

CONSTITUTION
DANS LE RÈGNE VÉGÉTAL
DE
GROUPES PHYSIOLOGIQUES
APPLICABLES
A LA GÉOGRAPHIE BOTANIQUE ANCIENNE ET MODERNE
PAR
M. ALPHONSE DE CANDOLLE.

Jusqu'à présent on a associé les végétaux d'après leurs caractères botaniques, c'est-à-dire leurs formes et le développement de ces formes, ou d'après leur distribution géographique. Le premier mode conduit aux classes, familles, genres, espèces; le second aux flores actuelles ou antérieures.

Ni l'un ni l'autre de ces deux systèmes ne s'adapte d'une manière satisfaisante à l'étude de la géographie botanique ancienne.

Les formes ont changé d'une époque à l'autre. Certains genres ont cessé d'exister, d'autres ont paru, et dans deux époques géologiques, même successives, le nombre et l'assortiment des espèces analogues ayant changé, il ne faudrait pas les associer de la même manière pour obtenir des genres vraiment naturels. Plus on découvrira d'anciennes formes fossiles — et assurément il en a existé des millions — plus nos cadres de classification seront jugés insuffisants. Les transitions embarrasseront tous les jours davantage, sans parler de l'incon-

AUG 7 - 1923

vénient de réunir en genres et familles des formes qui ont été des états successifs, du moins selon la théorie très-ancienne que tout être organisé est venu d'un être organisé antérieur, rapprochée du fait, aujourd'hui certain, de l'augmentation dans le nombre des formes depuis les premiers temps géologiques.

Le groupement par pays est déplorable quand on multiplie les flores ou régions. Toutes les tentatives faites dans ce sens ont montré que les terres et les climats sont juxtaposés et même enchevêtrés de telle manière qu'il existe fort peu de régions vraiment distinctes. Il faut recourir à de grandes divisions du globe pour ne pas tomber dans un dédale inextricable. Je conviens que les flores intertropicales d'Asie, Australie, Afrique et Amérique, ensuite celles des régions hors des tropiques dans l'ancien et le nouveau monde et dans chaque hémisphère, sont des associations à la fois géographiques et botaniques ayant un certain degré d'unité. Ces grands groupes ont été recommandés par M. Bentham dans un de ses excellents discours à la Société linnéenne de Londres, et il a rappelé que plusieurs zoologistes ont proposé des groupes analogues très-vastes, pour la géographie zoologique¹. Dans toute classification les grands groupes ont l'avantage de présenter moins de transitions que les petits, la ligne qui sert de frontière étant d'une importance moindre quand la surface générale est plus étendue. Mais la réalité des groupes géographiques, d'animaux et de végétaux, repose sur deux causes qui ont amené l'état actuel des faits : la distribution antérieure des êtres et les conditions physiques actuelles. Ces causes ont varié. Tel groupe maintenant isolé était naguère en contact avec un

¹ *Address*, 1869.

autre. Tel climat existe aujourd'hui dans une région qui régnait jadis ailleurs. Les distinctions les plus acceptables pour nos flores actuelles ne conviennent plus pour d'autres temps, même quelquefois pour des temps assez rapprochés. Ainsi, la végétation des bords de la mer Méditerranée, s'étendait jusqu'à Paris au commencement de l'époque actuelle, et la flore arctico-alpine, divisée aujourd'hui entre les régions polaires et les sommités de nos montagnes d'Europe, régnait dans les plaines pendant la grande extension des glaciers, après avoir été, une fois déjà, distribuée comme elle l'est à présent. La végétation des États-Unis méridionaux s'est promenée du 35^{me} au 60^{me} degré de latitude, et la flore intertropicale s'est avancée au commencement de l'époque tertiaire jusqu'à Londres. Les groupes géographico-botaniques actuels ne conviennent donc pas à l'étude de l'histoire des végétaux. Ils perdent leur sens et leur valeur à mesure qu'on envisage une époque plus éloignée de la nôtre.

Les désignations tirées de la géologie ne seraient pas meilleures. Ainsi on pourrait appeler la flore méditerranéenne pliocène, parce qu'elle ressemble singulièrement à celle des couches pliocènes du midi de la France et du nord de l'Italie avant l'invasion glaciaire, mais une flore analogue a été retrouvée dans le miocène, à Dantzig et au Spitzberg, répondant à une époque où le climat de ces régions était moins froid qu'à présent. Les agglomérations de végétaux ont suivi des climats qui ont changé de place. Elles n'ont pas été propres à chaque formation contemporaine.

Je me suis demandé, par ce motif, si des groupes fondés sur les propriétés physiologiques des plantes à l'égard des conditions extérieures, n'auraient pas de l'avantage.

Et d'abord existent-ils ? Sont-ils différents des groupes basés sur les formes ou sur la distribution géographique ? Enfin, sont-ils, je ne dirai pas permanents, car rien ne l'est ; mais sont-ils de quelque durée, au milieu des changements de formes et de circonstances environnantes ? C'est ce que nous allons examiner.

§ 1. *Groupes physiologiques proposés.*

Lorsqu'on fait attention à la manière de se comporter des plantes, à l'égard de la chaleur et de l'humidité, on reconnaît aisément cinq grandes catégories qui s'accordent à peu près avec des divisions géographiques, et dont quatre se trouvent répétées dans les deux hémisphères. Il y a de plus une sixième catégorie, mais elle ne concerne qu'un petit nombre de plantes tellement exceptionnelles que j'en parlerai brièvement.

La première catégorie est celle des nombreuses espèces qui ont besoin pour vivre d'une forte chaleur et de beaucoup d'humidité. Je les appellerai *Mégathermes*, pour ne pas proposer le mot *Hydromégatherme*, qui est trop long, mais aurait été meilleur. Ce sont les plantes qui existent aujourd'hui entre les tropiques, dans les plaines, et quelquefois jusque vers le 30^{me} degré de latitude, dans des vallées chaudes et humides. La température moyenne de ces régions ne descend pas au-dessous de 20° C. et les pluies n'y font jamais défaut. Les prédécesseurs de ces végétaux mégathermes, sous des formes ou identiques ou analogues, ont été bien plus répandus. A une époque très-ancienne ils ont dû exister dans toutes les parties de la terre, mais depuis le commencement de l'époque tertiaire ils se sont concentrés dans une zone qui s'est de plus en plus rapprochée de l'équatoriale. Au point de vue

des caractères botaniques, ces plantes sont extrêmement variées. Leurs espèces diffèrent presque toujours de l'Asie à l'Afrique et l'Amérique et leur nombre est très-considérable dans chacune de ces divisions actuelles des pays intertropicaux. Au point de vue des organes de la végétation, qui constituent seulement une partie des caractères botaniques, il y a plus d'uniformité. Nos mégathermes, en effet, sont souvent des plantes ligneuses ou des lianes, à feuilles persistantes et étalées. Elles présentent peu de plantes herbacées, surtout peu d'annuelles, et dans les forêts, qui sont composées d'espèces diverses, généralement mêlées, on remarque une grande quantité d'épiphytes. Les familles les plus caractéristiques sont les Anonacées, Ménispermacées, Byttneriacées, Ternstroëmiacées, Guttifères, Sapindacées, Diptérocarpées, Sapotacées, Apocinées, Aristolochiacées, Bégoniacées, Pipéracées, Myrsinacées, etc., mais les familles qui s'y trouvent représentées par un très-grand nombre d'espèces, comme les Légumineuses, Rubiacées, Euphorbiacées, Orchidées, etc., existent aussi dans d'autres catégories de végétaux, les formes étant assez peu concordantes avec les qualités physiologiques, ainsi que nous le verrons en développant le sujet.

Une seconde catégorie de plantes exige beaucoup de chaleur, comme les mégathermes, mais en même temps de la sécheresse. Je les appellerai *Xérophiles* (aimant la sécheresse). Elles existent, à notre époque, dans les régions chaudes et sèches situées entre les 20 ou 25^{me} et 30 ou 35^{me} degrés de latitude suivant les pays, d'un côté et d'autre de l'équateur, c'est-à-dire dans la zone desséchée qui s'étend de Californie et du Texas au plateau mexicain, du Sénégal à l'Arabie et l'Indus, dans presque

toute l'Australie, au Cap et dans les parties sèches de la Plata, du Chili, du Pérou et de la chaîne des Andes. Les xérophiles se trouvent aussi dans les localités sèches du Brésil, de la région méditerranéenne, de l'Inde, de la Chine, etc. Elles sont plus dispersées maintenant que les mégathermes. Elles renferment une masse considérable de Composées, et des proportions notables de Labiées, Borraginées, Liliacées, Palmiers, Myrtacées, Asclépiadées, Euphorbiacées, etc. Leurs familles les plus caractéristiques sont les Zygophyllées, Cactacées, Ficoïdes, Cycadées, et Protéacées. Sous le rapport des organes de la végétation, il faut noter peu de grands arbres, peu de plantes annuelles, mais beaucoup d'espèces vivaces ou arbrisseaux à souches épaisses, à racines ou bulbeuses ou pivotantes ou profondes, qui permettent de résister à la sécheresse. Les plantes grasses abondent (Cactacées en Amérique, Euphorbiacées en Afrique, Ficoïdes au Cap). Il y a beaucoup d'arbustes épineux, roides ou trapus. Les feuilles sont souvent étroites, fermes, grisâtres; elles sont persistantes, ou elles tombent, presque toujours dans la saison la plus sèche. L'aspect de la végétation est maigre.

Les causes qui déterminent une grande sécheresse en dehors de la zone des pluies intertropicales ne sont pas particulières à notre époque, mais la distribution des mers et l'élévation de certaines contrées ayant varié, la sécheresse a probablement varié aussi, et les xérophiles ont pu changer alors d'habitations. La chaîne des Andes, qui est maintenant un de leurs centres, n'est pas, géologiquement parlant, très-ancienne; les plateaux du Mexique, de la Perse n'ont peut-être pas été toujours aussi secs; le désert du Sahara était, il n'y a pas longtemps, une mer dont les rives devaient être assez humides. Malheureusement, la pa-

léontologie des contrées où sont nos xérophiles actuelles est fort peu connue, et si ces plantes ont changé d'habitation nous n'avons pas encore les documents qui permettraient de le constater. A défaut de plantes fossiles du Sénégal ou d'Arabie, nous pouvons remarquer l'extension moderne des xérophiles dans la région de la mer Méditerranée. Les espèces de cette région qui deviennent rares ou qui s'éteignent, sont de la nature de celles qui craignent la sécheresse, et leurs remplaçants s'accommodent au contraire d'un climat sec ¹.

Une troisième grande catégorie de plantes exige une chaleur modérée, c'est-à-dire de 15 à 20° C. de moyenne annuelle, avec une dose modérée aussi d'humidité. Je les nommerai *Mésothermes*. Elles constituent aujourd'hui la masse des espèces autour de la mer Méditerranée, dans les parties septentrionales et peu élevées de l'Inde, de la Chine et du Japon, de la Californie, des États-Unis méridionaux, des îles Açores et Madère, en excluant toujours les montagnes de ces divers pays; enfin des plaines ou vallées basses de l'hémisphère austral, au Chili, à Montevideo, en Tasmanie, à la Nouvelle-Zélande. On les retrouve sur la pente des montagnes, entre les tropiques, mais à une faible élévation.

Les mésothermes sont remarquables par l'abondance des espèces ligneuses à feuillage persistant, des espèces annuelles ou bisannuelles, et par une diversité de familles, genres et espèces presque aussi grande que celle des mégathermes. Les familles caractéristiques sont surtout

¹ Voir *Caruel*, Di alcuni cambiamenti nella flora toscana in questi ultimi tre secoli, in-8°; Milano, 1867; et *de Saporta*, La flore des tufs quaternaires en Provence, in-8°; Aix, 1867., et *Études sur la végétation du sud-est*, avec les suppléments

les Laurinées, Juglandées, Ébénacées, Myricées, Magnoliacées, Acérinées, Hippocastanées, Campanulacées, Cistinéés, Philadelphées, Hypericinées, etc., avec un grand nombre de Légumineuses, Composées, Cupulifères, Labiées, Crucifères, et autres familles qui ont des habitudes physiologiques variées.

La nombreuse catégorie des mésothermes a existé, sous des formes analogues, dans les premiers temps de l'époque tertiaire, jusqu'au Spitzberg, d'après les fossiles étudiés par M. Heer. On l'a retrouvée aussi dans quelques gisements fossiles de l'Amérique septentrionale, et il est à peu près démontré que les flores actuelles des États-Unis méridionaux et du Japon se sont rapprochées une fois dans le nord, sous l'empire de climats tempérés, selon l'hypothèse émise, en 1859, par M. Asa Gray¹.

Les mésothermes étaient mêlées avec des mégathermes dans l'Europe méridionale lors des dépôts miocènes et pliocènes, comme elles le sont à présent avec les xérophiles dans la région méditerranéenne, au Chili et ailleurs. Elles ont changé de répartition géographique plus que les mégathermes.

On pourrait subdiviser les mésothermes en raison de ce que les unes redoutent le froid, d'autres la sécheresse et d'autres encore le défaut de chaleur en été; mais ces détails, très-importants pour la limite de chaque espèce, risqueraient de nous faire perdre de vue l'ensemble.

Notons en passant que l'analogie actuelle des flores du Japon, du midi des États-Unis, de Madère et de la région méditerranéenne a frappé tous les botanistes, que cette ressemblance ait été plus grande encore avant notre époque, et qu'il serait cependant difficile de parler de ce

¹ On the botany of Japan : in-4°.

groupe si naturel de végétaux en l'appelant *japonico-virginico-maderensi-méditerranéen*. Un terme général, indépendant des pays et des migrations antérieures, comme celui de *mésotherme*, est évidemment plus commode.

La quatrième catégorie est celle des plantes de climats tempérés ayant des moyennes annuelles de 14 à 0° C. Je les désignerai sous le nom de *Microthermes*. Leur caractère principal est, en effet, de demander peu de chaleur en été et de redouter médiocrement les froids de l'hiver. Ce sont les espèces de nos plaines d'Europe depuis les Cévennes et les Alpes jusqu'au Cap nord, celles d'Asie entre le Caucase ou l'Himalaya et le 65^{me} degré environ, de l'Amérique septentrionale entre les 38 ou 40° et les 60 à 65° et dans l'autre hémisphère, les plantes du Chili méridional jusqu'au cap Horn, des îles Malouines, Kerguelen, Campbell, ainsi que des montagnes de la Nouvelle-Zélande, à une certaine élévation. Dans cet hémisphère la distinction d'avec les mésothermes est peu conforme aux divisions géographiques, grâce à l'uniformité des saisons. C'est, du reste, ce qui se voit aussi, par la même cause, en Irlande, dans le sud-ouest de la France et en Californie.

Il est inutile de rappeler les familles les plus abondantes de nos flores tempérées. Elles ne sont pas caractéristiques, dans ce sens qu'elles existent aussi ailleurs. Les genres eux-mêmes sont peu caractéristiques. Ainsi, nos forêts sont composées de pins, sapins, chênes, érables, etc., mais des espèces analogues de ces genres se trouvent aussi au Japon, en Californie, en Virginie, dans la région méditerranéenne et appartiennent aux mésothermes. Il y a même des chênes mégathermes à Java et aux Philippines. C'est plutôt l'absence de formes ordinairement mésothermes et surtout mégathermes ou xérophiles, qui distingue nos flores.

Quant à l'apparence fondée sur les organes de la végétation, les microthermes se composent surtout de plantes herbacées vivaces et de plantes ligneuses à feuilles caduques, ou de Conifères. Leurs forêts sont ordinairement constituées par une seule espèce principale, soit essence.

La place actuelle des microthermes a été occupée jadis, dans notre hémisphère, par des mésothermes et même des mégathermes. Ensuite, quand elles étaient déjà distribuées comme à présent, avec les mêmes formes spécifiques, elles ont été chassées par l'invasion glaciaire. Enfin, elles sont revenues dans la zone où nous les voyons. Ces migrations justifient l'emploi d'un mot tel que microthermes, au lieu de l'expression de flore euro-péo-américaine, qui, d'ailleurs, ne s'appliquerait pas à d'autres contrées d'une végétation analogue.

Le cinquième groupe physiologique est celui des plantes aujourd'hui arctiques ou antarctiques, qui sont distribuées aussi sur les hauteurs des montagnes des régions tempérées. Ce sont les plantes qui se contentent de la plus petite chaleur. Je propose, à cause de cela, de les désigner sous le nom de *Hékistothermes*, de ἥκιστος, très-petit, et θερμος, chaleur.

La propriété d'accomplir leurs fonctions sous une température basse n'est pas la seule qui les distingue. Elles ont aussi l'avantage de supporter une longue absence de lumière pendant la saison froide, ce qui arrive sur les montagnes et au nord par l'accumulation des neiges, et en outre, dans cette dernière région, par le fait d'une nuit de plusieurs mois.

Les hékistothermes sont peu nombreuses. A notre époque il n'y en a guère plus de 3 ou 4000 espèces. Aucune famille ne leur est propre, mais les Mousses,

Lichens, Graminées, Joncées, Cypéracées, Crucifères, Scrophulariacées, Composées, Caryophyllées, Rosacées, Saxifragées y sont dans de fortes proportions relativement à l'ensemble du groupe. Quelques Conifères peuvent être considérées comme hékistothermes. Cependant les espèces ligneuses, qui méritent vraiment ce nom, sont des arbustes ou petits arbrisseaux rampants, tels que certains *Betula*, *Salix*, *Empetrum*, *Vaccinium* et dans l'hémisphère austral, quelques *Acæna*, *Coprosma*, etc., qui leur ressemblent.

Les cinq groupes physiologiques dont je viens de parler, se présentent géographiquement, à notre époque, de la manière suivante en marchant d'un pôle à l'autre, abstraction faite des montagnes et des localités exceptionnelles, et en distinguant les deux hémisphères :

Hékistothermes boréales.

Microthermes id.

Mésothermes id.

Xérophiles id.

Mégathermes, en deçà et au delà de l'Équateur.

Xérophiles australes.

Mésothermes id.

Microthermes id.

Hékistothermes id.

Un dernier groupe n'est en aucune façon géographique et comprend, à notre époque, des plantes bien exceptionnelles. Je veux parler d'espèces qui exigent une très-forte chaleur, par exemple, de plus de 30° C. de moyenne annuelle. On pourrait les appeler *Mégistothermes*. Dans les premières époques géologiques elles ont dû exister, vu la grande chaleur. Elles avaient probablement des

formes simples et des habitations très-vastes. Les Algues, Fougères, Lycopodiacées, Equisétacées de l'époque carbonifère en étaient la continuation, et il est possible que certaines espèces des îles les plus anciennes et les plus chaudes de notre époque en descendent sans altération. Aujourd'hui les Algues des sources thermales sont mégistothermes, mais elles ne doivent pas venir des mégistothermes primitives, puisque les régions où jaillissent les sources ont été, à une période quelconque au-dessous de la mer. Il faut que ces espèces soient venues de plantes analogues adjacentes, de même que les animaux aveugles des cavernes paraissent venir d'espèces analogues de leurs pays respectifs.

On dira peut-être qu'il est difficile de classer une espèce dans tel ou tel de mes groupes. Je répondrai qu'on le peut toujours si l'on veut se donner la peine d'examiner ses conditions de vie, au moyen de la culture et en étudiant les circonstances du climat de leur pays natal. Les plantes fossiles, j'en conviens, ne peuvent être classées que par analogie, mais, pour leurs affinités botaniques également on est obligé de s'appuyer sur des données de cette nature, assez imparfaites à cause de l'absence fréquente de fleurs et de fruits.

On m'objectera aussi les transitions d'un groupe à l'autre et l'arbitraire des limites. Je conviens que la classification fondée sur des caractères botaniques est plus précise, mais celle par régions ne l'est pas autant. Je rappellerai, celle des terrains géologiques, où les limites manquent si souvent, et qui sont cependant usitées dans la science, en dépit des contestations qu'elles soulèvent.

Le défaut d'accord entre les groupes physiologiques et les groupes soit botaniques, soit géographiques est bien digne de remarque.

Toutes les familles un peu nombreuses de plantes ont des représentants parmi plusieurs de mes groupes physiologiques et quelquefois dans tous. Les plus naturelles n'échappent pas à cette loi. Ainsi les Crucifères et les Ombellifères abondent dans les régions tempérées, mais elles existent aussi dans les plus froides et les plus chaudes. Il suffirait d'une dizaine de ces plantes parmi nos mégathermes ou nos hékistothermes pour démontrer que rien dans leur structure, ni même dans le contenu de leurs cellules, ne s'oppose à ce qu'elles vivent sous des conditions de température très-différentes. Les Papavéracées, qui ont des sucres propres assez particuliers et dont l'organisation est très-uniforme, comptent l'*Argemone mexicana* dans les pays les plus chauds et plusieurs espèces dans les pays les plus froids. Les Mélastomacées semblent appartenir bien exclusivement aux pays chauds, mais quelques-unes se trouvent sur les Andes, et le *Rhexia virginica* est d'un climat de mésothermes. Les Ménispermacées, qui abondent dans les pays équatoriaux, ne manquent pas dans les tempérés et existent même au Canada et en Daourie (*Menispermum Canadense*, *M. Dahuricum*). Inversément, des familles organisées d'une manière presque semblable existent sous des climats très-différents. Ainsi, les Primulacées vivent presque toutes dans des régions tempérées ou froides, et les Myrsinacées, qui ne sont pour ainsi dire que des Primulacées ligneuses, s'éloignent à peine des tropiques. Une différence analogue s'observe entre les Ombellifères et les Araliacées.

Bien que les genres soient moins variés de formes que les familles et plus circonscrits d'habitation, ils n'échappent pas à ces bizarreries. Ainsi, les *Cassia* sont ordinai-

rement de pays chauds et, en général, se classent dans les mégathermes ou au plus dans les mésothermes, mais le *Cassia Marylandica* supporte les hivers de Genève, où le minimum descend quelquefois jusqu'à — 25° C. Nous avons aussi en pleine terre les *Indigofera Dosua*, *Plumbago Larpentæ*, *Dipteracanthus strepens*, *Buddleia Lindleyana* et autres, dont les congénères craignent beaucoup le froid. Les saules, d'après leur distribution géographique, paraissent exiger du froid ou craindre la chaleur. Cependant le *Salix Humboldtiana* est au bord des Amazones et le *S. Safsaf* en Égypte.

Des espèces fort analogues d'un même genre se comportent quelquefois différemment à l'égard des influences extérieures. Le *Cerasus lusitanica* ne souffre jamais de nos hivers rigoureux de Genève; le *Cerasus Laurocerasus*, cultivé à côté de lui, gèle de temps en temps jusqu'au pied. J'ai hasardé souvent des *Pinus Canariensis* et ils ont péri dès le premier hiver, tandis que les *Pinus Coulteri* et *Laricio* sont rustiques. Beaucoup d'espèces voisines du *Pinus Strobis* ne supportent pas le froid comme lui. Un amateur d'horticulture m'a indiqué les *Penstemon cordifolius* et *P. gentianoides*, dont le premier supporte et le second ne supporte pas les hivers de Genève. On a remarqué dans tous les pays des cas de cette nature.

L'apparence extérieure des organes de végétation ne concorde pas mieux avec les qualités physiologiques. Rien ne semble devoir être plus à l'abri des effets du froid que les feuilles sèches et fibreuses du *Phormium tenax* ou des *Gynerium*, les feuilles rugueuses des *Lantana*, les feuilles façon de parchemin de plusieurs Myrtacées de la Nouvelle-Hollande, ou encore les feuilles presque ligneuses des Cycadées, et cependant toutes ces plantes ne

supportent pas les hivers de notre Europe tempérée. Les Fougères que nous sommes obligés de cultiver en serre chaude n'ont pas une autre apparence de forme et de tissu que celles de serre froide ou de pleine terre. Mêmes diversités à l'égard de la sécheresse. Le *Chamerops humilis* vit dans les stations les plus arides de la région méditerranéenne, et les *Palmetto* des États-Unis, qui lui ressemblent singulièrement, croissent dans des sables fréquemment inondés. Les plantes à feuilles larges et molles craignent ordinairement la sécheresse, mais le *Sparmannia africana* n'en souffre nullement¹.

La fréquence du désaccord entre les formes et les qualités physiologiques relatives aux conditions extérieures, me fait croire qu'il n'y a pas une relation directe, de cause à effet, entre ces deux ordres de phénomènes. Il y aurait plutôt une dépendance commune de quelque cause plus générale influant sur les deux, et cette cause me paraît être l'hérédité. Une espèce a une certaine forme, parce que ses prédécesseurs avaient une forme ou semblable ou analogue. De même cette espèce aurait certaines qualités physiologiques à l'égard du climat parce que les conditions extérieures qui lui ont été imposées pendant un nombre incalculable de siècles, par le fait de son habitation géographique, ont empêché d'autres qua-

¹ Je tiens le fait de M. Thuret, dont le magnifique jardin, à Antibes, est l'expérience la plus curieuse qu'on puisse voir au point de vue physiologique. Le propriétaire n'a *aucun moyen* d'arroser les plantes de pleine terre, et cependant, sous le climat très-sec d'Antibes, il cultive plus de deux milles espèces, dont il m'a donné une liste abrégée, avec l'indication de celles qui fructifient. Ce sont, en général, des plantes du Cap, de la Nouvelle-Hollande, des Canaries, mais aussi quelquefois de régions moins sèches, comme le Japon et la Nouvelle-Zélande.

lités de se développer et ont assuré l'hérédité de celles qui lui permettaient de vivre. Ainsi, le *Piper longum*, je suppose, est ce qu'il est quant à ses racines, feuilles, fleurs, fruits, fibres et sucres internes, parce qu'il descend de plantes très-semblables ou à peu près semblables, et il craint le froid, probablement parce que ses ascendants ont tous vécu dans des pays très-chauds et n'ont jamais été décimés et triés par le froid. Les Protéacées ont les organes qui les distinguent parce qu'elles viennent de Protéacées ou peut-être, plus anciennement, de plantes analogues, et elles s'arrangent de vivre dans des pays secs parce que leurs prédécesseurs y vivaient.

Je m'explique de cette manière comment il se fait que les flores soumises à des conditions très-particulières de climat, ne présentent, dans la totalité de leurs espèces, aucun caractère distinctif particulier. Les plantes arctico-alpines, par exemple, sont de différentes familles, et il est impossible de trouver chez elles un organe ou un développement d'organe qui leur soit propre et qu'on ne rencontre pas dans des plantes de la zone équatoriale. Celles-ci également n'ont aucun organe et aucune évolution qui les distingue. En revanche, les ascendants des plantes arctico-alpines ont vécu ensemble, soumis à des conditions communes et ceux qui s'en éloignaient trop ont péri sans laisser de suite. Les plantes de l'Afrique ou de l'Amérique équatoriale, également.

Les qualités physiologiques changent à la longue, lorsque les conditions extérieures ont changé et que l'espèce n'en a pas été frappée au point de périr. On est obligé de l'admettre d'après la succession des flores, mais la culture des plantes nous prouve aussi que les modifications physiologiques à l'égard des climats, sont plus rares, plus

difficiles à obtenir que celles des formes. Examinez le catalogue d'un grand établissement d'horticulture, vous y verrez quelques variétés précoces ou tardives qu'on peut attribuer à une manière différente de ressentir la chaleur¹, plus rarement des variétés qualifiées de rustiques, c'est-à-dire supportant bien le froid, et un nombre dix fois ou vingt fois plus considérable de variétés de formes ou de couleurs. Pour peu qu'une espèce ait subi les influences de la culture, ses organes floraux doublent ou changent de forme; ses feuilles changent aussi. Au contraire, la faculté de résister aux gelées ou de s'accommoder d'une petite chaleur varie extrêmement peu. Ce n'est pas que les agriculteurs et horticulteurs ne fassent d'immenses efforts pour l'obtenir. Quelquefois leurs tentatives ont duré des siècles. Par exemple, des semis de dattier ont été faits depuis deux ou trois mille ans en Grèce et en Italie, sans qu'on ait obtenu des pieds dont les fruits mûrissent dans ces pays. Quand les espèces sont arrêtées du côté du nord par le froid, ou par le défaut de chaleur en été, la limite dure si longtemps que l'homme ne l'a pas vu changer, et quand elle était différente, à l'époque géologique immédiatement antérieure, on a de bonnes raisons de croire que les climats étaient différents. Il faut considérer des temps plus longs que notre époque historique pour voir une modification dans les qualités physiologiques. De même pour les formes dans les espèces spontanées; mais la culture, je le répète, nous éclaire sur la persistance relative des formes et des qua-

¹ La précocité tient quelquefois à des circonstances internes du végétal, comme de développer moins d'entre-nœuds, et par conséquent d'arriver plus vite à fleurir, ou d'avoir des graines plus petites (Maïs quarantin), qui se forment plus rapidement.

lités physiologiques à l'égard des climats. *Celles-ci sont plus persistantes; elles varient dans une étendue moindre.* Je tire de là un argument en faveur de ma constitution de groupes physiologiques.

Voyons si ces groupes s'accordent avec les associations de géographie botanique.

La pratique des horticulteurs montre qu'il y a effectivement une certaine concordance. Lorsqu'une espèce nouvelle leur parvient, ils la traitent beaucoup suivant son pays d'origine. Ils font à cela plus d'attention qu'aux caractères botaniques ou à l'apparence des organes de végétation. S'ils savaient toujours à quelle altitude croît la plante dans son pays natal, et si elle vient d'un district au nord ou au midi, leurs essais seraient encore mieux dirigés. Les horticulteurs ont parfaitement raison, puisque l'existence prolongée dans un pays a été, pour l'espèce, comme une série d'expériences à l'égard des conditions de climat. Une plante de la Chine septentrionale doit supporter les hivers de Paris, puisque ceux de Pékin sont plus rigoureux. Au contraire, une espèce renfermée depuis des milliers d'années dans une île comme Sainte-Hélène, où elle n'a jamais éprouvé une température un peu basse, ne doit pas supporter celle du midi de l'Europe, car les individus qui auraient été plus robustes que d'autres dans le cours des siècles à Sainte-Hélène, ont dû cependant périr si le thermomètre y est descendu seulement à $+ 18^{\circ}$ C. et n'ont pas laissé de descendants propres à affronter en Europe $+ 10^{\circ}$ et surtout 0° .

L'hérédité, ses anomalies et la sélection doivent donc produire un certain accord entre les qualités physiologiques et les climats, c'est-à-dire entre les groupes physiologiques et les groupes de géographie botanique. Si,

dans les cas particuliers, nous ne saisissons pas toujours cet accord, il faut l'attribuer aux mauvaises classifications géographiques de plusieurs ouvrages, par exemple, à la confusion dans une même flore de localités de hauteurs diverses ou, ce qui est pire, à l'emploi de délimitations politiques au lieu de limites physiques. D'ailleurs, dans la région la plus naturelle et la mieux définie qu'on puisse imaginer, il y a des diversités locales très-grandes de hauteur, d'exposition et d'humidité. Par exemple, dans la région méditerranéenne, les accidents locaux permettent ici des plantes appartenant à nos mésothermes, et à côté d'elles des xérophiles, quelquefois des microthermes. Les îles paraissent des régions physico-botaniques bien naturelles, cependant à voir de près, il y en a peu qui ne renferment plusieurs zones d'altitude et par conséquent plusieurs régions.

L'impossibilité de constituer des groupes géographiques parfaitement vrais et purs, avec la circonstance que les climats ont changé pour chaque région d'une époque à l'autre, plaide en faveur de mes groupes physiologiques. Leur définition est claire, quand on s'en tient aux grandes conditions de chaleur et humidité. Leur durée est plus grande que celle des climats de chaque région; elle est plus grande que celle des formes, quoique sans doute les conditions extérieures, en favorisant certaines modifications et devenant nuisibles à d'autres, finissent par plier et les formes et les qualités physiologiques. Je voudrais montrer maintenant que ces groupes rendent les faits de géographie botanique, ancienne et moderne, plus précis et plus aisés à discuter au point de vue des lois générales.

§ 2. *Distribution des groupes végétaux physiologiques dans l'hémisphère boréal, spécialement depuis le commencement de l'époque tertiaire.*

Dans le but de combiner mes groupes physiologiques avec les documents acquis en paléontologie végétale, j'ai cru convenable de concentrer mon attention sur l'hémisphère boréal et principalement sur l'Europe, depuis le commencement de l'époque tertiaire. Ce n'est pas que les faits paraissent avoir été d'une nature bien différente hors d'Europe, du moins dans notre hémisphère, mais la concordance des événements géologiques du nord de l'Amérique et de l'Asie orientale avec les nôtres est difficile à établir et les documents sur les flores anciennes y sont assez rares. En Europe, des bords de la Méditerranée jusqu'au Spitzberg, on a fait des travaux admirables qui ont établi la nature et l'époque de plusieurs flores fossiles. Je n'ai eu qu'à consulter les publications de MM. Gœppert, Heer, Unger, Garovaglio, Ch.-T. Gaudin, de Saporta et autres savants mentionnés plus loin, pour reconnaître dans ces flores anciennes mes divisions physiologiques et aussi pour les classer approximativement sous le rapport de leur âge. Le tableau suivant est le résumé des immenses recherches de divers auteurs, interprétées dans certains cas selon les idées des géologues modernes les plus prudents, et présentées sous les points de vue qui intéressent le plus les botanistes.

Dans ce tableau les lignes horizontales indiquent les degrés de latitude et les colonnes verticales les époques géologiques successives, depuis le commencement du tertiaire. Dans chaque colonne et selon les degrés de latitude, se trouvent rapportés les gisements de fossiles vé-

gétaux les mieux étudiés quant à leur stratification et leur composition botanique.

J'ai suivi, jusqu'au nouveau pliocène inclusivement, les divisions admises par sir Charles Lyell¹ et ensuite celle de Heer² adoptée par Schimper³. Il m'a paru, en effet plus naturel de commencer l'époque quaternaire au moment où, dans l'Europe centrale, les espèces qui constituaient les forêts étaient déjà identiques avec celles d'aujourd'hui, où, par exemple, la forêt fossile de Cromer en Norfolk, et celle d'Utnach, en Suisse, étaient composées de *Pinus Abies*, *P. sylvestris*, *P. Larix*, *P. montana*, *Corylus Avellana*, etc., tandis que les marécages contenaient nos deux Nénuphars, le Menyanthes et autres plantes actuellement vivantes. Le nouveau pliocène de Lyell se trouve donc annexé à son postpliocène et rentre dans le quaternaire de la plupart des auteurs. J'ai distingué dans cette période l'époque glaciaire et l'époque récente, qu'on pourrait appeler postglaciaire, mais dans l'époque glaciaire, l'invasion des glaces, ou sur terre ferme ou par transports maritimes, ne s'est jamais étendue sur toute l'Europe méridionale et elle a présenté des variations ou intermittences. Ainsi les forêts de Cromer et d'Utnach, ont été précédées et suivies de phénomènes glaciaires, pendant que ceux-ci régnaient sans interruption plus au nord ou bien n'ont paru qu'une fois plus au midi.

Il ne faut pas se dissimuler au surplus que les divisions géologiques passent les unes dans les autres d'une

¹ The student's elements of geology, 1 vol. in-8°. London, 1871, p. 109.

² Le monde primitif de la Suisse, traduct. franç., p. 635.

³ Paléontologie végétale, I, p. 120.

manière insensible et que, tout en offrant des généralisations satisfaisantes pour les faits observés entre les 45^{me} et 60^{me} degrés de latitude en Europe, elles deviennent obscures, incertaines ou fausses quand on veut les appliquer à des régions plus ou moins éloignées. On peut, sous ce rapport, les comparer aux divisions admises dans les sciences historiques. Assurément la distinction d'histoire ancienne, du moyen âge et moderne, est excellente pour la plus grande partie de l'Europe, malgré la difficulté de fixer des limites précises à telle ou telle autre de ces époques, mais elle ne vaut rien à quelque distance. Déjà en Russie, l'histoire moderne commence au dix-huitième siècle; au Japon, elle est à peine commencée. La Chine en est à la décadence de l'empire romain. L'Amérique a eu, soit au nord, soit au midi, des phases entièrement différentes des nôtres. C'est ainsi que les événements géologiques du Cap ou d'Australie ont dû se passer autrement qu'en Europe, à chaque époque.

La qualité dominante, mégatherme, mésotherme, etc., de chaque flore fossile n'a pas été difficile à reconnaître au moyen de la comparaison avec les espèces actuelles analogues ou presque identiques (homologues de Heer) et de la prédominance de certaines familles ou de l'abondance de quelques genres. On est forcé d'accepter ici, faute d'observations directes, l'hypothèse que des formes semblables, ou à peu près, supposent des antécédents semblables et par conséquent des propriétés physiologiques héréditaires semblables, au moins dans la majorité des cas. L'incertitude n'est pas illimitée. On peut hésiter à croire un *Ficus* fossile mégatherme ou mésotherme, parce qu'il en existe aujourd'hui de ces deux catégories, mais rien ne peut faire soupçonner qu'il ait été microtherme et

surtout hékistotherme, puisque maintenant aucun *Ficus* ne résiste à quelques degrés de froid. Un *Betula* fossile peut avoir été microtherme ou hékistotherme, d'après la distribution des espèces vivantes, mais non mégatherme. Pour faciliter le classement, j'ai examiné les genres des flores fossiles tertiaires et la nature physiologique des espèces actuelles de ces genres, lorsqu'il en existe¹. Les auteurs ont fait souvent un travail plus utile encore : celui de comparer les espèces analogues anciennes et actuelles. J'en ai profité. En général, leurs résumés exprimés par les termes de flore tropicale² ou de flore éocène, miocène, etc., ainsi que leurs comparaisons avec les flores actuelles de divers pays, indiquent très-bien la nature physiologique probable des végétaux qu'ils ont

¹ M. Heer indique à la fin de ses Recherches sur le climat et la végétation du pays tertiaire (traduction de la Flore tertiaire helv.), 162 genres de Fougères ou Phanérogames, qui ont encore des espèces vivantes aujourd'hui. J'ai examiné leur classement dans mes groupes, sans tenir compte cependant de celui des xérophiles qui est souvent douteux. Il s'est trouvé :

8 genres actuellement mégathermes, 9 mésothermes, 1 microtherme et aucun spécialement hékistotherme.

42 autres genres à la fois mégathermes et mésothermes, 31 mésothermes et microthermes, aucun mégatherme et microtherme, ou à plus forte raison mégatherme et hékistotherme.

56 genres existent dans trois groupes, toujours contigus, et 15 sont dans les quatre groupes fondés sur la température.

Cette distribution confirme l'idée que chaque genre a eu un centre d'origine, avec des antécédents semblables à l'égard des climats, pendant de nombreuses générations, surtout probablement en ce qui concerne les espèces analogues. Beaucoup d'autres réflexions se présentent à l'esprit, sur lesquelles je reviendrai, j'espère, une fois.

² L'expression de flore tropicale varie de sens suivant les auteurs, et il faut y faire attention. Le voisinage des tropiques est quelque chose de vague, s'appliquant à des climats tantôt secs et tantôt humides. L'expression de *intertropicale* est la seule claire.

étudiés. L'examen des listes d'espèces m'a fait reconnaître la perspicacité et l'érudition de presque tous les paléontologistes qui se sont occupés du règne végétal.

Ma grande difficulté a été de classer les flores fossiles suivant les époques.

J'ai lutté autant que j'ai pu contre le cercle vicieux, si commun autrefois en géologie, qui consiste à dire : Le terrain A est de l'époque N, parce qu'il contient tels et tels êtres organisés ; et ensuite : Ces êtres organisés ont vécu à l'époque N, parce qu'ils se trouvent dans le terrain A. En bonne logique on ne peut pas déterminer la date d'un fait en le rapportant à un autre fait dont la date est inconnue. Il faut au moins que l'une des dates soit extrêmement probable.

J'admire assurément la sagacité avec laquelle les géologues s'appuient tantôt sur la stratification et tantôt sur les fossiles pour indiquer une date de formation, mais il faut convenir que c'est un travail délicat, difficile où la prudence d'un Lyell, d'un Adolphe Brongniart, est tout à fait nécessaire. Je me suis abstenu de classer dans mon tableau les fossiles dont la stratification ne m'a pas paru suffisamment établie, me rappelant le principe de Pictet¹ que la stratification est le moyen le plus sûr de déterminer l'âge des terrains. Toutes les fois que, sous les mêmes latitudes, j'ai pu comparer deux flores fossiles analogues, je me suis attaché à celle dont la position stratigraphique est la mieux connue et l'ai citée de préférence dans le tableau.

La diversité des climats existait déjà pendant l'époque tertiaire. Le décroissement de la température suivant les latitudes a probablement varié et ne peut pas être donné

¹ Pictet, *Traité de paléontologie*, édit. 2^{me}, vol. I, p. 99.

avec précision, mais il y avait un décroissement, puisque les climats tiennent surtout à des causes astronomiques, et qu'en outre on a constaté dans les flores fossiles de même formation et de deux pays voisins, l'un situé au nord de l'autre, des différences de composition analogues à celles qui résultent aujourd'hui des climats. M. Heer paraît avoir été le premier à insister sur la diversité des climats tertiaires, car je n'en aperçois aucune mention dans le traité de paléontologie de Pictet, antérieur à la *Flora tertiaria Helvetiae*. Comme corollaire de cette idée importante, il convient de poser le principe suivant, applicable au moins depuis l'époque éocène : *Lorsque deux flores ou faunes fossiles sont très-semblables, mais situées sous des degrés de latitude éloignés (comme l'Europe moyenne et le Spitzberg, par exemple), ces flores ou faunes ne peuvent pas avoir vécu simultanément*¹. Celle du nord doit être la plus ancienne, puisque la température a diminué au travers des âges, en particulier pendant l'époque tertiaire.

Sous des latitudes à peu près semblables, deux flores fossiles identiques doivent être contemporaines, pourvu encore qu'elles aient vécu à une élévation semblable et qu'elles ne soient pas extrêmement éloignées. A l'époque tertiaire il y avait probablement, comme à présent, des flores différentes en Europe et en Chine, en Californie et en Pensylvanie, au Chili et à Buénos-Ayres, etc., quoique ces pays soient situés sous les mêmes latitudes. Ainsi *des flores différentes ont été quelquefois contemporaines*, de même que des flores semblables ont vécu quelquefois dans des temps différents.

¹ Ceci modifie les lois 2^{me} et 3^{me} posées par Pictet, I, p. 100.

EXPLICATION DES LETTRES ET SIGNES.

A. *Plantes mégathermes.*

- A. Mégathermes actuelles.
- A¹. Gisements de Monod, Paudèze, dans la Suisse occident. (Heer, Recherches sur le climat et la végét. tertiaire, traduct. de la Flora tert. Helv.) — Des plantes mésothermes sont mêlées avec les mégathermes dans ces localités.
- A². Gypses d'Aix. Mégathermes avec des mésothermes C¹⁰.
- A³. Chiavone et Salcedo (Massalongo, Molon, sull. fl. terz., p. 104 et 27). — Des mésothermes sont mêlées aux mégathermes, mais les premières dominant.
- A⁴. Sables supérieurs du Soissonnais (Watelet, Descript. foss. du bassin de Paris), contenant beaucoup de mégathermes : Banisteria, Cupania, Cæsalpinia, etc. La position stratigraphique laisse à désirer, ou du moins l'âge a été peut-être présumé plus d'après les fossiles que d'après les couches.
- A⁵. Bolca (Massalongo, Molon, l. c.). — Mélange de mésothermes avec des mégathermes, mais les premières dominant.
- A⁶. Sheppey, près Londres (Bowerbank, Ad. Brongniart, Lyell), Ce dernier auteur (Student's elements, 1871, p. 240) donne des preuves pour croire que le dépôt n'a pas été l'effet d'un transport de pays éloigné.

B. *Plantes xérophiles actuelles.*

Aucun gisement fossile n'a montré jusqu'à présent une flore ancienne de cette nature ; mais les pays où l'on peut croire qu'il en existe ont à peine été explorés.

C. *Plantes mésothermes.*

- C. Mésothermes de l'époque récente, soit actuelle.
- C¹. Les nombreuses flores du sud-est de la France, des époques les moins anciennes, étudiées par M. de Saporta (Études sur la végétation du sud-est de la France à l'époque tertiaire, part. 3, dans Annales des Sc. nat., 1867).
- C². Méximieux (de Saporta, Bull. de la Soc. géol., série 2, v. 26, p. 752, et Ann. des Sc. nat., série 3, v. 17, p. 403. Sur les caractères propres de la végétation du phocène, à propos des découvertes de M. Rames dans le Cantal, br in-8°, 1873).
- C³. San Jorge, de l'île de Madère (Heer, ueb. die foss. Pflanzen, v. S. Jorge, in-4°, 1855). Sur l'époque, voir Lyell, Elem., trad. franç. de la 6^{me} édit., 12, p. 352.
- C⁴ et C⁵. Sud-est de la France (de Saporta, Études, etc., part. 2). Quelques mégathermes figurent dans les listes, mais elles n'approchent pas de former le quart de chaque flore.
- C⁶. Piémont (Sismonda, Matériaux, etc., in-4°, p. 80).

- C⁷. Eningen, près du lac de Constance (Heer).
 C⁸. Monod, Paudèze, etc. Mélange de mésothermes et mégathermes (A¹) où les premières dominent.
 C⁹. Dantzig (Heer, Miocène baltische Flora), la couche inférieure contenant les *Sequoia*, *Smilax*, *Myrica*, *Ficus*, *Lauracées*, *Juglandées*, etc.
 C¹⁰. Gypses d'Aix (de Saporta, Études, part. 1, et surtout supplément 1, dans Ann. des Sc. natur., v. 15; Heer, Rech. clim. vég., p. 184). Mélange avec des mégathermes (A²), les mésothermes cependant plus nombreuses.
 C¹¹. Chiavone et Salcedo. Mélange avec des mégathermes (A³).
 C¹². Bolca, Mélange avec des mégathermes (A⁵).
 C¹³. Spitzberg (Heer, Flore foss. arct., v. 2), avec des microthermes (D⁴).
 C¹⁴. Islande (Heer ibid., v. 1), avec des microthermes (D⁵).

D. *Plantes microthermes.*

- D. Microthermes de l'époque actuelle, soit récente.
 D¹. Cannstadt. Dépôts dans le diluvium.
 D². Charbons feuilletés de Durnten, canton de Zurich, et Utnach, canton de Saint-Gall (Heer, Le monde primitif de la Suisse, trad. franç., p. 593 et suiv.).
 D³. Forêt de Cromer, Norfolk (Lyell, Heer).
 D⁴. Spitzberg (Heer, Fl. foss. arct., v. 2). Mélange avec des mésothermes (C¹³).
 D⁵. Islande (Heer, Fl. foss. arct., v. 1), avec mélange de mésothermes (C¹⁴).

E. *Plantes hékistothermes.*

- E. Hékistothermes de l'époque actuelle.
 E¹. Suède méridionale, Danemark (Nathorst, Journal of botany, août 1873, p. 225).
 E². Mecklembourg et Cromer, au-dessus de la forêt (Nathorst, ibid.).
 E³. Argile glaciaire de Schwerzenbach, entre Zurich et le lac de Constance, contenant le *Dryas octopetala* et autres plantes hékistothermes (Nathorst, Journal of botany, août 1873, p. 227). Même gisement près de Munich (ibid.).
 E⁴. Diluvium superficiel du Spitzberg (Heer, Fl. foss. arct.).

Signes.

J'ai indiqué les mélanges sous la forme (A+C), lorsque l'une des catégories se trouvait représentée dans une autre par un quart au moins des formes.

Le point d'interrogation (? C³) veut dire que la position quant à l'âge du terrain est douteuse.

§ 3. *Histoire des groupes physiologiques.*

Le tableau qui précède indique, assez clairement, la disposition géographique des groupes, depuis le commencement de l'époque tertiaire, dans une grande étendue de l'hémisphère boréal¹. On observe les mêmes faits en Amérique, seulement il y a moins de documents, et les degrés de latitude pour les limites ne sont pas tout à fait les mêmes, les lignes de température semblables n'étant pas identiques avec celles d'Europe. Voyons maintenant chacun des groupes, en partant des faits les mieux connus, c'est-à-dire de ceux de l'époque actuelle.

Les mégathermes se trouvent aujourd'hui entre les tropiques, dans la zone des pluies abondantes et d'une température moyenne de 20 à 28 degrés C. Aucun gisement fossile de végétaux n'ayant été découvert en Afrique entre l'équateur et 30° de latitude, il n'est pas possible de savoir si des plantes analogues existaient précédemment dans cette région, mais on connaît des fossiles de Java et de l'une des Antilles, appartenant à une date qu'on a qualifiée de tertiaire, sans doute parce qu'elle n'a pas paru très-ancienne. Ces fossiles se composent d'espèces analogues à celles qui vivent à présent dans les

¹ J'ai fait, pour ma propre satisfaction, les mêmes recherches sur l'hémisphère austral. Il a eu certainement des déplacements de végétations analogues, mais je ne pourrais rien ajouter aux faits et aux réflexions qui se trouvent dans les trois grands ouvrages du Dr Hooker, sur les Flores antarctiques, de Tasmanie et de la Nouvelle-Zélande. Depuis ces publications, il a été fait peu d'observations. Elles manquent, en particulier, sur les fossiles végétaux. Si l'expédition du *Challenger* rapporte les plantes fossiles constatées jadis à Kerguelen, ce sera d'un grand intérêt. L'hémisphère austral est malheureusement dans une période glaciaire peu favorable. *

mêmes pays. Des observations semblables ont été faites sur des fossiles animaux au Brésil, dans l'Inde et ailleurs. Les espèces y sont toujours analogues à celles qui habitent aujourd'hui dans chacune de ces régions intertropicales. Il est donc probable que les mégathermes ont vécu dans les pays intertropicaux depuis le temps où chaque surface y a été émergée, c'est-à-dire quelquefois depuis un temps très-reculé. En Europe on a trouvé des mégathermes dans le terrain miocène inférieur de Lausanne (A¹), dans l'éocène supérieur de Provence (A²) et dans l'éocène inférieur de Bolca en Piémont (A⁵) ; mais elles y sont mêlées avec des mésothermes et constituent à peine le quart de chacune des flores fossiles. Les sables du Soissonnais, qu'on peut rapporter, non sans quelque doute, à l'éocène moyen, ont accusé principalement des mégathermes. Enfin le gisement de Sheppey, à l'embouchure de la Tamise, qui appartient à l'éocène inférieur, contient une telle proportion de Pandanées, Palmiers, etc., avec des reptiles et pachydermes analogues à ceux des pays les plus chauds, qu'on ne peut contester le caractère mégatherme de la flore anglaise au commencement de l'époque tertiaire. Probablement cette végétation avançait même plus au nord, jusque vers les 57^{me} ou 58^{me} degrés de latitude, s'il existait des terres dans cette direction. On pourrait tracer sur mon tableau une ligne diagonale, du 58^{me}, dans l'éocène, au 23^{me} degré, à l'époque actuelle, et cette ligne serait pour chaque époque la limite extrême que les mégathermes ont atteinte. A mesure que le climat devenait moins chaud, elles ont dû périr, ou s'étendre plus au midi, lorsque la forme des surfaces terrestres le leur permettait. En outre, elles recevaient parmi elles

des mésothermes dans des proportions de plus en plus importantes.

Les xérophiles existent aujourd'hui à peu près entre les 23^{me} et 44^{me} degrés de latitude, mélangées de plus en plus du côté du nord avec des mésothermes. On les retrouverait probablement au Sénégal, en Égypte, en Arabie, si l'on découvrait dans ces pays des gisements tertiaires de végétaux autres que de simples accumulations de bois pétrifiés sans feuilles ni fruits. La mer du Sahara excluait jadis les xérophiles d'un des pays où elles abondent aujourd'hui. Dans l'Europe méridionale, elles existaient probablement à l'époque tertiaire mélangées avec les mésothermes. On remarque dans les listes des *Zizyphus*, *Smilax* et autres genres des lieux secs de la région méditerranéenne, mais l'humidité était certainement plus grande qu'à présent aux époques glaciaire, pliocène et miocène. Elle devait nuire aux xérophiles. Je doute qu'il y en eût un quart dans les flores de ces époques. Au commencement de l'éocène, leur proportion était probablement moins faible. M. de Saporta, dans son dernier et remarquable travail sur la flore des gypses d'Aix, donne en effet des preuves qu'il existait alors en Provence un climat assez sec pendant l'été, véritable continuation de l'époque de la craie. Je n'ai pas indiqué sur mon tableau les proportions probables des xérophiles dans les temps antérieurs au nôtre, parce qu'elles sont trop douteuses ; la distinction de cette catégorie de plantes ne pouvant se faire convenablement que par une observation des localités dans lesquelles vivent les espèces.

Les mésothermes, aujourd'hui resserrées dans une zone assez étroite, du 33^{me} au 44^{me} degré environ, ne parais-

sent pas avoir été troublées à l'époque glaciaire, malgré la proximité des neiges. En effet, les tufs et travertins de Provence et d'Italie, dont la formation date en partie de l'époque où les glaciers descendaient au pied des Alpes provençales et dans les plaines du Piémont, ne laissent apercevoir aucune particularité dans la composition des flores. Ce sont toujours des mésothermes avec un très-petit nombre de xérophiles. Les espèces actuelles de la région méditerranéenne y dominent déjà. On peut soupçonner plus d'humidité et une température plus égale qu'à présent, mais rien ne conduit à l'idée d'une température froide. Du reste, les notions actuelles de géographie physique et botanique l'expliquent. Pour la formation de grands glaciers, qui se déversent au loin, il faut surtout des étendues considérables de hautes montagnes sur lesquelles une humidité abondante puisse produire des accumulations de neiges. Ces conditions devaient exister en Suisse quand les Alpes n'avaient pas été aussi dénudées et dégradées qu'à présent par l'effet des glaciers et des cours d'eau, quand le Sahara était une mer et qu'une autre mer très-froide couvrait une grande partie de l'Allemagne, de la Russie et de l'Angleterre. Au nord des Alpes régnait un climat rigoureux, mais cette chaîne servait de barrière, et ses glaciers méridionaux pouvaient descendre au milieu d'une végétation mésotherme, de la même manière qu'aujourd'hui les glaciers de la Nouvelle-Zélande sont entourés, dans leur cours inférieur, de fougères arborescentes.

Avant l'époque glaciaire, les mésothermes ont avancé plus au nord. Elles dominent dans les plantes fossiles du Spitzberg, si bien étudiées par M. Heer, qu'il dit être de

l'époque miocène, sans pouvoir déterminer, ce me semble, si c'est au miocène supérieur ou inférieur qu'il faut les attribuer. Cette flore mésotherme boréale était mélangée de microthermes. Des *Sequoia*, *Libocedrus*, *Taxodium distichum* et autres arbres actuellement en Californie, sous des formes très-voisines ou identiques, étaient réunis à notre sapin commun, *Pinus Abies* L., dont la forme est, comme on voit, très-ancienne. S'il existait des terres plus au nord, à l'époque éocène, elles devaient contenir des mésothermes entre les 80° et 85° ou même jusqu'au pôle ; mais l'état des connaissances ne permet aucune assertion à cet égard.

Les microthermes existent aujourd'hui en Europe, entre les 44^{me} et 70^{me} degrés de latitude. Au milieu de la période glaciaire elles formaient les bois fossiles de Wet-zikon et d'Utnach, dans la Suisse orientale, et de Cromer en Norfolk, à ce point que l'on a constaté, comme je l'ai dit, dans ces deux localités le pin, le sapin, le chêne, le noisetier et autres arbres actuellement vivants. Ce qu'il y a de curieux c'est que ces deux forêts sont intercalées entre des couches glaciaires, qui ne renferment pas toujours, il est vrai, des fossiles végétaux, mais qui prouvent en Suisse une première invasion des glaciers et en Norfolk une première submersion par une mer communiquant avec le nord. Au-dessus des deux forêts on a trouvé les hékistothermes (E², E⁵), qui ont été supplantées à l'époque actuelle par un retour des anciennes microthermes. Cette catégorie étant au Spitzberg, lors du miocène, et il est possible qu'elle ait existé plus au nord à l'époque éocène, soit près du pôle, soit au pôle même, s'il y avait là des surfaces terrestres.

Enfin les hékistothermes, disposées au nord des précédentes et sur le sommet des montagnes, se sont avancées dans la plaine, à l'époque glaciaire. Elles ont dû suivre partout les moraines, les neiges fondantes et couvrir çà et là de leurs fleurs les oasis analogues au Jardin de la Mer de glace. Il est bien douteux qu'elles aient pu exister quelque part à l'époque miocène et surtout éocène. S'il y avait alors des montagnes près du pôle, elles ont pu s'y trouver. Sans cela ces plantes se seraient formées plus tard, en se séparant des microthermes, 1° dans la région polaire, et 2° sur les Alpes, les Pyrénées, etc., lorsque ces montagnes ont pris leur élévation actuelle.

Les hypothèses sur la naissance successive des classes, familles, espèces, occupent beaucoup les naturalistes. Celles qu'on peut aborder sur la naissance des groupes physiologiques ne sont pas moins intéressantes et elles ont l'avantage de présenter moins d'obscurité.

Si l'on part de l'idée, admise par les physiiciens, d'une température à peu près égale et assez élevée du globe terrestre à une époque reculée, suivie d'un refroidissement très-lent, et d'une division en climats, pendant une série incalculable de siècles, il faut admettre à l'époque la plus ancienne une seule catégorie physiologique de végétaux, celle que j'ai appelée mégistotherme. De là seraient provenus les végétaux de l'époque carbonifère, encore peu variés quand on les compare à ceux des époques subséquentes. Ils paraissent avoir été méga-thermes, ou quelquefois mésothermes, car les Fougères et les Conifères actuelles répondent à ces deux catégories. Dans le nombre il a pu y avoir des espèces pouvant

s'accommoder des longs crépuscules polaires, puisque nos Fougères actuelles vivent souvent au milieu des forêts et que certaines Conifères cultivées, le *Cryptomeria japonica*, par exemple, se trouvent mieux d'être à l'ombre. La neige doit avoir détruit ces premières végétations du nord, mais les mégathermes et mésothermes persistaient ailleurs. Il est difficile de comprendre ce qui s'est passé pendant la période immense des formations secondaires, à cause de la dispersion des surfaces terrestres d'alors, de l'étendue des mers qui couvraient l'Europe et de la rareté des fossiles végétaux étudiés jusqu'à présent. Lorsque la période tertiaire a commencé, les mégathermes occupaient les surfaces alors émergées jusqu'au 58^{me} degré de latitude boréale, c'est-à-dire toutes les régions aujourd'hui chaudes ou tempérées. Les autres catégories de végétaux se sont dégagées peu à peu des plantes antérieures et se sont cantonnées vers le nord et sur les montagnes, à mesure que l'augmentation du froid en expulsait les anciens possesseurs. Graduellement les mégathermes ont perdu plus de terrain et les autres en ont acquis. Ceci est l'expression simple et sans théorie des faits.

Comment et par quels moyens se sont opérées ces séparations de groupes physiologiques en conformité avec les climats? Voilà le point où paraissent commencer les hypothèses. La question semble être la même que pour l'évolution des formes, mais elle a dans les faits connus une base qui manque à celle-ci : Personne ne peut prouver qu'il ait existé primitivement une seule forme de végétal, tandis que certainement la surface du globe a eu jadis un seul climat. L'unité de climat

entraînait l'unité physiologique à l'égard du dit climat, pour les végétaux quelconques de l'époque. Il n'y a donc pas d'hypothèse à dire que les groupes physiologiques ont succédé à un seul.

Quant à la cause qui a fait sortir les groupes les uns des autres, l'hypothèse proposée par Darwin pour les formes s'applique également ici, et elle trouve également de l'appui dans les circonstances d'un phénomène dont les phases sont de jour en jour mieux connues. Ainsi les changements et physiologiques et de formes ont été très-lents et très-graduels. L'étude des flores tertiaires, telle que la poursuit M. de Saporta¹ sur les traces de M. Heer, fournit des preuves multipliées d'une substitution lente et continue de formes analogues, ce qui est contraire à l'hypothèse de rénovations brusques et à longs termes, par des causes inconnues, émise par le savant professeur de Zurich. Du reste, je n'ai aucune raison de discuter ici l'hypothèse de Darwin. Ce serait sortir du cadre de mon travail, et il convient d'ailleurs d'attendre qu'une autre hypothèse discutable ait été mise en avant.

La distribution des groupes physiologiques depuis les époques anciennes conduit à reconnaître deux sortes de flores, les unes sédentaires qui ont vécu là où elles existent depuis des temps reculés, les autres plus ou moins nomades, qui ont changé d'habitation une ou plusieurs fois. Les flores actuelles intertropicales ont été le moins troublées par des accidents de climat. Elles n'ont pas souffert des glaciers, car en supposant qu'il en soit

¹ Je recommanderai surtout de lire le *Premier supplément aux Études sur la végétation du sud-est de la France à l'époque tertiaire*, dans les *Annales des Sciences naturelles*, 5^{me} série, partie Botanique, vol. XV. Paris, 1872.

descendu de quelques chaînes de montagnes, comme les Andes et la chaîne littorale du Brésil, les plaines chaudes environnantes ont dû les fondre rapidement et la végétation a toujours pu continuer dans les plaines voisines. Au contraire, les flores arctiques ou antarctiques et des pays tempérés actuels, ont changé fréquemment de place, les hékistothermes et les microthermes s'étant souvent substituées les unes aux autres. Si l'on adoptait l'opinion de M. Maurice Wagner ¹ que les migrations sont nécessaires à la production et consolidation de nouvelles formes, les hékistothermes et les microthermes seraient plus nombreuses en espèces que les mégathermes. Or, c'est le contraire qui est vrai. On compte aujourd'hui 30 ou 40,000 espèces intertropicales, et d'après quelques fossiles connus, il est probable qu'il a existé 2 ou 300,000 formes spécifiques analogues dans cette zone, sans parler des mégathermes qui ont vécu ailleurs et que l'abaissement des températures a détruites. Des hékistothermes, il existe seulement 3 ou 4000, sans aucune apparence qu'elles aient jamais été très-nombreuses. Les microthermes sont aussi inférieures en nombre aux mégathermes. Il est évident qu'un développement sur place, avec des conditions peu variables et rarement nuisibles, comme celui des mégathermes, a été plus fructueux que des changements de climat ou des migrations. Ce n'est pas que celles-ci ne mettent les végétaux dans des conditions favorables à la production et surtout à la conservation de nouvelles formes et de nouvelles dispositions physiologiques par un effet de l'isolement, mais elles sont accom-

¹ Die Darwinische Theorie und das Migrationsgesetz der Organismen. Br. in-8°. Leipzig, 1868.

pagnées de trop de mauvaises chances. Les invasions glaciaires, par exemple, expulsent matériellement et par le climat qu'elles supposent, une quantité d'espèces et en détruisent beaucoup d'autres.

Ainsi, des deux conditions qui ont été souvent mises en opposition comme influant sur les évolutions, le temps et les changements de climat, c'est le temps qui a le plus de valeur. Rien ne prouve qu'il soit en lui-même une cause de variation, mais il accumule celles qui arrivent, et il ne nuit pas, comme les changements le font toujours, quelquefois même d'une façon désastreuse.



Candolle, Alphonse de. 1874. "Constitution dans le règne végétal de groupes physiologiques applicables à la géographie botanique ancienne et moderne." *Archives des sciences physiques et naturelles* 50, 5–42.

View This Item Online: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/92821>

Permalink: <https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/247631>

Holding Institution

New York Botanical Garden, LuEsther T. Mertz Library

Sponsored by

The LuEsther T Mertz Library, the New York Botanical Garden

Copyright & Reuse

Copyright Status: Public domain. The BHL considers that this work is no longer under copyright protection.

Rights: <https://www.biodiversitylibrary.org/permissions/>

This document was created from content at the **Biodiversity Heritage Library**, the world's largest open access digital library for biodiversity literature and archives. Visit BHL at <https://www.biodiversitylibrary.org>.