*P. sterilis*, *P. reptans*, *P. procumbens*, *P. anserina*, etc.); *Trifolium* (*T. repens*, *T. fragiferum*); *Sagina procumbens*.

On sait que dans les espèces de *Potentilla* ci-dessus énumérées c'est la tige aérienne florifère qui s'est transformée en stolon en acquérant un géotropisme transversal qui lui fait suivre la surface du sol où elle s'enracine bientôt; il n'y a que les pédicelles dont le géotropisme soit négatif.

II. Le monopode émet, au cours de chaque période végétative, des feuilles ordinaires et des feuilles écailleuses; les feuilles proprement dites s'épanouissent au début de la période végétative; ensuite il se produit une série d'écailles qui serviront à couvrir les feuilles et les fleurs qu'on verra paraître l'année suivante.

A. Sans pousses rampantes:

Anemone hepatica.

B. Avec pousses rampantes:

Convallaria majalis.

Suivant nous il faudrait ranger dans cette catégorie l'*Oxalis acetosella* quoique ce végétal ne possède pas de tige souterraine verticale à drageons; chez lui c'est le monopode lui-même qui a pris une direction horizontale et un port semblable à celui des drageons; il émet des feuilles, des écailles et, aux aisselles, des fleurs.

III. Le monopode ne porte que des écailles; les pousses aériennes sont donc toujours foliaires en même temps que florales:

Gentiana pneumonanthe et *Sedum rhodiola.*

IV. Cryptophytes.

Nous appelons Cryptophytes les végétaux dont les bourgeons ou extrémités de pousses persistants restent couverts, pendant la mauvaise saison, sous une couche de terre d'épaisseur variable suivant les espèces, ou bien au fond de l'eau.

Ici cette adaptation à la mauvaise saison qui consiste dans la protection des bourgeons persistants contre la dessiccation et contre les écarts excessifs de température, atteint son plus haut degré de perfection, les bourgeons n'étant placés ni sur la partie aérienne de la plante, comme le sont ceux des Phanérophytes; ni à la surface du sol, comme ceux des Chaméphytes; ni même à fleur de terre, comme ceux des

Hémicryptophytes; mais dans la terre, à une certaine distance de la surface, ou bien dans l'eau.

Les plantes d'eau et aussi, — mais à un moindre degré, — les plantes de marais formant des groupes assez nettement délimités, il nous semble naturel de diviser les Cryptophytes en Géophytes, Hélophytes (du grec *ἔλος* = marais) et Hydrophytes.

Le groupe des Géo-cryptophytes ou Géophytes comprend les plantes terrestres ayant leurs bourgeons, ou extrémités de pousse, persistants placés sur des pousses souterraines à une distance déterminée de la surface du sol. Ces plantes sont particulièrement adaptées aux conditions d'existence des régions à saison sèche prolongée et plus ou moins rigoureuse, et elles se rencontrent de préférence dans les steppes, où elles constituent une partie proportionnellement très considérable de la flore; mais il existe aussi des Géophytes adaptées aux régions qui ont une saison végétative relativement longue et dont la mauvaise saison est représentée non par une période sèche mais par un hiver plus ou moins froid.

Les Géophytes qui croissent dans des régions sèches où la saison végétative est de courte durée, doivent être capables d'accomplir leur vie aérienne en peu de temps; aussitôt la saison favorable venue il doit se produire un développement intense des feuilles et des fleurs qui vont s'élever et s'épanouir au-dessus du sol; mais pour que ce développement soit achevé avant la fin de la bonne saison, les organes en question doivent avoir déjà atteint un état de développement assez avancé pendant la saison sèche, lorsqu'ils se trouvaient encore sous terre. Comme la plante est dépourvue de feuilles à ce moment de son existence et qu'elle est par suite hors d'état d'absorber les substances nutritives qu'il lui faut pour commencer ce développement, elle a dû faire des provisions; aussi trouvons-nous dans ces plantes des réservoirs particuliers remplis de substances emmagasinées grâce auxquelles les feuilles et les fleurs atteignent au cours de la saison sèche un développement assez avancé pour pouvoir paraître à la

surface du sol dès le commencement de la bonne saison. La végétation abondante, diaprée d'une multitude de fleurs, qui couvre le sol immédiatement après les premières pluies printanières, est caractéristique des régions de steppes.

Dans beaucoup de cas les fleurs s'épanouissent avant les feuilles; c'est ce qui a lieu par exemple chez un grand nombre de plantes des steppes que nous cultivons dans nos jardins (*Crocus*, etc.); dans ces espèces la croissance des fleurs se fait donc grâce aux matières nutritives assimilées pendant la dernière période végétative; d'ailleurs il en est de même de la plupart des espèces où les feuilles et les fleurs se développent simultanément; la preuve en est qu'on peut enlever les feuilles jeunes sans empêcher par là le développement des fleurs ni celui des graines.

Par suite de la courte durée de la période végétative, l'assimilation des substances alimentaires et le développement des organes se trouvent séparés par un espace de temps considérable, les matières nutritives s'acquérant pendant la courte période végétative, tandis que les organes qui doivent en profiter accomplissent jusqu'à un certain point leur développement dans cette autre période qu'on a coutume d'appeler période de repos parce que son activité échappe aux observations directes; à la fin de la dernière période il suffit d'un allongement des cellules pour porter à la lumière les feuilles et les fleurs ébauchées. Mais de cette circonstance que les anciennes feuilles meurent avant que les matières nutritives assimilées par elles aient pu profiter au développement d'une nouvelle génération de feuilles, il résulte pour la plante la nécessité de posséder d'autres organes où ces matières puissent être mises en réserve. En effet, la présence de réservoirs nutritifs est, à côté de la vie en partie souterraine, l'un des caractères les plus frappants du type géophyte.

On sait que chez quelques-unes des espèces comprises dans ce type les réserves sont accumulées dans des feuilles

grasses, rapprochées en une sorte de bourgeon nommé bulbe; dans d'autres les réservoirs sont constitués par des parties de tige renflées en tubercules ou bien par des racines tuberculisées. D'après la nature et la forme de l'organe qui sert de réservoir on peut diviser les Géophytes en trois groupes: Géophytes bulbeuses, Géophytes à tiges-tubercules et Géophytes à racines-tubercules. — Elles habitent toutes de préférence les régions à longue période sèche et courte période végétative, et celles même qu'on rencontre dans les pays où la saison favorable est relativement longue accomplissent généralement leur vie aérienne en un espace de temps assez limité.

A côté des trois subdivisions de Géophytes que nous venons d'énumérer on pourrait en distinguer une quatrième, celle des *Géophytes à rhizome*. Les plantes qui y sont comprises sont certainement appropriées à la vie géophyte, mais leur tige souterraine représente un stade de transformation moins avancé que celui des autres Géophytes, plus voisin de celui des Hémicryptophytes par exemple, ce qui s'explique par le climat des régions auxquelles elles sont surtout adaptées: la mauvaise saison (l'hiver) y est rigoureuse, mais en revanche la bonne saison est relativement longue, de sorte qu'elles n'ont pas besoin de grandes quantités de réserves, ni par conséquent de réservoirs spécialement appropriés. Les Géophytes à rhizome ont une tige souterraine plus ou moins allongée qui suit ordinairement une direction horizontale.

Un cinquième groupe à part serait celui des *Géophytes radicigermes* qui peuvent supporter la mauvaise saison à l'aide de bourgeons situés sur la racine où ils sont protégés par la couche de terre superposée. Les tiges aériennes meurent toutes au commencement de la saison défavorable.

Tout enterrées qu'elles soient pendant la mauvaise saison, les Géophytes ne sont pas toujours garanties contre la dessiccation. Les périodes excessivement sèches peuvent étendre leur influence destructrice jusqu'au niveau des organes souterrains; il

faut alors à ceux-ci une protection spéciale. Aussi peut-on constater, dans les organes souterrains des Géophytes, diverses mesures préventives contre la dessiccation¹: quelques-unes des Géophytes bulbeuses ont par exemple des feuilles particulièrement affectées à la protection des bulbes; dans d'autres ce sont les feuilles externes du bulbe qui jouent le rôle de feuilles protectrices après avoir été vidées des matières nutritives qu'elles contenaient. Il y a également beaucoup de Géophytes tuberculeuses (*Crocus* et autres Iridacées) dont les tubercules sont entourés de feuilles protectrices. Ou bien les tiges tuberculisées sont protégées contre la dessiccation par un tissu périphérique formé de liège, etc. (*Arum*; *Solanum tuberosum*; et plusieurs autres espèces). Enfin le contenu cellulaire peut être composé de manière qu'il se vaporise difficilement: c'est là encore un moyen de protection contre la dessiccation et c'est ce qui a lieu dans les racines-tubercules des Ophrydées et dans beaucoup de bulbes où les cellules sont remplies d'une substance mucilagineuse.

Les bourgeons des Géophytes étant placés à quelque distance de la surface du sol, elles doivent percer une couche de terre plus ou moins épaisse au cours de leur développement en pousses aériennes. Même dans les cas où la terre est mouillée et, par conséquent, de consistance relativement molle, la résistance opposée par elle est en général trop forte pour que les extrémités tendres des pousses et les boutons de fleurs puissent la vaincre à moins d'y être spécialement préparés. C'est pourquoi nous rencontrons, dans l'organisation des pousses plusieurs variations ayant pour but de faciliter la montée à travers la terre².

¹ Voir surtout: FLINCK, J.-A.: Om den anatomiska byggnaden hos de vegetativa organen för upplagsnäring. Helsingfors 1891.

² Voir surtout: ARESCHOUG, F.-W.-C.: Beiträge zur Biologie der geophilen Pflanzen. Acta Reg. Soc. Phys. Lund. T. VI. Lund 1896. — MASSART J.: Comment les plantes vivaces sortent de terre au printemps. Bull. du Jardin bot. de l'État à Bruxelles. Vol. I., 1903, p. 31—67.

Dans un certain nombre d'espèces, l'extrémité des pousses n'est pas dirigée en avant mais courbée vers le bas ou en arrière, et c'est la partie courbée de la tige, plus âgée et plus ferme que la pointe terminale, qui s'ouvre un passage à travers la terre en y donnant du dos pour ainsi dire. Exemples: *Anemone nemorosa*, *Eranthis*, etc.

Dans d'autres espèces, où la partie terminale des pousses est toute droite, le rôle protecteur incombe aux feuilles déjà passablement fermes qui entourent d'une étroite enveloppe le point végétatif avec les jeunes feuilles (et fleurs) ébauchées; cependant la force propulsive n'est pas fournie par les feuilles: elle est due à la croissance de la pousse. Exemple: *Fritillaria imperialis*.

Dans d'autres encore, les feuilles rendent service non seulement en protégeant la partie ébauchée de la pousse pendant sa marche vers la surface du sol, mais aussi en fournissant par leur croissance la force nécessaire pour pénétrer la terre. Exemples: les *Gagea* et plusieurs autres Géophytes à bulbes. Ici les sommets des feuilles enveloppantes ont généralement des tissus d'une structure particulière, très ferme; ils sont réunis en cône et sont poussés vers le haut grâce à l'allongement successif de la région basilaire de la feuille. Une fois arrivées à la lumière, les feuilles s'écartent et la tige florale qu'elles renfermaient se dresse au milieu.

Les causes qui déterminent la profondeur du niveau où se trouvent placés les bourgeons persistants des Cryptophytes, sont de nature diverse. Dans quelques espèces cette profondeur s'obtient de manière passive, par un buttage naturel; c'est ce qui a lieu dans un grand nombre de Géophytes bulbeuses ou tuberculeuses; d'autres sont plus ou moins capables de choisir elles-mêmes leur niveau et d'apprécier la profondeur où elles se trouvent; il y en a qui peuvent élever le niveau de leur région de croissance dans les cas où elle s'est trop enfoncée dans la terre, mais qui sont hors d'état de des-

cendre même si elles se trouvent très haut placées; il y en a aussi qui descendent à volonté mais ne montent pas; enfin il y en a qui montent ou descendent suivant qu'elles occupent un niveau trop peu ou trop élevé (fig. 22). Par des expériences faites sur *Polygonatum multiflorum*, nous avons

montré¹ que cette plante mesure la profondeur où elle se trouve d'après la distance qui la sépare de la lumière, c'est-à-dire d'après la distance entre le rhizome et le point où la pousse aérienne arrive à la lumière; dans les cas où cette distance se trouve être celle qui est normale à la plante, le rhizome est transversalement géotropique; il suivra donc une direction horizontale; si la distance de la lumière est trop grande, — que l'espace intermédiaire soit d'ailleurs occupé par de la terre ou par une mince couche de terre surmontée d'une couche plus puissante d'air non éclairé, — le rhizome sera négativement géotropique, se dirigera obliquement vers le haut; et réciproquement si la distance de la lumière est moindre que la normale, le rhizome deviendra positivement géotropique, se dirigeant obliquement vers le bas. La plante est donc à même

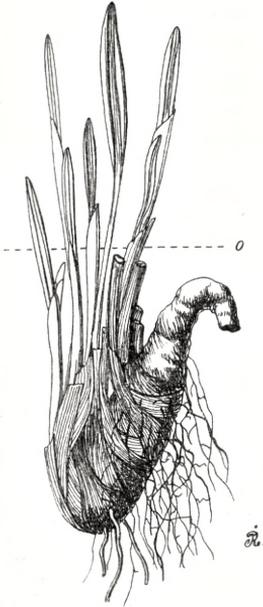


Fig. 22. *Polygonum viviparum*, stade printanier. Exemple d'une Géophyte, à tige-tubercule, qui se maintient au bon niveau en se dirigeant obliquement vers le bas. (1/1).

de se maintenir au niveau convenable.

23. Les *Géophytes à rhizome* ont un rhizome ordinaire, plus ou moins allongé, de direction habituellement horizontale,

¹ RAUNKJÆR, C.: Comment les plantes géophytes à rhizome apprécient la profondeur où se trouvent placés leurs rhizomes. Académie royale des sciences et des lettres de Danemark. Bulletin de l'année 1904, p. 324—349.

formant dans l'immense majorité des cas un sympode composé des parties inférieures, horizontales, des pousses dont les parties verticales, aériennes, portent des feuilles et des fleurs. Chaque nouvelle pousse placée à la profondeur normale est transversalement géotropique pendant la première partie de son existence, mais arrivée à un certain stade de développement elle change de sensibilité vis-à-vis de la pesanteur et devient négativement géotropique. Nous avons mentionné le même phénomène en parlant des Hémi-cryptophytes à drageons; le trait caractéristique des plantes géophytes c'est, non seulement leur faculté de se maintenir à un niveau déterminé, mais surtout la naissance des bourgeons persistants à ce même niveau, — et non pas au ras de terre où se produisent ceux des Hémi-cryptophytes.

Exemples de Géophytes à rhizome: *Polygonatum multiflorum*, *P. anceps*, *P. latifolium*, et autres Polygonates; *Paris*

quadrifolia; espèces de *Cephalanthera*, *Epipactis*, *Listera*, *Neottia*, *Corallorhiza* *Epipogon*; espèces d'*Eriophorum* (*E. alpinum*, *E. polystachyum*, *E. gracile*), d'*Heleocharis* (*H. palustris*, *H. uniglumis*), de *Scirpus* (*S. compressus*, *S. rufus*), de *Carex* (*C. incurva*, *C. arenaria*, *C. disticha*, *C. flacca*, *C. ericetorum*, *C. verna*, *C. acutiformis*, etc.), quelques *Gramineae* (fig. 23), des espèces de *Curcuma* (*C. longa*, etc.), d'*Anemone* (*A. ne-*

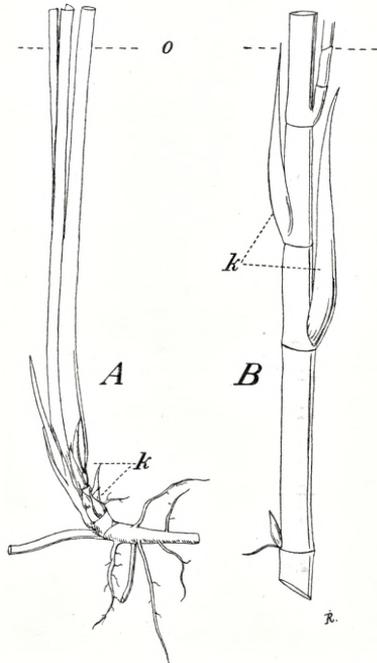


Fig. 23. Géophytes à rhizome. A: *Calamagrostis epigejos*; B: *Phragmites communis*; k, bourgeons persistants; o, surface du sol. (2/3).

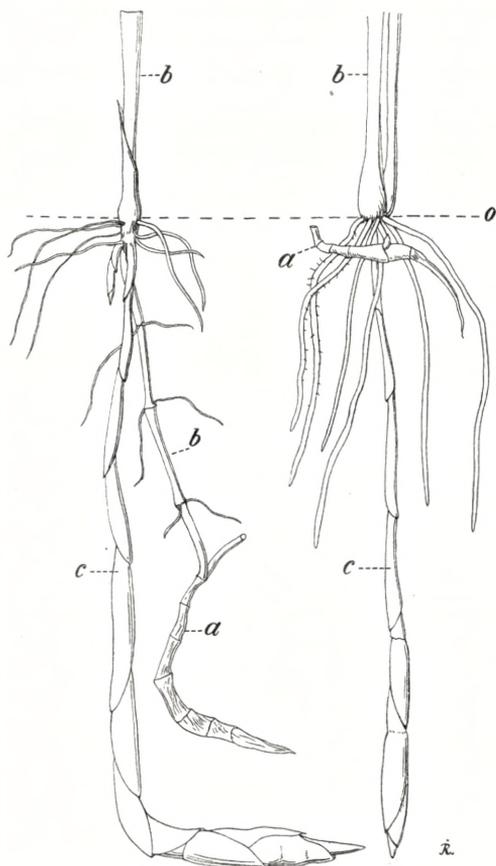


Fig. 24. *Maranta arundinacea*; Géophyte à rhizome; le bourgeon terminal se trouve à une profondeur considérable. *a*, rhizome mère, qui avait été placé, dans l'un des cas représentés, à fleur de sol; dans l'autre, à une profondeur de 10 cm; *b*, pousse aérienne produite par le rhizome *a*; développement abondant de racines à fleur de terre, à l'aisselle des feuilles basilaires; *c*, drageon-rhizome émis à l'aisselle de l'une des feuilles voisines de la surface du sol. On peut rencontrer dans une même plante plusieurs de ces drageons-rhizomes qui descendent, suivant la verticale, jusqu'à une profondeur de 25 cm; celui de la plante représentée à gauche n'avait pris une direction horizontale qu'après s'être heurtée au fond de la boîte de culture. ($\frac{1}{3}$).

morosa, *A. ranunculoides*), de *Dentaria* (*D. bulbifera*); *Fussilago farfara*, etc.

24. Les Géophytes à tige-tubercule ont un ou plusieurs entrenœuds de la tige souterraine renflés en tubercules qui contiennent les réserves nutritives et portent les bourgeons destinés à passer la mauvaise saison. Toutes les autres parties de pousses, aériennes et souterraines, meurent au commencement de la saison défavorable.

Les tubercules diffèrent beaucoup par l'origine, par la durée et par la forme. Dans un certain nombre d'espèces géophytes à tige-tubercule, c'est la portion de tige hypocotyle qui se tuberculise; quel-

quefois la portion contiguë de la racine participe à la tuberculisation. Exemples: *Eranthis* (fig. 25), *Cyclamen*, *Corydalis cava*, *Chaerophyllum bulbosum* (fig. 26), *Bunium Bulbocastanum*, *Tropaeolum brachyceras*, et autres *Tropaeolum*, *Sinningia*, *Corytholoma* et les espèces de *Begonia* comprises dans les sous-genres *Huszia* et *Eupeptalum*. Dans les espèces citées, un seul et même tubercule continue à exister et à servir de point de départ aux pousses aériennes tant que vit l'individu; toutes, ou presque toutes, sont incapables de se multiplier par voie végétative et de choisir elles-mêmes le niveau du tubercule.

Dans certaines espèces la place du tubercule jeune est déterminée exclusivement par celle qu'occupait la graine au moment de la germination, et si les tubercules s'enfoncent peu à peu dans la terre, ce fait

est dû à un buttage naturel (exemples: les espèces tuberculeuses de *Sinningia*, de *Corytholoma* et de *Begonia*); dans d'autres le tubercule est plus ou moins abaissé par suite d'une croissance positivement géotropique de la base des cotylédons (exemples: *Eranthis*, *Chaerophyllum bulbosum*, *Bunium bulbo-*

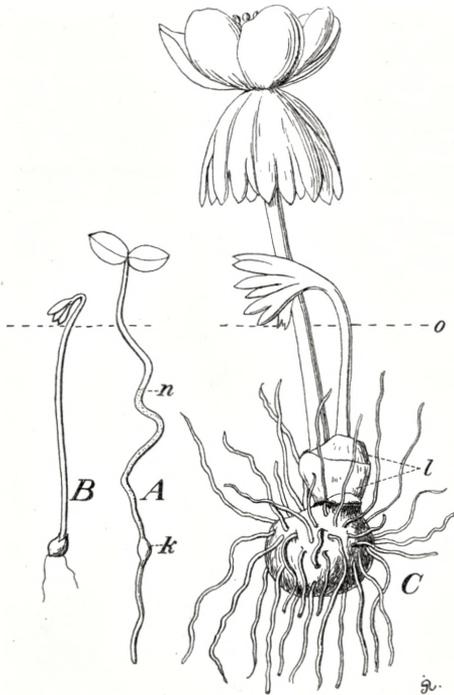


Fig. 25. *Eranthis hiemalis*; Géophyte à tige-tubercule; A: plantule; n, tube constitué par les bases réunies des cotylédons; au fond de ce tube, la gemmule est située à l'extrémité supérieure du jeune tubercule, k. — B: stade printanier d'un tubercule âgé d'un an. C: plante plus âgée portant des fleurs. o, surface du sol. (3/4).

castanum); il arrive que la tige épicotyle participe à cette croissance descendante (exemples: *Tropaeolum brachyceras* et autres espèces de *Tropaeolum*).

Il y a des Géophytes où la partie tuberculisée de la tige est constituée dans la plantule par un ou plusieurs entrenœuds

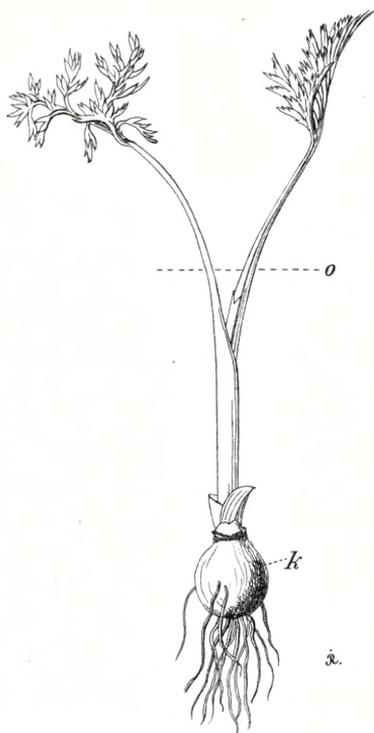


Fig. 26. *Chaerophyllum bulbosum*; Géophyte à tige-tubercule; plante jeune; k, tubercule; o, surface du sol. (2/3).

qui viennent immédiatement après le ou les cotylédons. Les tubercules ordinairement annuels, forment la base de la pousse aérienne; ils émettent des bourgeons qui seront les points de départ des pousses aériennes de l'année suivante. Une telle pousse se développe aux dépens des réserves accumulées dans le tubercule persistant; le surplus de matières nutritives acquises par la pousse au cours de la période de végétation est emmagasiné dans un tubercule nouveau formé par un (ou plusieurs) des entrenœuds inférieurs de la tige. Exemples: *Colchicum*, *Methonica*; *Arum* et autres Aracées (fig. 27); *Crocus*, *Gla-diolus*, *Ixia*, *Freesia* et autres

Iridacées (fig. 28 et 29). Bon nombre des Iridacées qui se rattachent à ce groupe présentent souvent à la base des bourgeons une grande racine tuberculisée, napiforme (fig. 28, B), dont la destination principale est sans doute de contenir l'eau mise en réserve mais qui sert probablement en même temps à faire descendre le tubercule à un niveau inférieur. D'ailleurs

ce groupe d'espèces est relativement peu capable de faire monter ou descendre les tubercules; cependant on en rencontre qui ont ce pouvoir, du moins jusqu'à un certain degré; citons à titre d'exemple: *Colchicum* et *Arum*. Dans *Colchicum* le tubercule jeune est abaissé par suite d'un processus particulier qui se produit dans la plantule pendant la germination.

En règle générale les tubercules font naître plusieurs bourgeons; sur ce nombre un seul prédomine ordinairement, et il arrive que c'est le seul qui atteint un développement ultérieur; mais dans les tubercules vigoureux il y a le plus souvent un nombre restreint de bourgeons moins robustes qui se développent en pousses relativement faibles produisant dans la suite chacune un tubercule de dimensions un peu réduites; il s'opère ainsi une multi-

plication végétative. Ces tubercules de multiplication peuvent être pédicellés et se trouver ainsi plus ou moins éloignés du tubercule mère (exemples: espèces de *Tritonia* (fig. 28, B) et d'*Ixia* (fig. 29, A)); il en résulte une migration assez limitée.

Les espèces dont nous venons de parler forment la transition à un troisième groupe de Géophytes à tige-tubercule,

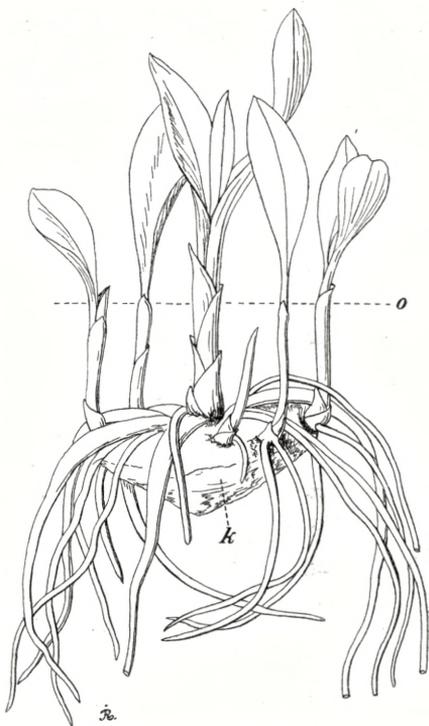


Fig. 27. *Biarum tenuifolium*; Géophyte à tige-tubercule; k, tubercule; o, surface du sol. ($\frac{3}{4}$).

où la division du travail est encore plus radicale, les pousses aériennes ne produisant pas directement des tubercules; ces derniers ne naissent qu'aux extrémités de drageons, plus ou moins longs, émanés soit exclusivement de la partie souterraine des pousses aériennes, soit à la fois de cette partie des pousses et du tubercule mère. Exemples: *Helianthus tuberosus*, *Solanum tuberosum* et autres espèces voisines; *Ullucus tube-*

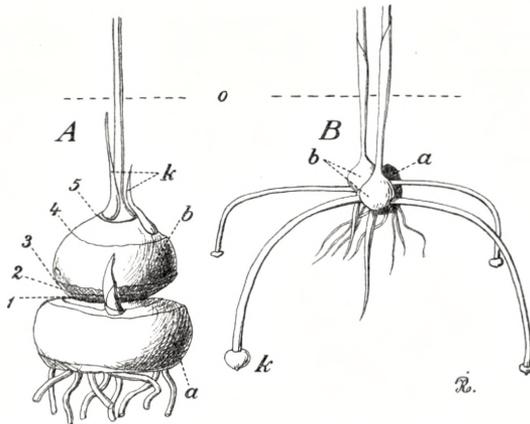


Fig. 28. Géophytes à tige-tubercule. A: *Babiana plicata*; a, tubercule ancien; b, tubercule nouveau, constituant la partie inférieure de la pousse florifère; 1—5, premières feuilles de b; 1, écaille; 2 et 3, feuilles de transition; 4 et 5, feuilles normales suivies de trois autres feuilles normales supérieures à 5; k, bourgeons. ($\frac{1}{4}$). — B: *Ixia conica*; a, tubercule ancien; b, deux tubercules nouveaux; des aisselles des feuilles inférieures de b descendent des drageons arqués qui se terminent chacun par un petit tubercule, k. ($\frac{3}{4}$).

rosus (fig. 30); *Stachys affinis* et *S. palustris*, *Crepis bulbosa* (fig. 31), etc. Il paraît, d'après les observations faites jusqu'ici, que ces plantes choisissent dans une certaine mesure leur niveau souterrain.

25. *Géophytes à racines-tubercules*. Dans ces plantes ce sont les racines tuberculisées, souvent napiformes, qui contiennent les réserves. Au début de la mauvaise saison, les pousses aériennes meurent dans toute leur longueur; il ne reste de tout le végétal que quelques bourgeons et la ou les

racines nourricières avec lesquelles ils communiquent. On savait depuis longtemps que les choses se passent ainsi dans les *Orchis* et certaines autres Ophrydées; il faudrait peut-être rapporter à ce groupe *Dichorisandra* sp. (fig. 32).

Les racines nourricières des Ophrydées sont annuelles: leurs bourgeons consomment en se développant toutes les réserves qui y sont contenues; les bourgeons de remplacement de l'année suivante auront leurs propres racines nourricières qu'ils épuiseront à leur tour.

La distance entre les bourgeons et la surface du sol est augmentée par le buttage naturel; d'ailleurs les Géophytes à racines-tubercules ont dans une certaine mesure la faculté de changer

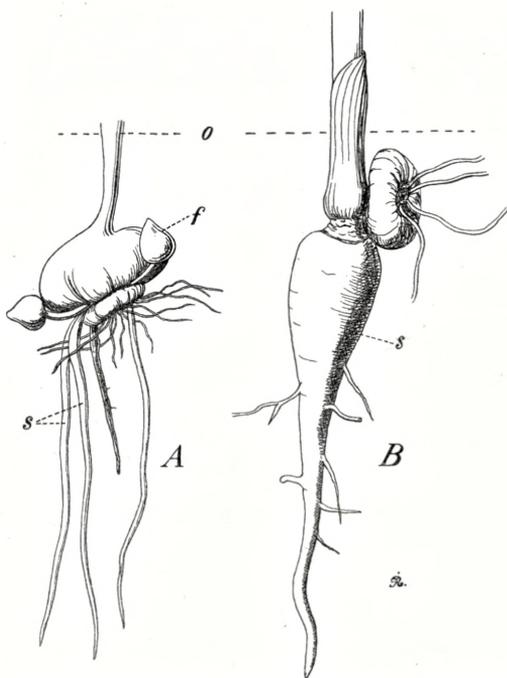


Fig. 29. Géophytes à tiges-tubercules. A: *Tritonia hyalina*; f, caeux pédicellés; s, racines napiformes minces. ($\frac{1}{5}$). — B: *Gladiolus Colvillei*; s, racine napiforme. ($\frac{2}{5}$).

de niveau. Lorsque, par buttage naturel ou autrement, elles ont été trop enfoncées dans la terre, elles peuvent s'élever à un niveau supérieur en produisant dans la partie souterraine de la pousse aérienne des entrenœuds basilaires allongés; les bourgeons situés aux nœuds se trouveront ainsi rapprochés de la surface du sol. Quelques-unes des espèces appartenant à ce groupe peuvent en outre faire descendre leurs bourgeons

en allongeant la partie intermédiaire entre le bourgeon et l'axe primaire. Ce phénomène a été mentionné par IRMISCH et plusieurs autres auteurs; tout récemment il a été étudié par M. RIMBACH et par l'auteur du présent mémoire. On sait que dans *Ophrys* le bourgeon et la racine tuberculisée se

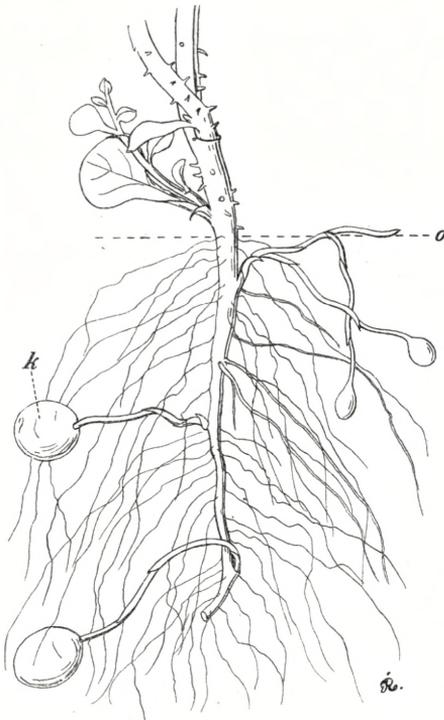


Fig. 30. *Ullucus tuberosus*, Géophyte à tiges-tubercules; *k*, extrémités tuberculisées des drageons; *o*, surface du sol. ($\frac{1}{1}$).

trouvent assez éloignés de la plante mère grâce à l'allongement de la dite partie intermédiaire.

26. Géophytes à bulbes.

Les réserves nutritives sont accumulées dans des feuilles ou parties de feuilles écailleuses enveloppées les unes autour des autres à la façon de celles d'un bourgeon; de toute la tige persiste seule la partie qui porte ces feuilles transformées en réservoirs et les bourgeons destinés à se développer en pousses aériennes pendant la prochaine période végétative.

Au point de vue morphologique les bulbes présentent des différences remarquables. Les uns se composent de feuilles entières développées en réservoirs; exemples: *Gagea*, *Lilium*, quelques espèces d'*Oxalis* (fig. 34); *Gloxinia*, *Achimenes* et autres espèces de *Gesneriaceae*; *Actinostemma paniculatum*. Dans d'autres ce sont les bases, ordinairement engainantes, des

feuilles (feuilles proprement dites ou feuilles écailleuses) qui constituent les bulbes; exemples: *Allium*, *Ornithogalum*, *Galanthus*, *Leucojum*, *Narcissus*, etc. etc.

Le plus souvent les bulbes sont sympodiques: c'est le vigoureux bourgeon terminal qui prédomine, se développant au commencement de la bonne saison en une pousse florale. Le remplacement se fait à l'aide de bourgeons latéraux; le bourgeon produit à l'aisselle de la plus élevée des feuilles basales de la pousse est ordinairement de beaucoup le plus vigoureux, (*Liliaceae* et *Iridaceae* bulbeuses (fig. 33)).

Dans d'autres plantes le bulbe végète en monopode produisant chaque année des feuilles dont quelques-unes se développent, complètement ou partiellement, en feuilles nourricières; les pousses aériennes florifères sont toutes latérales. Exemples: *Galanthus*, *Leucojum*, *Narcissus* et autres *Amaryllidaceae*.

Dans certaines espèces, les écailles nourricières qui constituent le bulbe datent de plusieurs années consécutives; les réserves accumulées pendant la dernière période de végétation ne sont pas destinées aux pousses aériennes de l'année immédiatement suivante, mais à celles

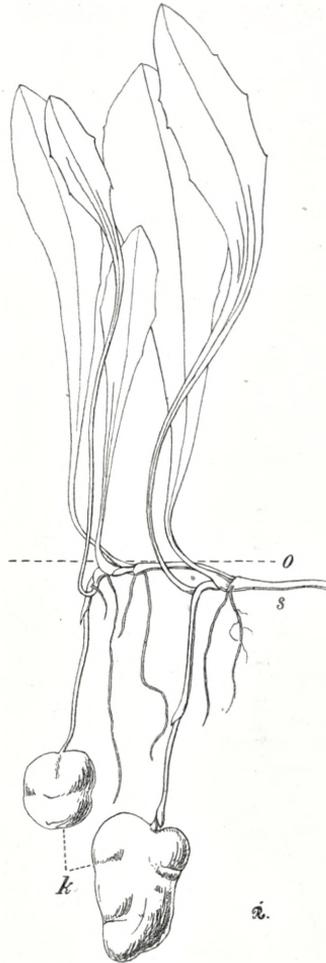


Fig. 31. *Crepis bulbosa*, Géophyte à tiges-tubercules; *k*, extrémités tuberculisées des dragons; *o*, surface du sol. (2/3).

de l'année d'après ou d'une année postérieure (exemple: *Ornithogalum nutans*). Mais en général les réserves de chaque



Fig. 32. *Dichorisandra ovata*; Géophyte à rhizome; *a*, rhizome-tubercule ayant produit une pousse aérienne; *b*, bourgeon de remplacement émettant de sa partie plus âgée, plus ou moins renflée, plusieurs racines tuberculées, réservoirs de matières nutritives; *o*, surface du sol. ($\frac{1}{3}$).

période végétative sont épuisées par les pousses aériennes de l'année suivante, de sorte que le bulbe ne renferme qu'une seule année de feuilles nourricières non épuisées (exemple: *Ornithogalum umbellatum*). Enfin on trouve des espèces où les matières nutritives nécessaires au développement de la partie de pousse aérienne s'accumulent l'année d'avant dans les feuilles basales de la pousse (*Gagea*, etc.).

Dans quelques espèces le bulbe n'est protégé que par les anciennes écailles nourricières réduites à l'état de membranes desséchées (*Ornithogalum*, *Gagea*, *Allium*, etc.); dans d'autres il se développe chaque année une ou plusieurs feuilles protectrices écailleuses.

Généralement les Géophytes à bulbes sont incapables, ou à peu près, de changer de niveau; il est vrai que les nouveaux bulbes sont toujours un peu plus rapprochés de la surface que les anciens, mais le buttage naturel augmente ensuite la distance qui les en sépare. Cependant il existe des Géophytes bulbeuses qui peuvent monter lorsqu'elles se trouvent trop enfoncées; leur élévation s'obtient par un allongement de la partie de pousse intermédiaire entre l'ancienne et

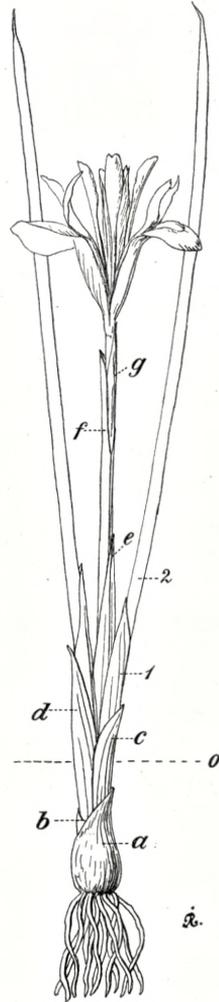


Fig. 33. *Iris histrio*; Géophyte à bulbe; *a—g*, nos 3—9 des feuilles de la pousse fleurie; la première et la deuxième feuille, qui s'étaient développées pendant la période végétative précédente, ont disparu; *a* feuille nourricière datant, elle aussi, de la période végétative passée et se trouvant à présent en partie vidée de ses réserves nutritives. De l'aisselle de la cinquième et de la sixième feuille, *c* et *d*, part une pousse latérale se composant d'une feuille écailleuse, d'une feuille normale et d'une feuille nourricière qui correspond à *a*. ($\frac{1}{2}$).

la nouvelle portion de bulbe. Dans bon nombre d'espèces d'*Allium* les petits bulbes de multiplication (caïeux) se rappro-

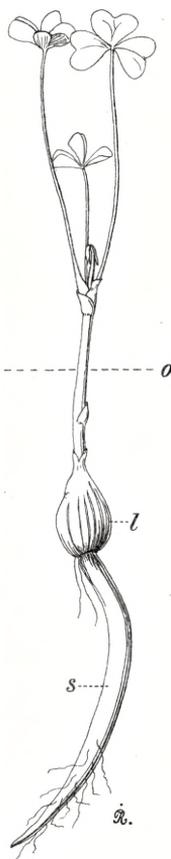


Fig. 34. *Oxalis cernua*, Géophyte à bulbe; s, racine napiforme; l, bulbe; o, surface du sol.
(2/3).

chent de la surface à l'aide de leurs bases allongées et atteignent probablement ainsi les niveaux qui conviennent à leur taille exigüe. Dans les jeunes individus de certaines espèces de *Tulipa*, surtout dans *Tulipa silvestris*, le bulbe de remplacement est éloigné de la plante mère par des pédicelles plus ou moins longs; la direction d'un tel drageon dépend jusqu'à un certain point de la profondeur où se trouve le bulbe mère; ces plantes sont donc, au moins dans une certaine mesure, capables de se maintenir à une profondeur déterminée. Certaines espèces d'*Oxalis* sont également à même de choisir le niveau qui leur convient.

Dans beaucoup d'espèces, sinon dans toutes, il se produit une contraction des racines aboutissant à l'abaissement des bulbes; c'est ainsi que dans *Ornithogalum nutans* les caïeux sont séparés du bulbe mère (P.-E. MÜLLER).

Toutes les espèces comprises dans ce groupe sont douées de multiplication végétative: dans les plantes plus âgées il se développe chaque année à côté du bulbe de remplacement un ou plusieurs caïeux, et dans les cas où ces caïeux s'éloignent plus ou moins de la plante mère, que la cause en soit la contraction des racines ou l'état pédicellé des bulbes, nous aurons également une migration végétative; citons à titre d'exemple les espèces déjà indiquées d'*Ornithogalum*, d'*Allium* et de *Tulipa* et, surtout, les *Gesneriaceae* bulbeuses, ainsi que l'*Actinostemma paniculatum*.

On sait qu'un grand nombre de *Gesneriaceae*, notamment les genres qui appartiennent au groupe des *Gloxiniaceae* et quelques-uns des genres compris dans les groupes des *Kohlerieae* et des *Bellonieae* émettent des coulants souterrains plus ou moins longs, dont l'extrémité amentiforme doit être considérée comme une espèce de bulbe malgré sa forme aberrante (*bulbus articulatus*, *propagulum squamoso-amentaceum*). L'axe allongé et cylindrique de ces bulbes est densément

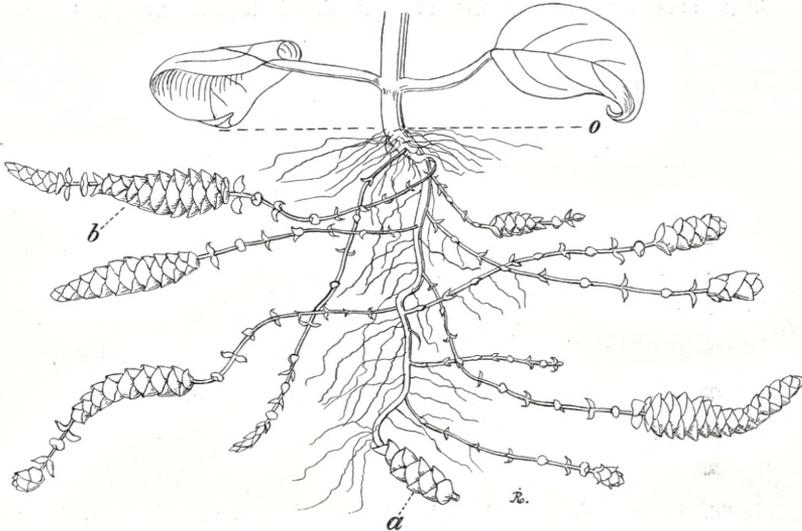


Fig. 35. *Tydaea Lindeniana*; Géophyte à bulbes amentiformes développés à l'extrémité de drageons minces; le bourgeon terminal du bulbe mère, *a*, s'est développé en une pousse aérienne feuillée et florifère. La partie souterraine de la pousse porte des écailles; c'est aux aisselles de ces écailles qu'elle émet des drageons plus ou moins longs dont les extrémités se transforment en bulbes allongés, *b*, à feuilles rapprochées et grasses, remplies de matières nutritives. (2/3).

recouvert de petites écailles nourricières (fig. 35 et 36). Les *Gesneriaceae* à bulbes amentiformes croissent toutes dans l'Amérique tropicale ou subtropicale; il faut croire, d'après la manière dont elles se comportent dans nos serres, que la partie aérienne dépérit à l'arrivée de la saison sèche, les bulbes souterrains sont les seuls organes végétatifs qui persis-

tent pour émettre dans la prochaine période de croissance de nouvelles pousses aériennes, lesquelles produisent à leurs aisselles souterraines des drageons à écailles dont le développement se termine par la formation d'un bulbe.

Dans l'*Actinostemma paniculatum* (*Cucurbitaceae*), le bulbe à peu près sphérique se compose de feuilles nourricières renflées en tubercules; le bourgeon terminal du bulbe se développe en une pousse aérienne grimpante, qui devient rampante dans certaines conditions et qui émet à ses aisselles des

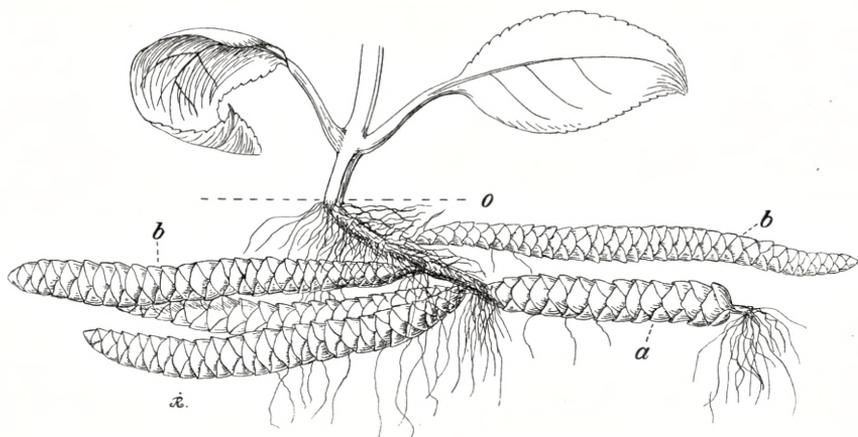


Fig. 36. *Isoloma pictum*; Géophyte à bulbes allongés, amentiformes. Pour le développement, voir *Tydaea Lindeniana*, fig. 35. *a*, bulbe ancien; *b*, bulbes nouveaux; *o*, surface du sol. (²/₃).

pousses descendantes dont la tige frêle, souvent ramifiée, aux feuilles rudimentaires, finit par s'enfoncer dans la terre où elle développe à son extrémité un bulbe terminal (fig. 37). Il arrive cependant que les pousses remontent dans l'air sans avoir développé de bulbe. Dans cette espèce on observe des exemples de migration végétative très remarquables.

27. *Géophytes radicigermes*. — Sous ce nom nous comprenons les plantes dont les racines sont, avec les bourgeons persistants situés sur les dites racines, les seules parties qui restent en vie pendant la mauvaise saison ou du moins les



Fig. 37. *Actinostemma* sp. (*paniculatum*?); Géophyte à bulbes. Les bulbes, *l*, se composent d'un certain nombre de feuilles tuberculisées produites à l'extrémité de pousses aériennes descendantes, *a*, dont les feuilles écailleuses sont séparées par des entrenœuds allongés. Ces pousses dirigées vers le bas finissent par pénétrer dans le sol où leur extrémité enterrée se développe en un bulbe à entrenœuds courts, à feuilles tuberculisées, remplies de réserves nutritives. ($\frac{1}{6}$).

parties les plus importantes à la conservation de l'individu. Le *Cirsium arvense* est un représentant de ce type auquel on pourrait peut-être rapporter également le *Pyrola uniflora*. Il est vrai que cette dernière plante a des pousses aériennes persistantes, mais comme elles ne portent pas de bourgeon de remplacement ces pousses sont sans importance directe pour l'hivernage de la plante.

Le nombre est sans doute peu considérable des espèces qui ont atteint une adaptation typique de Géophytes radicigermes et ne passent la mauvaise saison qu'à l'aide de bourgeons radiculaires. En revanche le nombre est grand de celles (*Linaria vulgaris*, *Rumex acetosella*, espèces de *Sonchus*) qui, tout en appartenant actuellement aux Hémicryptophytes, ont assez souvent des bourgeons persistants placés sur les racines de manière à pouvoir subsister même si les pousses dont les extrémités atteignent ou dépassent la surface du sol, venaient à mourir pendant la mauvaise saison. Il se peut que sous les climats peu favorables aux Hémicryptophytes les plantes en question deviennent Cryptophytes en adoptant le mode de végétation des Géophytes radicigermes.

28. *Hélophytes*. Par Hélophytes nous entendons les Cryptophytes qui croissent toujours, ou tout au moins de préférence, dans l'eau d'où on voit émerger leurs pousses foliaires et florales. Ce groupe des Hélophytes ne comprend donc pas tous les végétaux qu'on appelle ordinairement palustres; il n'en comprend que les Cryptophytes, c'est-à-dire ceux qui protègent leurs bourgeons persistants en les plaçant au fond de l'eau ou dans un sol qui en est imbibé. Exemples: des espèces de *Typha*, *Sparganium*, *Cyperus*, *Scirpus*, *Cladium*, *Equisetum*, *Sium*, *Acorus calamus*, *Phragmites communis*, *Ranunculus lingua*, *Alisma plantago*, *Sagittaria sagittifolia* etc.

Beaucoup d'Hémicryptophytes vivent de préférence dans des lieux marécageux sans devenir pour cela des Hélocryptophytes, les bourgeons persistants naissant au ras de terre.

Dans des conditions climatériques particulièrement défavorables cette sorte d'Hémicryptophytes arrive peut-être à se comporter comme des Hélophytes; supposons par exemple que les bourgeons situés à fleur de terre meurent sans que l'individu périsse; le remplacement pourrait alors se faire quand même grâce à des bourgeons nés de parties de pousses plus anciennes et plus bas placées, qui n'auraient pas dû normalement jouer un rôle dans la végétation de la plante.

Une circonstance qui contribue à rendre flottante la limite qui sépare les Hélophytes et les Hémicryptophytes croissant dans un sol humide, c'est la submersion que subissent souvent en hiver, par suite de la crue automnale des eaux, les bourgeons persistants situés à fleur de terre; cette submersion rend virtuellement Hélophytes les Hémicryptophytes dont les bourgeons se trouvent ainsi protégés pendant tout l'hiver à l'égal de ceux qui naissent dans l'eau; nous avons ici affaire à des Hélophytes facultatives.

En règle générale les Hélophytes ont des rhizomes ou drageons horizontaux, comme ceux des Géophytes à rhizome auxquelles elles sont reliées par une série continue de formes intermédiaires, les Géophytes à rhizome se comportant souvent en Hélophytes et réciproquement.

29. Les *Hydrophytes* ont leurs bourgeons persistants situés au fond de l'eau; la plante vit immergée dans l'eau; il n'y a que les pousses florales qui en sortent, élevant dans l'air leurs fleurs ou inflorescences. Les feuilles ont des limbes submergés ou nageants. Les limbes submergés sont étroits ou bien, s'ils prennent des formes plus élargies, ils sont découpés en portions étroites presque linéaires (feuilles branchioïdes); les limbes nageants sont entiers, de forme circulaire, ovale ou ovale-allongée à base ordinairement cordée.

Parmi les *Hydrophytes* il y en a dont les bourgeons persistants sont situés sur des rhizomes végétant au fond de l'eau (*Nuphar*, *Nymphaea*, *Zostera*, *Aponogeton*, *Limnanthemum*,

Hippuris, *Helodea*, espèces de *Potamogeton*, etc.); il y en a d'autres qui n'ont pas de rhizome pérennant; au début de la mauvaise saison la plante entière meurt à l'exception de certains bourgeons, les bourgeons hivernants, qui se détachent de la plante et descendent au fond de l'eau où ils passent la mauvaise saison. Quelques-unes de ces plantes s'enracinent (*Potamogeton zosterifolius*, *P. acutifolius*, *P. mucronatus*, *P. obtusifolius*, *P. pusillus*, etc.), d'autres restent à l'état flottant; de ces dernières les unes émettent des racines (*Hydrocharis*, etc.), les autres n'en ont pas (espèces d'*Utricularia*). Parmi les Hydrophytes cette subdivision à bourgeons isolés passant la mauvaise saison au fond de l'eau, représente l'adaptation la plus complète à la saison défavorable; entre ce groupe et celui des Mégaphanérophytes toujours vertes, sans couvre-bourgeon, habitant la forêt tropicale pluvieuse, s'interpose cette longue série de degrés d'adaptation que représentent les types ci-dessus décrits.

V. Thérophytes.

30. Les Thérophytes sont les plantes qui accomplissent leur développement, d'une génération de graines à l'autre, dans l'espace de la bonne saison et dont par conséquent les graines seules restent en vie pendant la mauvaise saison. Grâce à la consistance ferme et dense de leur tégument, les graines sont des parties de plante particulièrement bien faites pour résister à l'influence destructrice de la sécheresse, et les végétaux dont il ne reste que les graines pendant la mauvaise saison sont par conséquent bien appropriés aux conditions d'existence des pays à climat excessivement chaud et sec avec une bonne saison de très courte durée, aussi les Thérophytes sont-elles très répandues, relativement, dans les déserts; le développement intense qui les caractérise s'y trouve favorisé par l'état découvert du sol. Il est vrai qu'on rencontre un grand nombre de plantes thérophytes en dehors des déserts,

mais c'est alors généralement dans des cultures où le sol a été défriché par suite du labourage. Quantité de plantes annuelles qui croissent dans les terrains cultivés sont certainement nées de la culture par le choix (inconscient) qu'on a fait des variétés dont le cours d'existence coïncidait avec celui des plantes annuelles cultivées, de sorte que leurs graines mûrissaient et se récoltaient avec les leurs.

A côté des plantes annuelles estivales nous rapportons à ce type une partie au moins des plantes annuelles hivernantes dont la germination commence, sous notre climat, vers la fin de l'été ou en automne et qui passent l'hiver sous la forme de plantes à rosette foliaire pour produire au printemps des pousses fleuries. Au premier abord il pourrait sembler naturel de rapporter les plantes en question, aussi bien que les plantes bisannuelles, aux Hémicryptophytes; et c'est en effet ce que nous avons cru devoir faire pour les espèces annuelles hivernantes qui peuvent être bisannuelles (*Lepidium campestre*, *L. ruderale*, *Torilis Anthriscus*, *Chaerophyllum temulum*, *Jasione montana*, *Carlina vulgaris*) ou pérennes (*Myosotis arvensis*, *M. silvatica*). Par contre nous classons parmi les Thérophytes les espèces qui sont toujours annuelles hivernantes (*Schedonorus tectorum*, *Draba muralis*, *Alyssum calycinum*, *Anthriscus vulgaris*, etc.) ou qui peuvent être annuelles estivales (*Bromus arvensis*, *B. commutatus*, *B. mollis*, *B. secalinus*, *Cerastium semidecandrum*, *C. glomeratum*, *Arenaria serpyllifolia*, *Draba verna*, *Thlaspi arvense*, *Teesdalia nudicaule*, *Arabis thaliana*, *Scandix pecten veneris*, *Galium aparine*, *Veronica hederifolia*, *Centaurea cyanus*, *Anthemis arvensis*, *Crepis tectorum*, *C. virens*, etc.); le fait que ces espèces passent chez nous l'hiver et non l'été semble indiquer que c'est la sécheresse de l'été et non le froid de l'hiver qui constitue pour elles la saison à éviter. Elles sont probablement originaires de contrées à été plus chaud et plus sec que le nôtre; elles se trouvent presque toutes représentées en Orient.

Dans la géographie, science qui traite de la terre et notamment de son importance pour l'expansion de la race humaine et pour son développement, la végétation joue un rôle très considérable soit directement comme nourriture des hommes soit indirectement comme condition nécessaire de l'existence d'une faune.

Dans chaque région de la terre le caractère de la végétation dépend surtout de l'état climatérique qui règne pendant la mauvaise saison. Supposons par exemple que notre climat fût toujours ce qu'il est pendant la bonne saison; on verrait alors prospérer chez nous une foule de plantes tropicales et subtropicales, cultivées aussi bien que sauvages. Nous en voyons déjà qui supportent très bien l'été de nos latitudes. A la vérité il n'en serait pas de même dans toutes les régions de la terre: dans les pays voisins des pôles la saison la plus douce de l'année sera encore trop froide pour les plantes des régions chaudes; mais nous sommes certainement fondés à dire que si les diverses contrées avaient l'année durant le climat qu'elles ont pendant la bonne saison, quantité de plantes, des plantes cultivées entre autres, occuperaient une aire beaucoup plus étendue que celle qui leur revient actuellement. C'est surtout de la mauvaise saison que dépend l'extension des espèces.

Du moment qu'on a reconnu ce fait, il devient indispensable pour quiconque voudra caractériser les différentes contrées par leur végétation et donner en même temps des renseignements sur les conditions qu'elles offrent 1° pour la culture des plantes, 2° pour l'élevage des animaux, qui dépend de la culture des plantes, et enfin 3° pour l'existence des hommes, qui dépend des deux premiers éléments, — il devient indispensable, disons nous, d'étudier les manières dont se comportent les plantes pendant la mauvaise saison, et les obstacles opposés par cette saison à l'existence des plantes cultivées.

Les conditions climatériques, qui exercent une influence

principale sur la végétation, sont représentées par les courbes de température et de hauteur de pluie; les autres facteurs climatériques, tels que le nombre des jours pluvieux, etc. n'ont ordinairement qu'une importance secondaire qui est d'ailleurs limitée à des localités déterminées. Abstraction faite des contrées relativement limitées où règne un climat toujours chaud et toujours humide, les diverses régions de la terre ont toutes une saison plus ou moins défavorable à la végétation. Cette mauvaise saison est représentée sur la figure hydrothermique (voir fig. 39—41) par un val d'ondulation plus ou moins profond, décrit soit par la courbe thermique soit par la courbe des précipitations atmosphériques, soit par les deux courbes à la fois; dans le dernier cas les deux courbes peuvent avoir leur vals d'ondulation placés dans une même saison ou dans deux saisons différentes; ce qui importe à la végétation c'est que chaque espèce de plantes soit adaptée de manière à pouvoir passer sans dommage sérieux les périodes qui correspondent à ce ou à ces vals d'ondulation, et surtout que les parties les plus délicates, les tissus embryonnaires, notamment ceux des bourgeons, soient suffisamment protégés. C'est pour cette raison que nous avons basé notre système de types biologiques sur les différenciations des végétaux qui ont pour effet de les adapter aux conditions de la mauvaise saison; les types proposés par nous représentent bien chacun son climat distinct, son ensemble particulier de conditions de culture.

Ce n'est pas à dire qu'on ne trouve dans chaque climat qu'un seul type de plantes, mais à chaque type climatérique correspond un type de plantes relativement ou absolument prédominant sur les autres, qui tendent d'ailleurs souvent à prendre les caractères de ce type principal.

On obtient un schéma comparatif des divers climats de la terre, exprimés par les deux facteurs principaux, la température et les précipitations atmosphériques, en représentant dans

une même figure la courbe des moyennes mensuelles des températures et celle des moyennes mensuelles des hauteurs de pluie, comme cela a été fait dans les fig. 38—41 pour quelques types climatériques. Les chiffres indiqués dans la colonne verticale représentent à la fois les degrés de température (en centigrades) et les centimètres d'eau tombée. En constatant, par un examen de la végétation, quels sont les types

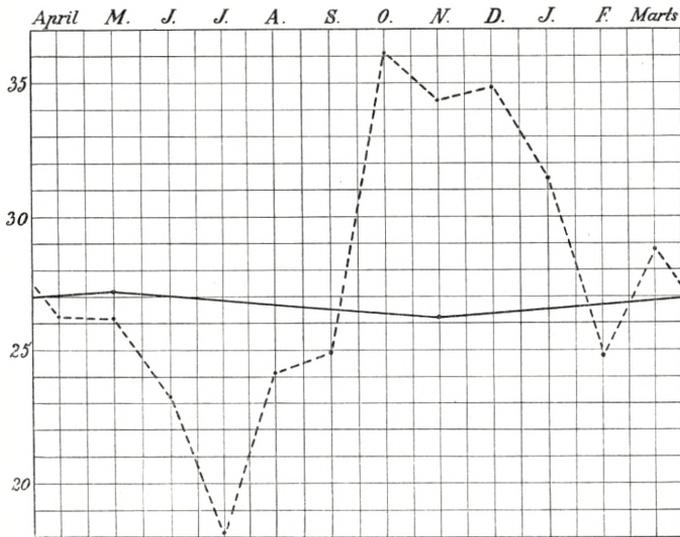


Fig. 38. Figure hydrothermique représentant le climat de la côte orientale du Sumatra, dans le voisinage de l'équateur. La ligne pleine représente la courbe de température; la ligne discontinue, celle de la pluie. Les chiffres indiquent, pour la courbe de température, les degrés centigrades; et pour la courbe de pluie, les centimètres d'eau tombée.

ou combinaisons de types biologiques qui correspondent aux figures hydrothermiques ainsi construites, on arrive à trouver des expressions biologiques des divers climats.

La figure 38 représente les températures et les hauteurs de pluie mensuelles de la côte ouest du Sumatra équatorial; elle est typique du climat tropical toujours chaud et toujours humide, caractérisé par la prédominance des espèces phanéro-

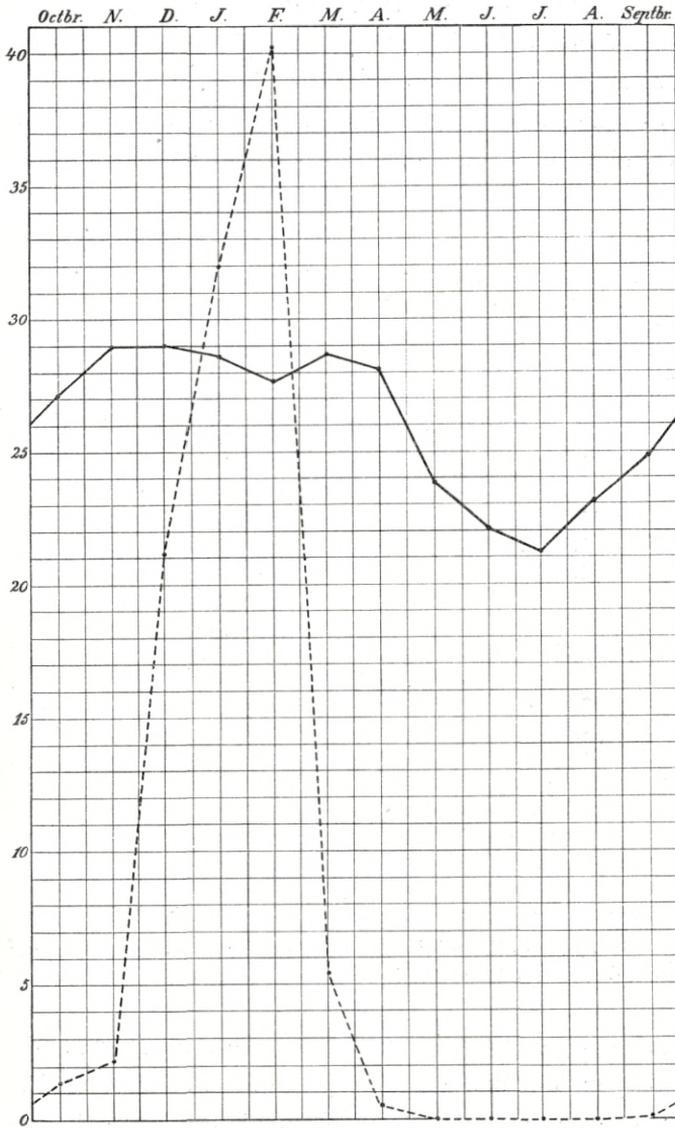


Fig. 39. Figure hydrothermique de l'île de Sweers située au fond du golfe de Carpentaire. Pour l'explication voir la figure 38.

phytes et particulièrement par ce fait que les Mégaphanérophytes, les Mésophanérophytes, les Phanérophytes herbacées et les Phanérophytes épiphytes y sont plus riches en espèces qu'elles ne le sont sous aucun autre climat. Ces contrées sont exemptes de saison défavorable et leur végétation se compose par conséquent essentiellement des types les moins protégés.

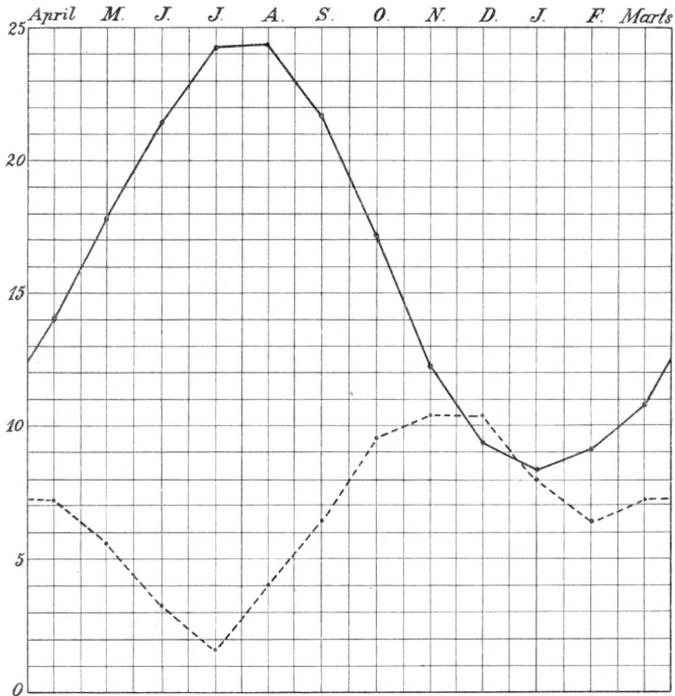


Fig. 40. Figure hydrothermique de l'Italie méridionale. (La figure de température est celle de Naples.) Voir l'explication de la figure 38.

Les autres climats tropicaux diffèrent de celui représenté à la fig. 38 par un abaissement plus ou moins considérable de la courbe des pluies, abaissement qui devient surtout sensible à une certaine époque de l'année et qui atteint ou dépasse le niveau indiqué par le chiffre de 5 pour se maintenir au-dessous de ce niveau pendant deux mois

de suite ou plus (fig. 39). Dans les régions soumises à ces climats à saison sèche prononcée, les Mégaphanérophytes disparaissent; les Mésophanérophytes à feuilles caduques, les Microphanéro-

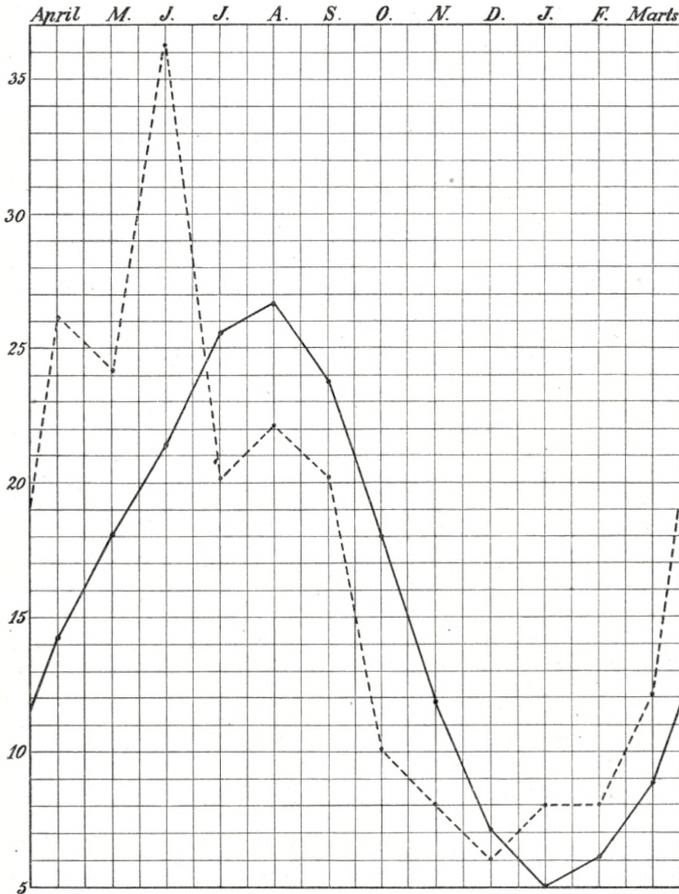


Fig. 41. Figure hydrothermique du Japon méridional (Nagasaki). Voir l'explication de la figure 38.

phytes et les Nanophanérophytes constituent avec les Hémicryptophytes la végétation propre. Dans les régions où les précipitations pluviales se font encore plus rares les Phanérophytes finissent par disparaître complètement ou par ne former

qu'une partie négligeable des espèces tandis que les Hémicryptophytes et les Cryptophytes en constituent la grande majorité. Enfin, sous le moins favorable des climats tropicaux, celui des déserts, c'est le type thérophyte, le mieux protégé de tous, qui l'emporte sur les autres par le nombre relatif de ses espèces. D'une manière générale on peut dire que chacun des climats de la terre est caractérisé par un type biologique (ou un groupe de types) qui prédomine par le nombre de ses espèces.

Parmi les types climatériques subtropicaux il y en a un, nettement distinct (voir la fig. 40), qui s'étend sur les pays méditerranéens, la colonie du Cap, des régions de l'Amérique du Nord et de l'Amérique du Sud et de vastes étendues de l'Australie, et qui est caractérisé par la prédominance des Microphanérophytes, des Nanophanérophites et des Chaméphytes.

Il semble résulter des recherches préalables que nous avons pu faire que les types biologiques peuvent servir à distinguer les formations phanérophytes qui sont propres aux régions subtropicales à pluies hivernales (fig. 40) de celles qui caractérisent les régions subtropicales à pluies estivales (fig. 41): autant que nous en pouvons juger jusqu'à présent, les Phanérophytes (arbres aussi bien qu'arbrisseaux) qui habitent les régions à pluies hivernales appartiennent aux groupes phanérophytes toujours verts et *dépourvus de couvre-bourgeon* (exemples: *Olea europaea* (fig. 1, B), *Nerium*, *Ceratonia siliqua*, *Argania sideroxydon*, *Rhamnus alaternus*, *Pistacia lentiscus*, *Cneorum tricoccum*, *Daphne laureola*, *Clethra arborea*, etc.) tandis que les Phanérophytes des régions subtropicales à pluies estivales (région sud du Japon, certaines parties de la Chine et quelques régions de l'Amérique) constituent les groupes phanérophytes à *bourgeons couverts* (exemples: *Litsea japonica*, *Camellia japonica*, *Euonymus japonicus*, *Skimmia japonica*, *Pittosporum tobira*, *Photinia serrulata* (fig. 10), *Raphiolepis indica*, *Aucuba japonica*, *Fatsia japonica*, etc.). Nous nous

expliquons cette différence entre les Phanérophytes des deux groupes de climats en question en supposant que dans les régions subtropicales à pluies hivernales c'est la structure xérophile, intérieure aussi bien qu'extérieure, imposée à la plante par la sécheresse relative de la saison où se développent ses organes jeunes, qui rend superflue toute protection ultérieure pendant l'hiver humide et doux: les bourgeons restent découverts. Il en est autrement dans les régions subtropicales à pluies estivales. Ici la période végétative est chaude et humide et la structure entière de la plante, en dedans probablement encore plus qu'au dehors, présente par conséquent un caractère moins xérophile. Les bourgeons ont donc besoin de protection contre l'hiver sec, et en effet ils ont des couvre-bourgeon, souvent ils les ont même très prononcés.

Si les régions chaudes et pas trop sèches sont caractérisées par la prédominance des Phanérophytes, les régions à climat tempéré, comme celles du Danemark par exemple, se distinguent par le caractère essentiellement hémicryptophyte de leur végétation. Quand même l'Europe centrale et les parties correspondantes de l'Asie seraient couvertes de forêts, depuis l'Atlantique jusqu'à l'Océan Pacifique, ce qui a probablement été le cas autrefois, les étendues en question ne prendraient pas pour cela un caractère phanérophyte au point de vue botano-climatérique, car le grand nombre d'arbres et d'arbrisseaux contenus dans les forêts ne représenteraient qu'une petite fraction des espèces qui constituent la flore de ces régions. Et même si nous considérons les nombres des individus au lieu des nombres des espèces, ce ne seraient pas les Phanérophytes qui prédomineraient; il y a dans les régions en question beaucoup d'espèces hémicryptophytes et cryptophytes qui l'emporteraient sur un nombre égal d'espèces phanérophytes. C'est uniquement à leur taille et à leur volume que les Phanérophytes doivent l'honneur d'avoir été regardées comme caractéristiques de ces contrées de la zone

tempérée. Mais au point de vue biologique-phytogéographique ce n'est ni dans l'expansion des espèces, ni dans les dimensions atteintes par leurs individus qu'il faut chercher les caractéristiques d'une flore; c'est dans l'adaptation des plantes au milieu ambiant, adaptation qui se manifeste par la prédominance, sous chaque climat, d'un certain type particulièrement riche en espèces. Nous avons tâché de démontrer que le genre d'adaptation qu'il importe surtout de connaître est celui qui a pour but de prémunir la plante contre la mauvaise saison, et nous sommes d'avis que la science devra vouer des études spéciales aux recherches statistiques relatives à la *répartition des espèces de chaque contrée entre les divers types biologiques*. Pour notre part nous croyons, comme nous l'avons dit plus haut, qu'au point de vue botanique *les divers climats peuvent se caractériser par le ou les types biologiques qui comprennent la majorité des espèces habitant les contrées en question*. Nous obtenons ainsi une série de types botano-climatériques qui se partagent la surface de la terre et peuvent être dénommés, à défaut de termes plus courts, d'après les types biologiques qui les caractérisent: le climat tempéré, pas trop sec, sera le climat des Hémicryptophytes, et nous aurons de même le climat des Cryptophytes, le climat des Thérophytes, le climat des Chaméphytes et des Microphanérophytes toujours vertes et dépourvues de couvre-bourgeon (comprenant les régions subtropicales à pluies hivernales), etc.

Une fois les *types botano-climatériques* établis il se pose un problème plus spécial qui consiste à rechercher comment les espèces représentées dans ces types se classent d'après les diverses *formations* et groupes de formations. Ici encore les types biologiques devront servir de base du groupement; mais au rebours de ce qui avait été reconnu pratique dans la classification des types botano-climatériques, le nombre des espèces appartenant à chaque type sera sans importance;

l'essentiel est de trouver l'espèce ou les espèces *prédominantes*. Chaque formation, caractérisée par l'espèce ou les espèces prédominantes devra être rapportée à une classe de formation désignée d'après le type biologique qui renferme cette espèce (ces espèces), et la prédominance d'une espèce dépend à la fois du *nombre des individus et de leur taille ou bien de leur taille seulement*; c'est ainsi que dans une forêt les arbres prédominent sur les herbes qui en constituent le dessous, quand même les herbes seraient en majorité.

Considérons la flore du Danemark. Elle est caractérisée au point de vue botano-climatérique par ses Hémicryptophytes et non pas par les Phanérophytes, car quelque important que soit le rôle joué par les forêts dans la vie végétale du Danemark, *le petit nombre des espèces* phanérophytes en dit beaucoup plus long sur les conditions d'existence offertes par cette région: les espèces phanérophytes ne représentent que 6 ou 7 pour 100 des espèces habitant le Danemark, tandis que les espèces hémicryptophytes qu'on y rencontre constituent la moitié à peu près de la totalité des espèces.

Mais au point de vue de la formation, les Phanérophytes, autrement dit les arbres, dominant, partout où on les rencontre, par leurs dimensions considérables: tout inférieur que soit le nombre des espèces phanérophytes à celui des espèces hémicryptophytes ou cryptophytes, nos forêts doivent être rangées parmi les *formations phanérophytes* parce que les Phanérophytes qu'elles contiennent l'emportent, par leur taille, sur les autres éléments constitutifs de la forêt. Les types biologiques de taille inférieure peuvent servir à caractériser les subdivisions de la formation forestière, à en déterminer le facies.

Aux cinq types biologiques principaux correspondent cinq classes de formations—celles des Phanérophytes, des Chaméphytes, des Hémicryptophytes, des Cryptophytes et des Thérophytes; de même nous avons, correspondant aux sous-types

biologiques, des sous-classes de formations. Cependant il y a parmi les subdivisions de types ci-dessus mentionnées quelques-unes qui ne sont pas représentées par une formation particulière, telles les subdivisions hémicryptophytes qui ne sont pas fondées sur des caractères biologiques suffisants. Nous avons en Danemark deux groupes de formations hémicryptophytes: celui des terrains salés et celui des terrains non salés, et encore faudrait-il distinguer dans ce dernier groupe les formations des terrains secs et celles des terrains humides. Mais nous n'allons pas entrer dans ces détails; l'application des types biologiques dans la distinction des formations végétales n'offre pas de difficultés sérieuses lorsqu'on entreprend de la réaliser dans une contrée déterminée.

Dans le choix des unités, quel que soit d'ailleurs le nom qu'on leur attribue (formation, facies, etc.) on devra se proposer deux buts: 1° l'analyse floristique et 2° la détermination des conditions nécessaires à l'existence des formations. Par l'analyse floristique on arrive à circonscrire, à caractériser et à dénommer les unités d'après les espèces dominantes, ensuite il faut en faire la délimitation selon les conditions extérieures et déterminer ainsi leur place dans une série de formations qui s'étend sur un terrain déterminé.

A la différence de ce qui était le cas pour les types climatériques, la température et les précipitations atmosphériques sont ici peu importantes, l'influence de ces agents étant souvent à peu près la même pour toute une série de formations voisines.

Aussi bien ce qu'il faut considérer en première ligne lorsqu'on se propose de définir les formations par leurs conditions d'existence c'est *l'humidité du sol*; les autres qualités chimiques et physiques du terrain n'ont qu'une importance secondaire.

Le rôle que joue l'humidité du sol pour l'extension des formations peut être étudié d'une manière suivie dans les dunes de l'île de Fanö par exemple. Dans cette île nous

assistons pour ainsi dire à une grande expérience botanique entreprise par la Nature dans un sol composé exclusivement de sable et d'eau. En montant des bords d'un lac entouré de dunes sur les sables qui s'élèvent en pente douce, on voit que le sol est essentiellement le même partout, constitué par du sable dont le grain ne varie presque pas; il n'y a que la teneur d'eau qui varie, diminuant à mesure qu'on approche des sommets des dunes. Nous pouvons conclure des observations faites sur un pareil terrain que le plus ou moins d'humidité est le seul facteur qui détermine l'ordre de succession et l'étendue des formations qu'on y rencontre. Comme nous l'avons d'ailleurs déjà observé en 1896, on peut exprimer en *poids* et en *mesures* le milieu propre à telle ou telle formation; on n'a qu'à noter le *poids proportionnel de l'eau contenue dans le sable à une certaine profondeur* (10 cm) à un moment donné, ou *l'élévation de la surface du sol au-dessus de l'eau souterraine*. Les renseignements ainsi obtenus par observations faites sur des terrains de constitution homogène, peuvent être utilisés pour l'étude des formations végétatives d'autres contrées où la constitution du sol est moins uniforme; seulement on devra alors tenir compte aussi des différences chimiques et physiques qui peuvent s'y manifester. S'il s'agit de déterminer le facies des basses plantes d'une forêt, les différences de lumière devront être notées et il faudra ajouter des indications très importantes sur les épaisseurs variées de la couche de feuilles mortes qui couvre le sol et sur l'intensité plus ou moins forte du travail de fouissement accompli dans le sol par les animaux, surtout par les vers de terre¹. Partout on pourra observer cette succession de zones que nous avons déjà eu l'occasion de signaler comme étant caractéristique des terrains de dunes et de landes² et qui est due à la dépendance

¹ MÜLLER, P.-E.: Studier over Skovjord. Tidsskrift for Skovbrug. 3. Bd. (1878) et 7. Bd. (1884).

² RAUNKJER, C.: Vesterhavets Øst- og Sydkysts Vegetation. (Festskrift i Anledning af Borchs Collegiums 200 Aars Jubilæum. 1889).

étroite qui existe entre le groupement des formations et la quantité d'eau contenue dans le sol.

Résumé.

I. Les types biologiques peuvent être caractérisés par le degré et le genre de l'adaptation des bourgeons ou extrémités jeunes des pousses à la mauvaise saison.

Les Phanérophytes, premier type principal, ont leurs bourgeons persistants placés sur des tiges dressées; les bourgeons sont nus ou couverts d'écailles. Une protection plus efficace que celle fournie par les écailles peut être obtenue par la caducité des feuilles ou par la diminution en grandeur de la plante. Chez d'autres plantes (type des Chaméphytes) les bourgeons persistants sont portés par des pousses peu élevées au-dessus de la surface du sol. Chez d'autres encore les bourgeons persistants sont situés à fleur de terre (Hémicryptophytes), ou dans la terre à une distance de la surface qui varie suivant les espèces, ou bien au fond de l'eau (Cryptophytes). Un cinquième et dernier type de plantes ne possède en fait de bourgeons persistants que ceux qui se trouvent renfermés à l'état embryonnaire dans les graines de ces plantes annuelles (Thérophytes). Pour la subdivision des types voir plus haut.

II. Au point de vue botanique, le climat des diverses régions de la terre dépend en première ligne de l'allure des courbes annuelles de température et de précipitations atmosphériques (figure hydrothermique); les aires climatériques peuvent être délimitées, caractérisées et dénommées d'après le ou les types biologiques auxquels appartiennent, relativement ou absolument, la majorité des espèces.

III. D'après ce système des types biologiques on peut établir celui des formations en caractérisant celles-ci par l'espèce ou les espèces dominantes et en les rapportant en-

suite à la classe ou sous-classe de formations à laquelle elles appartiennent, relativement ou absolument parlant, par le type biologique de leurs espèces dominantes. Une espèce peut dominer par le nombre des individus ou par leur taille ou par les deux choses à la fois.

IV. La science spéciale des formations se propose de déterminer les conditions d'existence des formations trouvées au cours de l'analyse floristique de la nature. Parmi les facteurs dont l'influence se fait surtout sentir dans le développement des formations, l'humidité du sol joue un rôle prépondérant, ensuite ce sont les propriétés physiques et chimiques du sol qui méritent d'être notées, et, dans des cas particuliers, l'intensité de la lumière, l'épaisseur de la couche protectrice de feuilles mortes et les changements que subit la couche de terre superficielle sous l'action des plantes ou des animaux.
