

Les plantes de la région alpine et leurs rapports avec le climat

Gaston Bonnier

Citer ce document / Cite this document :

Bonnier Gaston. Les plantes de la région alpine et leurs rapports avec le climat. In: Annales de Géographie, t. 4, n°17, 1895. pp. 393-413;

doi : <https://doi.org/10.3406/geo.1895.5724>

https://www.persee.fr/doc/geo_0003-4010_1895_num_4_17_5724

Fichier pdf généré le 07/01/2019

ANNALES

DE

GÉOGRAPHIE

I. — GÉOGRAPHIE GÉNÉRALE

LES PLANTES DE LA RÉGION ALPINE

ET LEURS RAPPORTS AVEC LE CLIMAT

En géographie botanique, on désigne sous le nom de *région alpine* des montagnes, la zone habituellement comprise entre la limite supérieure des espèces arborescentes et la limite des neiges éternelles. Cette zone est surtout caractérisée par l'aspect particulier des végétaux qui s'y trouvent, quelle que soit l'espèce ou la famille à laquelle ils appartiennent.

Ce qui frappe au premier abord chez ces végétaux alpins, c'est le peu d'élevation des tiges au-dessus du sol; les feuilles sont presque toutes à la base de la plante, agglomérées en rosettes ou en touffes, et leur couleur est d'un vert intense; les fleurs ont un éclat spécial, et la teinte des corolles, tout en étant plus foncée, se montre plus brillante et plus vive que dans les plaines. Les plantes sont très petites ou développées en surface, étalées en gazons; les tiges rameuses sont couchées sur la terre ou comme aplaties sur les rochers. Il semble qu'à une certaine distance au-dessus du sol, toute vie végétale est annulée et que les plantes s'étendent, s'élargissent de tous les côtés pour vivre, fleurir et fructifier au-dessous de cette limite qu'elles ne peuvent pas dépasser.

Un autre caractère commun à ces plantes alpines, c'est qu'elles sont vivaces, c'est-à-dire que chaque individu peut vivre indéfiniment, se perpétuant par des rejets souterrains ou rampants, par des stolons ou des tubercules; la plante, et par suite l'espèce, assure ainsi sa durée, sans qu'il soit nécessaire que ses fruits mûrissent ou que ses graines puissent germer.

On conçoit en effet que des espèces annuelles ne pourraient pas persister dans cette région où la saison est si courte entre la fonte des neiges et l'apparition des neiges qui tombent avant l'hiver. Les fruits n'arrivent pas tous les ans à leur formation complète, et il suffirait d'un précoce automne pour détruire à jamais ces plantes annuelles avant la maturité de leurs graines.

Pendant cette saison si brève, entre les deux neiges, les plantes alpines se hâtent de fleurir et arrivent en très peu de temps à un développement complet dont les différentes phases sont à la fois comme raccourcies et accélérées. Au commencement de l'été, dans ces hautes prairies des montagnes, on assiste à ce spectacle merveilleux d'une vie végétale intense, qui se manifeste par des changements d'aspect visibles d'un jour à l'autre, par des épanouissements successifs de floraisons abondantes revêtant les pentes gazonnées et jusqu'au dernier recoin des rocs les plus abrupts.

Telle est l'apparence de la végétation à la surface du sol : des plantes courtes, étalées, pressées de fleurir et de fructifier. Mais sous le sol, dans la terre même, et parfois jusqu'à une assez grande profondeur, c'est un développement plus remarquable encore de l'activité végétale : les rhizomes, les racines, les rejets de toutes sortes s'entrecroisent, envahissent partout le sol toujours plus ou moins humide des pentes montagneuses. Et ces parties des plantes s'accroissent, se détruisent ou se reforment, non seulement pendant la belle saison, mais aussi sous la neige qui les protège contre le froid. Au printemps surtout, tout un travail souterrain de germination, si l'on peut s'exprimer ainsi, prépare l'éclosion des organes de la plante qui doivent se développer dans l'air et qui n'ont plus qu'à s'épanouir aussitôt que la neige aura disparu ; ce travail printanier, commencé sous le sol, se continue souvent dans la neige même, d'où l'on voit sortir parfois les premières fleurs alpines.

Or, si l'on veut recueillir un exemplaire complet appartenant à l'une de ces espèces, on éprouve, dans la plupart des cas, une certaine peine à déterrer tous les organes souterrains ; et lorsqu'on y est parvenu, en opérant avec beaucoup de soin, on est généralement surpris de constater combien l'ensemble des organes de la plante situés au-dessous de la surface du sol est relativement considérable par rapport à l'ensemble des organes de la même plante qui se sont développés dans l'air.

Ces parties souterraines de la plante, à l'automne, renferment des matériaux nutritifs qui sont aussi relativement très abondants par rapport à la faible surface que présente l'ensemble des feuilles ; l'amidon, le sucre, les substances albuminoïdes y sont accumulés et comme serrés dans les éléments des tissus de réserve qui doivent passer l'hiver sous la neige. C'est aux dépens de cette nourriture

emmagasinée que doit se faire à la saison suivante la rapide éclosion des tiges, des feuilles et des fleurs à la surface du sol.

Dès lors, une question se pose :

De quelle manière une plante de la région alpine, qui doit se développer pendant la saison très courte où le sol n'est pas recouvert de neige, peut-elle accomplir une évolution complète et accumuler des réserves si considérables par rapport à sa petite taille?

On peut se proposer de chercher la solution de cette question par plusieurs méthodes différentes. Mais, avant même de vouloir résoudre ce problème, il faut se demander si les plantes de la région alpine sont toutes adaptées à ce mode d'existence que leur impose le climat des hautes altitudes depuis des temps très anciens. Et d'abord, la région alpine ne renferme-t-elle que des espèces qui y sont localisées et qui ne se trouvent pas dans les plaines? Il n'en est rien. A côté des espèces exclusivement limitées à ces régions supérieures on en rencontre nombre d'autres, s'élevant même jusqu'à la limite de toute végétation et qui se retrouvent aux altitudes les plus basses, avec leurs mêmes caractères morphologiques. Ce sont les mêmes espèces, tout au plus des variétés ou des formes des mêmes espèces.

Si l'on veut résoudre par la méthode expérimentale la question proposée, il est évident qu'on aura de plus grandes chances de réussite en s'adressant à des plantes qui tolèrent toutes les altitudes. Un pied de l'une de ces espèces, transporté brusquement de la plaine à une altitude très élevée, pourra peut-être s'adapter à ce changement de climat. Comment et de quelle manière modifiera-t-il son évolution, la forme, la structure et les fonctions de ses divers organes? C'est ce qu'on étudiera si l'on fait des cultures comparées de la même plante dans la plaine et sur la montagne.

Les résultats que l'on pourrait acquérir ainsi, par l'étude des changements produits chez de nombreuses espèces végétales soumises expérimentalement à l'influence du climat alpin, s'étendraient ensuite facilement à toutes les plantes de la région alpine.

C'est de cette manière que j'ai essayé d'aborder le problème de l'adaptation des plantes au climat alpin. Voici le principe de la méthode adoptée :

On s'adresse à une espèce qui supporte naturellement les altitudes les plus différentes. On prend pour point de départ un pied de cette espèce croissant dans la plaine. On divise ce pied originaire en deux parties semblables; on cultive chacune de ces deux parties sur un sol de même composition, dans des endroits également découverts, la première dans la plaine, la seconde dans la région alpine. On cherche alors à constater comment le plant de plaine transporté à une altitude

supérieure, a pu acquérir sous l'influence du climat alpin un certain nombre de modifications caractéristiques, soit dans la forme ou l'organisation, soit dans les fonctions physiologiques; en le comparant à l'échantillon témoin cultivé en plaine, on voit si ces différences s'accroissent d'année en année; on cherche au bout de combien de temps la plante se sera complètement adaptée, devenue en tout point semblable aux variétés de la même espèce qui croissent naturellement dans la région supérieure des montagnes.

Pour faire ces recherches, à l'aide de cultures comparées, j'ai établi, depuis 1883, des terrains disposés dans ce but, à diverses altitudes dans les Alpes et dans les Pyrénées. Les champs qui étaient entourés de palissades, bien que surveillés de temps à autre, ont été parfois endommagés par les troupeaux, et plus encore par les bergers; l'un des champs de cultures a été détruit par une avalanche. Aussi ne me suis-je pas contenté de ces plantations. J'ai établi, en divers endroits découverts, où les troupeaux ne vont jamais, des pieds de diverses espèces dont la moitié était plantée en plaine. Des entailles ou des marques peintes sur les rochers me permettaient de retrouver, les années suivantes, la place où les divers végétaux avaient été plantés.

Les stations les plus élevées sont dans les Alpes, sur la chaîne du Mont-Blanc, à l'Aiguille de la Tour (à 2300 mètres d'altitude) et dans les Pyrénées, sur la chaîne du Pic d'Arbizon, au col de la Paloume (à 2400 mètres d'altitude).

D'autres plantations ont été faites dans les Alpes: dans les rochers près de Pierre-Pointue (2030 mètres), à Lognan au-dessus d'Argentière (1970 mètres), au Montanvers (1900 mètres), à La Para (1600 mètres), etc., et dans les stations de culture de Chamonix ainsi qu'en diverses localités des Alpes du Dauphiné (Huez-en-Oisans, le Peuil de Claix, Vallouise, etc.).

Certaines espèces ont été plantées dans les Pyrénées: au col d'Aspin (1500 mètres), à la Hourquette d'Arreau (1220 mètres), à Cadéac (740 mètres).

Enfin les cultures dans la plaine ont été faites à Fontainebleau, à Pierrefonds, dans le jardin de l'École Normale Supérieure, à Louye (Eure) et dans le Gers.

Dans les stations inférieures, pour éliminer l'influence due à la nature du sol, on avait transporté de la terre provenant de la station des hautes altitudes, de telle sorte que les plantes à comparer se trouvaient sur un sol de même nature. De plus, pour établir chacune des comparaisons, je le répète, le plant cultivé à une altitude élevée et le plant cultivé en plaine provenaient toujours du même pied qui avait été divisé en deux. En quelques cas peu nombreux, des semis ont été faits: les graines avaient alors été récoltées sur le même individu.

Si l'on venait à objecter au mode de recherches adopté, que la quantité d'eau qui tombe dans les stations comparées n'est pas la même, que la quantité de lumière reçue est différente, que l'état hygrométrique de l'air ne varie pas de la même façon dans les deux cas, je répondrais que c'est précisément l'ensemble de ces changements dans les conditions physiques qui constitue le changement de climat devant influencer sur les plantes étudiées.

Dans les cultures établies au milieu de la région alpine, la neige a disparu, en moyenne, à la fin de mai, et la neige d'hiver a reparu vers la fin de septembre. Les plantes avaient donc moins de quatre mois pour parcourir leur cycle d'évolution au-dessus du sol. Il faut remarquer en outre que la neige tombait au moins deux ou trois fois sur ces plantations pendant l'été en y formant une couche plus ou moins épaisse, qui recouvrait chaque fois la végétation pendant quelques jours.

Je suis parvenu à mener à bien la culture de plus de cent cinquante espèces de plantes appartenant aux familles les plus différentes, dont les pieds, cultivés pour chacune d'elles dans la plaine et dans la région alpine, se sont pour la plupart maintenus vivants et en bon état pendant dix ans, de 1884 à 1894.

C'est là un premier résultat qui montre qu'en s'adressant aux espèces qu'on trouve naturellement aux diverses altitudes, un pied donné de l'une de ces espèces peut supporter le changement brusque du climat, puis s'adapter au climat nouveau dans lequel on l'a transporté. Je me suis assuré, par d'autres essais, que les autres espèces ne supportent pas, en général, ce brusque déplacement.

L'adaptation d'un échantillon de plaine au climat alpin ne se fait pas complètement d'une saison à l'autre, et chaque année, on la trouve de plus en plus marquée. Mais, en somme, le changement dans la forme et la structure des organes est très rapide, car les échantillons provenant de la plaine ont acquis dans la région alpine, en moins de dix ans, la presque totalité des caractères spéciaux que présentent leurs congénères observés à l'état naturel, aux mêmes altitudes.

On peut se rendre compte tout d'abord des changements obtenus dans l'aspect extérieur par quelques exemples que je vais citer.

La figure 1 représente en M', de grandeur naturelle, un échantillon d'Hélianthème vulgaire (*Helianthemum vulgare*) cultivé depuis neuf ans à 2 400 mètres d'altitude sur la chaîne de l'Arbizon, dans les Pyrénées. Pour établir la comparaison, on a reproduit en M ce même pied à une taille réduite et en P la moitié de l'individu initial dont il provient, mais cultivé en plaine. Les figures P et M sont donc comparables et représentent les deux parties d'un même être dont une moitié P est cultivée en plaine et dont l'autre M est cultivée dans la région alpine.



FIG. 1. — HÉLIANTHÈME VULGAIRE (*Helianthemum vulgare*).

P, moitié du plant originaire cultivée en plaine: M, l'autre moitié cultivée dans la région alpine, représentée à la même échelle: M', la même, grandeur naturelle.



FIG. 2. — BUPLEURE EN FAUX (*Bupleurum falcatum*).

P. moitié du plant originaire, cultivée en plaine: M. l'autre moitié cultivée dans la région alpine, représentée à la même échelle: M', la même, grandeur naturelle.

On constate facilement que l'échantillon de la culture supérieure a des parties souterraines relativement très développées par rapport aux parties qui sont dans l'air. Les tiges n'ont de feuilles qu'à la base, agglomérées en touffe gazonnante; elles sont déjetées, tordues et comme aplaties sur le sol; comparativement à la plante de plaine, les feuilles sont plus petites, plus velues, les entre-nœuds sont beaucoup plus courts. C'est dans les fleurs et dans les fruits qu'on observe le moins de changements; toutefois, les corolles de l'échantillon soumis au climat alpin sont d'un jaune plus intense et plus éclatant, d'un orange plus vif vers le milieu de la fleur.

La figure 2 fait voir le résultat de semblables cultures sur une Ombellifère, le Buplèvre en faux (*Bupleurum falcatum*). La figure M' montre un des échantillons des cultures supérieures en grandeur naturelle; ce même échantillon est réduit en M, et la plante provenant originairement du même pied, et cultivée en plaine, est représentée en P, à la même échelle.

Les différences entre l'aspect des deux plantes sont particulière-



FIG. 3. — ALCHÉMILLE VULGAIRE (*Alchemilla vulgaris*).

P, moitié du plant originaire cultivée en plaine; M, l'autre moitié cultivée dans la région alpine, représentée à la même échelle; M', la même, moins réduite.

ment frappantes. L'échantillon soumis à l'influence du climat alpin pendant dix années a des fleurs plus grandes, plus serrées, et la disposition des fleurs a pris l'apparence que présentent certaines espèces du même genre Buplèvre, qu'on ne rencontre que dans la région alpine. La tige est simple et ne porte de feuilles qu'à la base, tandis que l'échantillon de plaine a de longues tiges rameuses feuillées dans

toute leur longueur: les feuilles sont plus épaisses et d'un vert plus foncé. Enfin, les parties souterraines de la plante sont relativement très épaisses et très développées dans l'échantillon de la culture supérieure.

Je citerai encore les différences dans le port de la plante qu'on observe au bout de deux ans et même parfois au bout de la première année de culture. Au bout de ce temps, la plante transportée sur les hautes montagnes est déjà de taille plus petite avec ses rameaux bien plus rapprochés du sol. La figure 3 en offre un exemple; elle représente l'Alchémille (*Alchimilla vulgaris*) au bout de deux ans de culture. En P est reproduit le croquis de la moitié du pied originaire cultivée en plaine; en M, le croquis de l'autre moitié cultivée en montagne; ce dernier échantillon est figuré en M', à une taille moins réduite. On voit que les tiges qui correspondent aux tiges dressées de l'échantillon de plaine, rampent à la surface du sol, portant des rameaux de second ordre qui fleurissent sans s'élever beaucoup au-dessus de terre.

Enfin, parmi les quelques essais que j'ai faits avec des plantes de grande culture, je citerai la curieuse transformation obtenue avec le



FIG. 4. — TOPINAMBOUR (*Helianthus tuberosus*).

P, moitié du plant originaire cultivé en plaine; M, l'autre moitié cultivée dans la région alpine, représentée à la même échelle; M', la même, moins réduite.

Topinambour. La plante cultivée dans la région alpine de la chaîne du Mont-Blanc s'est adaptée au climat alpin dès la première saison, et elle était devenue si parfaitement méconnaissable, que j'avais marqué les pieds de Topinambour parmi les plantes ayant péri. Je me demandais ce que pouvait bien être cette rosette de feuilles très velues aplaties sur le sol (M', fig. 4), quand venant à examiner le sommet d'un grand pied de Topinambour dans la station intermédiaire de Chamonix, je crus remarquer dans le bourgeon terminal une disposition des

feuilles qui rappelait la rosette de la culture supérieure. Je remontai à l'Aiguille de la Tour, je détachai une feuille, et l'examen anatomique put me convaincre que j'avais bien réellement affaire aux pieds de Topinambour que j'avais plantés. Depuis, cette plante a donné plusieurs rosettes semblables, toujours très velues et appliquées sur le sol; mais ce qui est surtout remarquable, c'est l'adaptation presque immédiate dès la première saison.

Comme je l'ai dit plus haut, d'une manière générale, l'observation directe montre que les feuilles ont un vert plus intense dans la région alpine et les fleurs un éclat plus vif. Mais cela n'est vrai qu'en comparant entre eux des exemplaires *de la même espèce*. Telle plante alpine, dont la nature est d'avoir un feuillage clair, aura des feuilles moins vertes qu'une plante tout autre de la plaine à feuillage naturellement foncé; si la première existe dans la plaine, ses feuilles y sont plus claires encore que dans les Alpes; si la seconde existe dans la région alpine, ses feuilles y sont plus foncées encore que dans la plaine.

Il en est de même pour les fleurs. La Campanule barbue (*Campanula barbata*) a les fleurs d'une teinte très claire par rapport à celles de la Campanule à feuilles rondes (*Campanula rotundifolia*). On peut donc trouver, dans la région alpine supérieure, des fleurs de la première de ces Campanules qui ont une teinte moins foncée que les fleurs de la seconde espèce observées en plaine. Mais la teinte des corolles de Campanule barbue est plus intense aux hautes altitudes que celles de cette même plante aux basses altitudes. De même, la Campanule à feuilles rondes, qui est d'un bleu assez foncé dans la plaine, devient d'un bleu violacé et souvent presque noir dans la région alpine.

Malgré cela, et en ayant soin de limiter les observations à la même espèce, les comparaisons sont toujours difficiles à établir avec les échantillons naturels; les causes d'erreur peuvent tenir aux variations individuelles qui correspondent à des causes antérieures qu'on ne connaît pas, ou à la formation de telles ou telles races de la même espèce, et l'origine de ces races ou de ces variétés nous est inconnue. On n'obtient de résultats certains et concordants qu'en procédant encore par la méthode expérimentale, en comparant à ce point de vue les plants cultivés originaires d'un même pied.

Je vais citer quelques exemples de ces comparaisons.

Le Saxifrage Faux-Aizoon (*Saxifraga aizoides*) est une jolie plante qu'on trouve à des altitudes très variées dans les endroits humides des montagnes. Par des observations nombreuses, on peut remarquer que la teinte orangée des fleurs de cette plante est bien plus fréquente dans la région alpine que dans les basses vallées, où cette espèce se rencontre souvent encore et y fleurit avec des pétales d'un jaune assez

clair plus ou moins marqués de taches orangées. Toutefois, il existe certainement des races différentes de cet élégant Saxifrage, dont les unes peuvent se maintenir avec des fleurs moins foncées que les autres, et cela aux diverses altitudes.

J'ai voulu savoir si, pour un même pied de la plante, l'altitude ou mieux l'influence du climat de la région alpine est bien réellement un des facteurs importants du changement de coloration des fleurs. Dans ce but, j'ai séparé en deux une touffe de ce Saxifrage qui se trouvait aux environs de Chamonix, dans un endroit découvert. J'ai laissé en place la moitié de la touffe (à une altitude de 970 m.) et j'ai installé l'autre à la Para, sur la chaîne du Mont-Blanc, à plus de 1 600 mètres d'altitude, dans un endroit également découvert. J'ai comparé ensuite les deux échantillons au bout de quatre ans. Ceux de la culture supérieure avaient déjà des pétales et des étamines presque complètement orangés, tandis que les organes semblables de la plante originale étaient restés d'un jaune clair avec quelques taches oranges. Les feuilles avaient pris une teinte un peu plus foncée et étaient d'une plus grande épaisseur.

Une semblable expérience de culture, que j'ai répétée avec toutes les espèces mises en expérience et qui a toujours donné des différences dans le même sens, étant faite sur les mêmes pieds, et toutes conditions égales d'ailleurs, sauf le changement de climat, prouve donc que ce changement est l'un des facteurs principaux qui agit sur la coloration des fleurs.

Parmi les résultats les plus remarquables obtenus à ce sujet, je citerai les cultures comparées que j'ai faites de la Vulnéraire (*Anthyllis vulneraria*), à Cadéac et au col de la Paloume, dans les Pyrénées. Les échantillons, provenant du même pied pris en plaine, ont été plantés en même temps en 1885. Déjà en 1890, on pouvait noter que les plants de Vulnéraire soumis au climat alpin étaient devenus d'un jaune foncé mêlé de rose, tandis que celles des plantes cultivées plus bas, à Cadéac, étaient restées d'un jaune pâle comme ceux de la plaine. En 1893, la différence était tellement accentuée qu'on aurait cru voir deux espèces différentes en comparant ces plantes qu'on savait issues d'un même être. Les fleurs de la Vulnéraire du col de la Paloume étaient devenues pourprées, les feuilles avaient acquis une forme très différente et la plante était beaucoup plus velue. En somme, on peut presque dire que la plante, exposée pendant huit ans aux influences de la région alpine, avait acquis les caractères de la plante naturellement alpine connue sous le nom d'*Anthyllis Dillenii*.

L'influence du climat de la région alpine ne se fait pas sentir seulement par la modification des divers caractères extérieurs dont je viens de parler; elle a une action plus profonde sur le développement

et la nature des divers tissus de l'organisme et chaque élément de la structure subit plus ou moins ses effets.

Un grand nombre de ces modifications anatomiques qui se produisent aussi dans les divers organes de la plante soumise à ce climat des hautes montagnes intéressent seulement la botanique, et je n'en parlerai pas dans cet article. Mais, parmi ces transformations des tissus, il en est une que je tiens à signaler brièvement parce qu'elle touche directement à l'adaptation climatique, et parce qu'elle est en rapport avec d'importants changements qui se produisent dans les fonctions des végétaux.

Je veux parler des modifications de la structure des feuilles. Nous avons vu qu'une plante transportée dans la région alpine y acquiert des feuilles plus vertes et plus épaisses que celles qu'elle avait en plaine. L'anatomie permet de préciser mieux la signification de ces caractères. En coupant les feuilles en travers et en les examinant, à l'état frais, au microscope, on voit que la feuille de l'échantillon alpin a des cellules qui contiennent un plus grand nombre de grains verts de chlorophylle, cette substance qui joue un si grand rôle dans la nutrition des végétaux. Non seulement les grains verts sont plus nombreux, non seulement ils sont d'une couleur plus intense, mais les cellules qui les contiennent sont plus nombreuses et mieux disposées perpendiculairement à la surface de la feuille.

Considérons, par exemple, la figure 5. On voit, en M, la section de la feuille et l'échantillon soumis au climat alpin; en P, la section de la feuille comparable de l'échantillon laissé en plaine. On se rend compte facilement par la comparaison de ces coupes M et P des modifications qui se sont produites, dans la région alpine, à l'intérieur de la feuille. A l'épaisseur plus grande, se joint le développement de presque tous les éléments de la feuille perpendiculairement à sa surface (*p*, en M); comme on dit en botanique, tout le tissu tend à devenir *en palissade*.

Cette disposition spéciale des tissus de la feuille doit agir sur les fonctions physiologiques de la plante et en particulier sur les fonctions dites *chlorophylliennes* parce qu'elles n'ont lieu que lorsque les parties à chlorophylle, c'est-à-dire les parties vertes des plantes, sont exposées à la lumière. Ces fonctions sont principalement l'assimilation et la transpiration diurne. En effet, considérons par exemple les figures M et P (fig. 5). Si la même quantité de lumière est reçue normalement, dans les deux cas, pour les deux feuilles que représentent ces figures en coupe transversale, les rayons lumineux devront agir beaucoup plus dans un cas que dans l'autre. Dans la plante exposée au climat alpin et qui s'y est adaptée, la lumière traverse :

- 1° Une épaisseur plus considérable de tissus verts :
- 2° Des éléments mieux disposés perpendiculairement à la surface

de la feuille, c'est-à-dire présentant leur contenu dans la direction même des rayons lumineux ;

3° Des cellules qui contiennent chacune un plus grand nombre de grains de chlorophylle ;

4° Des grains de chlorophylle qui ont chacun une teinte plus intense.

J'ai prouvé par de nombreuses séries d'expériences physiologiques ¹, dont je n'ai pas à parler ici, qu'à cette modification de feuilles cor-

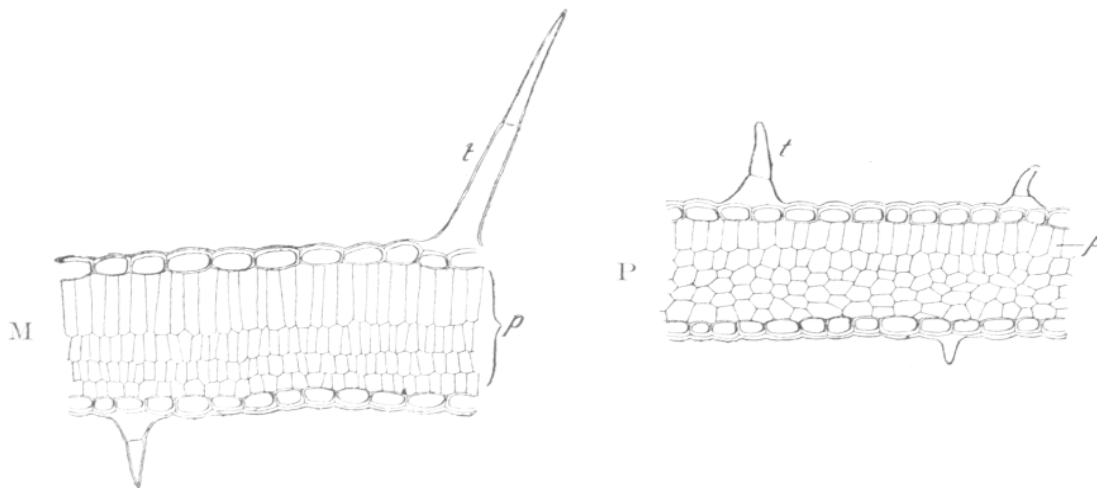


FIG. 5. — P, coupe en travers de la feuille de Germandrée (*Teucrium Scorodonia*), cultivée en plaine; M, coupe en travers de la feuille comparable d'une partie de la même plante, cultivée dans la région alpine; p, tissu en palissade.

respond effectivement un changement dans les fonctions d'assimilation et de transpiration diurne. La quantité d'acide carbonique de l'air décomposée par la plante pour sa nutrition et la quantité de vapeur d'eau émise sont notablement plus grandes pour la plante des cultures supérieures. A égalité de surface et dans les mêmes conditions extérieures, les feuilles des plantes cultivées dans la région alpine assimilent toujours plus et transpirent toujours plus dans la journée que celles de l'échantillon de plaine.

En outre, tout ce qui dépend directement ou indirectement de cette nutrition chlorophyllienne de la plante se trouve augmenté, par exemple : la production des essences, de la résine, des réserves alimentaires, des pigments colorés des fleurs. L'influence d'une accumulation plus grande de nourriture se fait même sentir dans les graines. C'est ainsi que si l'on récolte des graines de plantes alpines et des mêmes plantes cultivées en plaine, celles des premières, placées dans les mêmes conditions que les graines des secondes germent plus tôt et donnent une plante à développement plus rapide.

Le résultat de mes recherches a été confirmé au point de vue de

1. *Annales des sciences naturelles, Bot.*, 7^e série, t. XX, p. 329 et suivantes.

la structure des feuilles par M. Wagner, qui a procédé d'une tout autre manière et en s'adressant à d'autres plantes¹. M. Wagner ne fait pas de cultures comparées, mais il se propose d'étudier d'une manière générale la structure des feuilles des plantes exclusivement alpines et de la comparer à celle des feuilles des plantes de plaine, quels que soient leurs espèces, leurs genres ou leurs familles. Cet auteur a vérifié, par de simples observations et par des études anatomiques très soignées, que les feuilles des plantes qu'on ne trouve que dans la région alpine montrent par rapport aux feuilles des plantes de plaine une plus grande adaptation de structure aux fonctions chorophylliennes.

Les études qui précèdent mettent en évidence des modifications spéciales de la forme des plantes, de leur structure et de leurs fonctions sous l'influence du climat des hautes montagnes. Mais ce mot *climat* exprime seulement la résultante de plusieurs effets distincts. On peut se demander à quelle cause on doit attribuer les différences observées.

Si l'on examine deux parties comparables de deux plantes, issues du même être originaire, l'une ayant poussé dans la région alpine et l'autre dans la plaine, on sait que la partie considérée de l'échantillon alpin s'est différenciée :

- 1° A un éclaircissement plus intense;
- 2° Dans un air plus sec;
- 3° A une température plus basse.

Il y a encore d'autres différences connues entre les conditions physiques du climat des hautes montagnes et celles du climat des plaines : telles sont la diminution de la densité de l'air et l'humidité plus grande du sol. Par des expériences faites au Pic du Midi, dans les Pyrénées, M. Müntz a montré que la première de ces influences n'avait pas d'importance au point de vue de l'assimilation des plantes. Quant à la seconde, des mesures du contenu du sol en eau m'ont fait voir qu'elle avait été éliminée autant que possible dans mes cultures.

Restent donc à examiner successivement, et en les isolant des autres conditions, les trois différences dans le milieu physique que je viens de signaler plus haut, et qui paraissent les plus importantes.

M. Léon Dufour² a étudié expérimentalement l'influence de l'éclaircissement sur la structure des plantes. Il a trouvé que, toutes les autres conditions restant les mêmes, les feuilles développées à un éclaircissement plus intense présentent une teinte verte plus foncée, une épais-

1. A. Wagner, *Zur Kenntniss des Blatthaues der Alpenpflanzen und dessen biologische Bedeutung* (Sitzungsber. Kais. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-Naturw. Classe Band II. Abth. I, 1892).

2. L. Dufour: Influence de la lumière sur la forme et la structure des feuilles. (*Ann. sc. nat. Bot.* 7^e série, 1887).

seur plus grande, des grains de chlorophylle plus abondants et des tissus mieux disposés pour l'assimilation.

M. Généau de Lamarlière¹, reprenant la même question au point de vue des fonctions des végétaux, a trouvé que, toutes les autres conditions restant les mêmes, les feuilles développées à un éclaircissement plus intense assimilent plus et transpirent plus à la lumière.

Cette double série de recherches, dont les conclusions ont été vérifiées par moi avec les plantes même qui avaient servi aux cultures alpines, montre que l'éclaircissement est une des causes de modifications les plus importantes des feuilles sous l'action du climat alpin. On peut donc dire que l'adaptation des feuilles des plantes alpines est due, pour une large part, à l'éclaircissement plus intense des hautes altitudes.

J'ai d'ailleurs vérifié ces résultats par une autre méthode. Dans le laboratoire que j'ai établi au Pavillon d'électricité des Halles centrales, j'ai soumis plusieurs des espèces étudiées à des éclaircissements électriques de diverses intensités. Toutes les autres conditions restant les mêmes, les différences dans la structure et dans les fonctions se sont produites dans le même sens.

Tels sont les résultats relatifs à la lumière; voyons maintenant quelle peut être l'influence de l'air plus sec de la région alpine.

M. Lothelier² a étudié expérimentalement l'influence de la sécheresse sur la structure des plantes. L'auteur conclut de ses recherches que, toute autre condition étant égale d'ailleurs, les feuilles développées dans un air plus sec sont plus épaisses et ont une structure mieux disposée pour les fonctions chlorophylliennes.

J'ai vérifié ces conclusions pour les plantes de mes cultures et j'y ai ajouté ce résultat qu'à égalité de surface les feuilles développées dans un air plus sec assimilent et transpirent plus à la lumière.

Ainsi donc, l'air sec agit dans le même sens que l'éclaircissement plus grand, mais cet effet est beaucoup moins intense.

Les différences énoncées à propos des deux causes précédentes coïncident exactement avec l'adaptation des feuilles au climat alpin, mais elles n'expliquent pas d'autres modifications que nous avons constatées. Une autre cause doit donc intervenir pour amener une moindre grandeur des feuilles, un développement réduit des parties de la plante qui se développent dans l'air, enfin, l'aplatissement de la plante sur le sol.

Cette cause dominante, c'est évidemment la troisième de celles que j'ai énoncées plus haut, à savoir la température plus basse des hautes altitudes.

1. G. de Lamarlière: Recherches physiologiques sur les feuilles développées à l'ombre et au soleil (*Revue générale de botanique*, t. IV, p. 481 et 529).

2. Lothelier (*Revue générale de botanique*, t. V, p. 518, 1893).

L'influence du froid dans la région alpine peut être purement physique ou même mécanique. Ainsi, dans mes cultures, j'ai suivi de près les plantes se développant pendant les premières saisons de leur établissement dans la zone élevée des montagnes. On peut faire de la sorte des observations très intéressantes au point de vue qui nous occupe en ce moment. Tout d'abord, lorsqu'il tombe une forte couche de neige en été, les branches sont ramenées sur le sol par le poids de la neige et ne se relèvent pas ensuite à la même hauteur que précédemment quand la neige a disparu. D'autre part, les plantes venues de la plaine, commencent, dès la première année, par s'élever au-dessus du sol bien plus haut que toutes les plantes alpines; mais quand arrive une nuit trop froide, toute la partie supérieure de la tige et des branches d'en haut sont gelées. Alors, la plante allonge ses rameaux inférieurs qui sont plus rapprochés du sol. Des thermomètres enregistreurs, placés la nuit à diverses hauteurs au-dessus du sol, montrent que les différences de température sont parfois très accentuées entre la couche d'air située à un mètre du sol par exemple et celle qui touche le sol même.

Il résulte de ces faits que le froid plus intense à une certaine distance du sol et le poids des couches de neige qui tombent sur les plantes de la région alpine pendant la saison, seraient des causes suffisantes pour expliquer à elles seules le *nanisme* des plantes alpines.

L'ensemble de toutes les expériences et de toutes les observations qui viennent d'être mentionnées permet donc, en somme, de donner une réponse satisfaisante à cette question posée au début : de quelle manière une plante de la région alpine qui doit se développer pendant la saison très courte où le sol n'est pas recouvert de neige peut-elle accomplir une évolution complète et accumuler des réserves relativement considérables ?

C'est en différenciant le tissu des feuilles de façon à augmenter par unité de surface l'intensité de ses fonctions de nutrition dans l'air et à la lumière. Il s'établit ainsi une sorte de compensation entre le faible développement des parties aériennes des plantes alpines, qui est causé par la température plus basse, et leur nutrition plus intense, causée par l'air plus sec et surtout par la lumière plus forte.

Examinons maintenant quelles sont les principales applications des résultats que je viens d'énoncer à la géographie botanique.

Il faut d'abord faire ressortir, en premier lieu, que les causes qui agissent sur la forme des plantes agissent aussi sur leur distribution. En effet, s'il est vrai qu'un assez grand nombre d'espèces de plaine peuvent s'adapter au climat alpin, il en est un bien plus grand

nombre qui périraient si on les transportait brusquement dans la région alpine. S'il est vrai qu'un certain nombre de plantes prises dans la région alpine peuvent s'adapter inversement au climat des plaines, il en est aussi un bien plus grand nombre qui périraient si on les transportait brusquement dans la plaine. Il y a, pour la plupart des espèces, des limites entre lesquelles il faut qu'elles soient placées pour pouvoir vivre et se perpétuer. Plus ces limites seront étroites, plus l'espèce sera caractéristique en géographie botanique.

Or, de toutes les causes examinées, on sait que ce qui règle ces

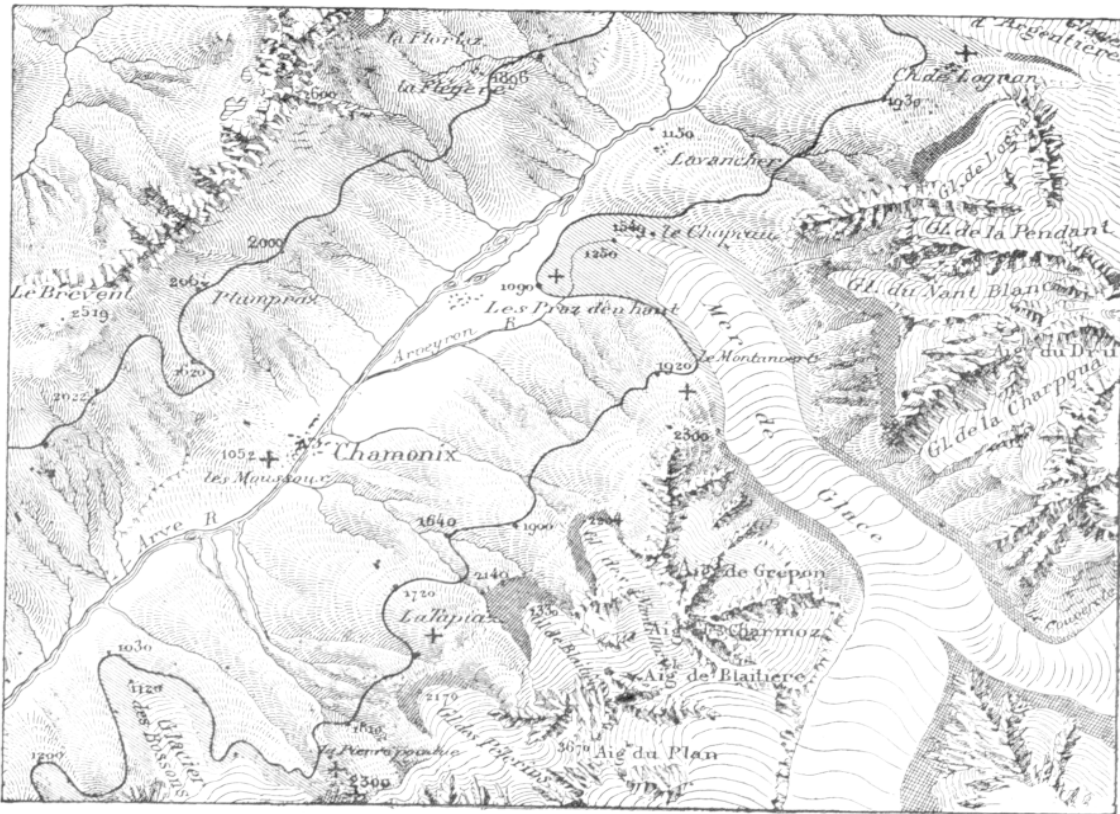


FIG. 6. — CARTE D'UNE PARTIE DE LA VALLÉE DE CHAMONIX.

La limite intérieure de la région alpine est indiquée par un trait continu. Les croix sont placées aux endroits où ont été faites des cultures expérimentales. Les parties grisées indiquent les flores des moraines : inférieures en traits parallèles, supérieures en traits croisés.

limites d'extension, c'est surtout la troisième de celles qui ont été citées plus haut, c'est-à-dire la température.

Il n'est pas besoin de dire que les limites d'extension des plantes dans les montagnes ne sont pas réglées par l'altitude absolue. On trouvera bien souvent, au fond d'une vallée secondaire exposée au nord, où les neiges persistent bien plus longtemps, des espèces alpines à une limite inférieure qui se relève de cinq à six cents mètres, par exemple, sur une arête exposée au sud et séparant deux vallées secondaires de la même chaîne de montagnes.

Si donc, il se produit un certain « balancement organique » entre la rigueur du climat et la forme, la structure ou la fonction des plantes, ces modifications se produiront seulement là où existe le climat rigoureux. Ce n'est donc ni l'altitude, ni l'éclairement, ni l'air sec, qui régleront d'une manière générale les limites de la région alpine ; c'est surtout la température, ou mieux, comme l'a le premier mis en évidence Alphonse de Candolle, la somme des températures utiles.

Une preuve en est donnée par l'étude de la limitation des plantes

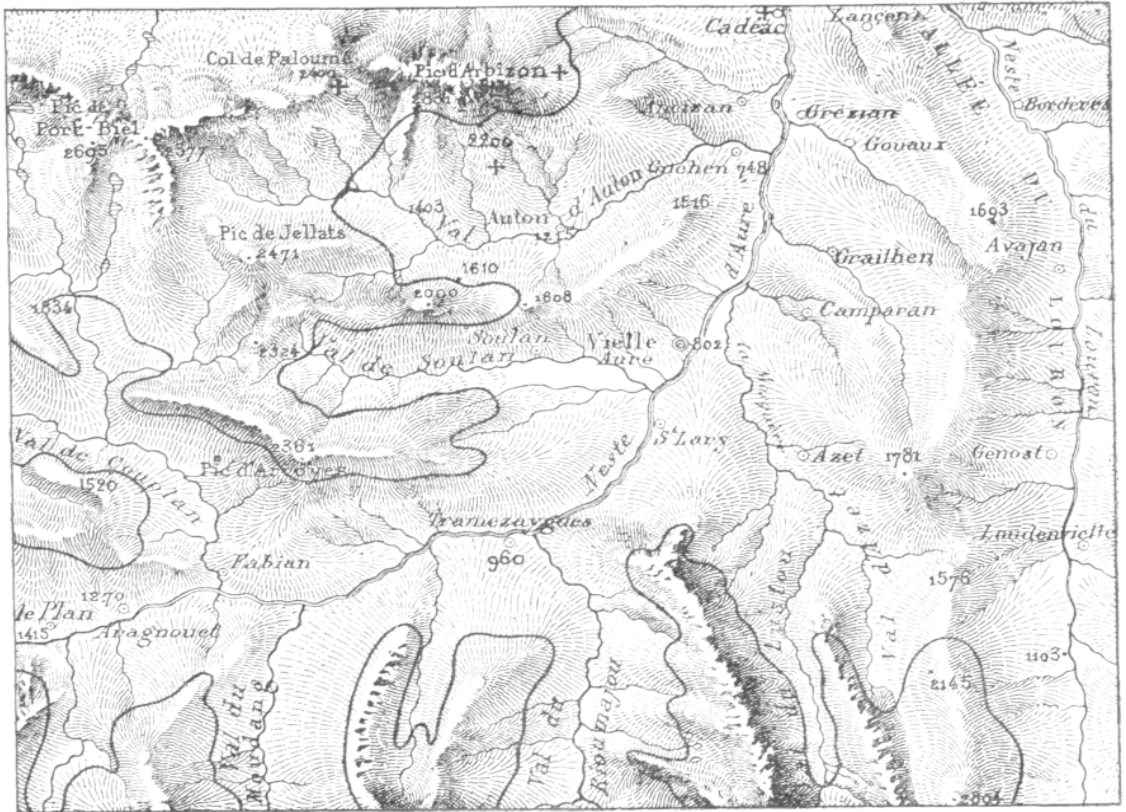


FIG. 7. — CARTE D'UNE PARTIE DE LA VALLEE D'AURE (HAUTES-PYRÉNÉES).

La limite inférieure de la région alpine est indiquée par un trait continu. Les croix sont placées aux endroits où ont été faites des cultures expérimentales.

alpines caractéristiques dans un point quelconque d'une chaîne de montagnes.

Les figures 6 et 7 montrent les limites de la région alpine dans deux contrées quelconques des Alpes ou des Pyrénées. On voit, en examinant ces fragments de cartes, que la limite inférieure de la région alpine s'abaisse dans les hautes vallées qui se rattachent au groupe principal des montagnes, se relève sur les arêtes qui les séparent, et se trouve, d'une manière générale, à de plus hautes altitudes sur les versants sud que sur les versants nord.

En étudiant les lignes de fonte des neiges au printemps, j'ai fait remarquer que ces lignes coïncident successivement, à très peu d'exceptions près, avec chacune des lignes d'extension des diverses espèces alpines. Sur un même massif de montagnes, ces limites d'extension peuvent être plus rapprochées les unes des autres sur certaines pentes, plus écartées sur des pentes différemment exposées, mais elles ne se croisent presque jamais.

Nous n'avons parlé jusqu'à présent que de l'influence actuelle des conditions physiques de la région alpine sur la forme et la distribution des végétaux; mais en géographie botanique, il faut encore tenir compte de deux autres groupes importants de facteurs, ceux qui proviennent des causes antérieures, ceux qui résultent de la lutte des espèces entre elles.

Pour donner un exemple de l'application de ces diverses considérations à la répartition des plantes dans les montagnes, je vais comparer rapidement la région alpine des Alpes françaises à la région alpine des Pyrénées.

On peut d'abord chercher les caractères communs qui permettent de désigner sous le même nom cette région des deux chaînes de montagnes. Ces caractères de répartition seront déterminés par la présence de plantes qui sont à la fois situées exclusivement au-dessus de la région des forêts ou plus généralement au-dessus de la région subalpine et qui sont communes aux Alpes et aux Pyrénées. Ce seraient par exemple les suivantes :

Anemone alpina, *Cardamine resedifolia*, *Silene acaulis*, *Trifolium alpinum*, *Dryas octopetala*, *Alchemilla alpina*, *Cotoneaster alpina*, *Saxifraga oppositifolia*, *Lonicera alpigena*, *Homogyne alpina*, *Erigeron uniflorus*, *Vaccinium uliginosum*, *Primula farinosa*, *Androsace pubescens*, *Pedicularis verticillata*, *Plantago alpina*, *Nigritella angustifolia*, *Juncus trifidus*, *Luzula spicata*, *Carex sempervirens*, *Festuca Halleri*, *Poa alpina*, *Oreochloa disticha*, *Juniperus nana* et *Allosorus crispus*.

L'abondance de ces espèces caractéristiques et de quelques autres dans toute cette zone supérieure des Alpes et des Pyrénées suffit pour donner un aspect assez uniforme à la région alpine des deux chaînes de montagnes. Toutefois, il n'y a pas identité dans la distribution relative de toutes les espèces, d'une part dans les Alpes, d'autre part dans les Pyrénées.

En outre, à côté des espèces qui sont communes aux deux massifs, comme celles que je viens de citer, il y en a qui sont au contraire très différentes. Il existe de nombreuses plantes de la région alpine qu'on trouve dans les Alpes et qui manquent dans les Pyrénées, ou inversement. Certaines de ces plantes peuvent même être considérées

comme se remplaçant dans les deux chaînes de montagnes. On peut, par exemple, citer les suivantes :

ALPES :

Viola calcarata.
Geranium argenteum.
Potentilla nitida.
Galium helveticum.
Senecio gallicus.
Cirsium spinosissimum.
Gentiana bavarica.
Pedicularis incarnata.
Rumex arifolius.
Bulbocodium vernum.
Lilium croceum.
Carex pauciflora.

PYRÉNÉES :

Viola cornuta.
Geranium pratense.
Potentilla alchimilloïdes.
Galium cæspitosum.
Senecio adonidifolius.
Carduus carlinoides.
Gentiana pyrenaica.
Pedicularis comosa.
Rumex amplexicaulis.
Merendera bulbocodium.
Lilium pyrenaicum.
Carex pyrenaica.

Ce ne sont pas les faibles différences dans les conditions physiques des Alpes ou des Pyrénées qui peuvent être la cause de ces variations. En effet, à des altitudes où la somme des températures utiles est sensiblement la même, les modifications des plantes se sont produites d'une manière tout à fait analogue dans mes cultures des Alpes et dans mes cultures des Pyrénées.

Pour se rendre compte de l'effet de la lutte pour l'existence entre les espèces déjà établies et celles qui viendraient s'introduire au milieu d'elles, on peut se demander si des graines de plantes transportées de l'une des chaînes dans l'autre installeront facilement de nouvelles espèces.

J'ai fait quelques expériences qui donnent une réponse négative à cette question. J'ai essayé en plusieurs points des Alpes de naturaliser par semis, sans toucher au sol, des plantes spéciales aux Pyrénées et qui y poussent dans des endroits analogues à ceux où les semis étaient faits. J'ai essayé réciproquement de semer, en certains points de la chaîne des Pyrénées, des plantes similaires spéciales aux Alpes. Ni dans l'un, ni dans l'autre cas, les quelques plantes qui ont germé ou même fleuri n'ont pu prendre, en plus de dix années, d'extension sérieuse. Elles étaient toutes refoulées par la végétation déjà établie et la naturalisation d'aucune d'elles ne semble certaine.

Ainsi donc, quand bien même des graines, dans le milieu actuel, tomberaient à la fois sur les deux chaînes de montagnes, elles auraient à compter avec la lutte qui s'établirait entre elles et les espèces déjà établies. On peut prévoir que le plus grand nombre succomberaient.

A l'époque glaciaire, les plantes des Pyrénées et les plantes des Alpes ont été refoulées dans les plaines où elles se sont mêlées entre elles sur une grande surface. Cette jonction et les conditions actuelles presque identiques peuvent expliquer les similitudes qu'on observe

entre les deux flores : mais ce ne serait qu'à l'histoire différente de la lutte pour l'existence dans les Alpes et dans les Pyrénées qu'on pourrait assumer la cause des différences. On comprend facilement, en effet, que les espèces qui avaient été repoussées en dehors de l'extension des glaces, ont remonté peu à peu sur ces montagnes corrodées par les érosions glaciaires, en se trouvant, de part et d'autre, dans des conditions dissemblables pour la concurrence vitale.

En consultant les documents paléontologiques, on reconnaît d'ailleurs que les formes végétales ont bien peu varié depuis l'époque glaciaire ; c'est surtout leur distribution qui a été profondément modifiée.

Enfin, si l'on veut remonter plus haut dans le passé et se demander quelle est l'origine des espèces rigoureusement localisées dans le climat alpin, on ne peut faire que des hypothèses basées sur les expériences dont il a été question dans la première partie de cet article.

Parmi les plantes qui supportent le changement de climat, de la plaine à la haute montagne ou inversement, il en est qui se modifient presque complètement dès la première année, d'autres qui, au contraire, au bout de dix années, n'ont subi qu'un commencement de transformation. Il y a donc tous les degrés de plasticité possible, suivant les espèces auxquelles on s'adresse.

On peut très bien concevoir, dès lors, que d'autres espèces encore ont dû exiger un temps beaucoup plus considérable pour s'adapter au climat alpin. On est en droit de supposer qu'elles se sont élevées peu à peu sur les montagnes pour constituer, à la longue, les espèces purement alpines.

GASTON BONNIER.

Professeur à la Faculté des Sciences de Paris.