

SUR LA
MÉTHODE DES SOMMES DE TEMPÉRATURE

APPLIQUÉE AUX

PHÉNOMÈNES DE VÉGÉTATION

PAR

M. ALPH. DE CANDOLLE

Lorsque, dans ma *Géographie botanique raisonnée*, en 1855, j'ai appliqué la méthode des sommes de température aux faits concernant les limites d'espèces, elle était à peine connue. Depuis, on s'en est beaucoup servi, principalement pour des questions d'agriculture; mais en même temps un illustre savant, M. Schacht¹, l'a repoussée comme ne répondant pas aux données expérimentales sur l'action de la température dans le développement des végétaux. Il insiste sur ce que l'effet de la chaleur peut être représenté sous la forme d'une courbe, propre à chaque fonction et chaque espèce, tandis que la méthode des sommes repose sur l'hypothèse d'un effet égal de degré en degré et de jour en jour, qui serait représenté graphiquement par une ligne droite. A cet égard, cependant, le célèbre physiologiste n'a rien dit de plus net que la phrase

¹ Physiologische Untersuchungen über die Abhängigkeit der Keimung der Temperatur, dans *Pringsheim, Jahrbuch*, 2, p. 370.

suivante de ma Géographie botanique (p. 46) : « *Il ne faut pas s'imaginer qu'une chaleur de 20°, par exemple, doit produire nécessairement un effet doublé sur les végétaux d'une chaleur de 10° pendant le même temps ; ni surtout qu'une chaleur de 40° doit produire un effet double de 20°. Plus on s'éloigne d'un certain milieu de température qui convient à une espèce, plus il est probable qu'une chaleur additionnelle ne produit pas un effet proportionné.* » Ailleurs (p. 57, etc.), j'ai répété que la méthode des sommes est approximative, qu'il faut l'employer comme une hypothèse, plus ou moins vraisemblable, selon les cas, et admissible surtout en ce qui concerne la période de la *végétation active et des températures ordinaires* (p. 58, ligne 6).

Tout en reconnaissant cette méthode comme imparfaite, un grand nombre de botanistes et d'agriculteurs ont continué de s'en servir, à défaut d'une autre plus exacte. Je me suis efforcé, avec eux, de la soumettre à des expériences directes, afin de constater l'étendue des erreurs possibles et les circonstances dans lesquelles, en l'appliquant, on s'éloigne le moins de la vérité. C'est dans le même esprit que des mathématiciens ont calculé des sommes de température aux époques de feuillaison, floraison et maturation de diverses espèces en divers pays, et si la méthode a montré, dans ce cas et dans quelques autres, certains côtés faibles, elle a rendu aussi des services. Je crois donc le moment venu de résumer les progrès acquis sur ce point, et, dans ce but, je me propose d'indiquer ce qu'on a constaté de plus réel quant à la manière d'agir de la température : 1° sur chaque fonction isolée d'une plante, 2° sur l'ensemble de sa végétation, jusqu'à la maturité des graines. On sera frappé de la concordance des

résultats obtenus dans ces recherches avec ceux que j'avais signalés en étudiant les limites géographiques des espèces sur le continent européen.

Dans ce travail de révision, je pourrai me dispenser de parler des deux méthodes proposées jadis par MM. Babinet et Quetelet (Voyez *Géogr. bot.*, p. 55-57) pour mesurer l'action de la température. La première (celle des forces vives) a été trouvée tout à fait inexacte¹, et la seconde (la somme des carrés) approche moins de la réalité des faits que la méthode ordinaire² des sommes au-dessus de 0°, tout en étant d'ailleurs d'un usage moins facile.

§ 1. *Effets de la chaleur à l'égard de chaque fonction, étudiés par la voie d'expériences.*

Les fonctions physiologiques sont toujours compliquées et se mêlent plus ou moins les unes aux autres. On s'efforce de les distinguer, pour plus de clarté et de facilité dans l'étude, mais il est presque impossible d'y parvenir d'une manière satisfaisante. Ainsi, la germination passe insensiblement à la croissance de la tige; la feuillaison s'annonce par la formation lente et obscure d'un bourgeon; elle continue par la production de mérithalles et de feuilles; la floraison commence par un bourgeon formé d'un

¹ Voir de Gasparin, *Influence de la température sur les progrès de la végétation* (Mém. Soc. imp. d'Agric., 1855), exemplaires à part, p. 13.

² Voir de Gasparin, *ibid.*, p. 12. — L'hypothèse reposait sur l'idée que les variations de température sont avantageuses à la plante, mais les expériences de M. Pedersen prouvent qu'elles sont tantôt avantageuses et tantôt nuisibles (*Arbeiten des botan. Institutes in Würzburg*, 1874, Heft 4, p. 578).

rameau et de feuilles ; enfin, la maturation du fruit passe à celle de la graine. Plusieurs de ces périodes peuvent être subdivisées, mais d'une façon qui n'est pas bien définie quant aux limites. Dans le tissu intérieur se passent d'autres fonctions, qui sont elles-mêmes complexes et mélangées, puisque les organes en apparence les plus simples ne le sont pas et se trouvent juxtaposés de manière à influencer les uns sur les autres. Quelques phénomènes, comme la circulation dans une cellule de Chara, peuvent être regardés comme simples, relativement parlant, mais ils sont d'une telle nature qu'il faut les observer dans des conditions artificielles, sous un microscope, avec des chances d'erreur difficiles à apprécier.

Évidemment, chaque fonction doit commencer et s'achever lentement. Cela résulte de la complication même des moyens qui produisent les phénomènes. Toute machine ne travaille pas dès la première impulsion qu'elle reçoit, parce que la force doit se propager et surmonter divers obstacles. Une fois en train, la machine marche à peu près selon la force qui lui est donnée. Plus tard, l'effet total obtenu devient souvent un obstacle et peut même arrêter le mouvement. Par exemple, un appareil hydraulique destiné à remplir un bassin, s'arrête quand le bassin est plein, si le liquide ne peut pas s'écouler. De même les débuts de beaucoup de phénomènes végétatifs sont obscurs, et leur terme est amené par des causes quelquefois forcées, dont l'effet commence par ralentir. Une feuille, par exemple, se produit lentement, elle grandit avec assez de régularité et de promptitude, puis sa masse de plus en plus difficile à soulever par adjonction de nouvelles cellules, amène un ralentissement, et enfin un arrêt. Il faut donc s'attendre, en général, à constater peu d'effet

d'une cause extérieure comme la température, au commencement et à la fin des phénomènes. Heureusement, il est permis de négliger, dans beaucoup de cas, les commencements et la fin comme choses peu apparentes et peu influentes. L'essentiel est ordinairement de savoir si, dans l'intervalle, la marche est à peu près proportionnelle à l'impulsion donnée.

La force appelée chaleur peut être appréciée dans les végétaux, soit par la vitesse du mouvement qu'elle imprime, soit par les matériaux transportés en définitive par le mouvement. C'est à peu près comme si on mesurait l'effet de la vapeur sur un chemin de fer en observant la marche des waggons, ou bien en comptant le poids des objets transportés d'une station à l'autre dans un temps déterminé.

Je citerai de bonnes observations d'après les deux méthodes.

M. Nägeli¹ a étudié le mouvement du protoplasma dans une cellule terminale de la feuille du *Nitella syncarpa* sous des températures de $+ 1^{\circ}$ C. à $+ 37^{\circ}$. Sans être bien persuadé que l'habile observateur ait pu savoir exactement la température, de seconde en seconde, sous son objectif, dans une chambre éclairée et de température variable, je transcrirai ses chiffres, les variations par l'effet de causes extérieures ne pouvant pas avoir été bien grandes.

A 0° , il n'y avait pas de circulation. mais à partir de 1° , un dixième de millimètre a été parcouru par un même globule, d'après la moyenne de plusieurs observations, sous :

¹ *Beiträge zur Wissensch. Botanik*, Heft 3, p. 77.

		11° en 7''	21°		31° en 1'',5
1° en 60''		12° 6'',4	22° en 3'',2		32°
2° 47''		13°	23°		33°
3° 1/2 33''		14° 5'',4	24° 2'',8		34° 1'',0
5° 24''		15° 5'',0	25°		35°
6° 19''		16° 4'',6	26° 2'',4		36°
7° 15''		17° 4'',3	27°		37° 0'',6
8° 11'',5		18° 4'',0	28° 2'',0		
9° 9'',5		19° 3'',8	29°		
10° 8'',0		20° 3'',6	30°		

Au-dessus de 37°, la circulation s'arrêta subitement.

Le mouvement était régulier sous chaque degré de température. En d'autres termes, sous 10°, par exemple, il passait un globule dans la longueur d'un dixième de millimètre en 8 secondes, par conséquent deux en 16'', 3 en 24'', etc. Chaque durée de 8'' ajoutait, dans ce cas, à la somme des températures 80°.

Si l'on veut comparer les sommes de température dans tous les cas observés, il faut multiplier les temps par les degrés du thermomètre. On obtient alors :

Degrés.	Sommes.	Degrés.	Sommes.	Degrés.	Sommes.	Degrés.	Sommes.
1	60	11	77	20	72	29	
2	94	12	76,8	21		30	
3 1/2	115	13		22	70,4	31	46,5
5	120	14	75,6	23		32	
6	114	15	75,0	24	67,2	33	
7	105	16	73,6	25		34	34,0
8	92	17	73,1	26	62,4	35	
9	85,5	18	72,0	27		36	
10	80	19	72,2	28	56	37	22,2

Entre 9 et 22°, le temps et la chaleur se compensent

à peu près, puisque les sommes sont fort peu différentes. Au-dessous et au-dessus un degré de plus de température produit des effets tout autres. Par conséquent, pour ce phénomène particulier, la méthode des sommes ne donne des indications suffisamment approchées de la vérité que sous les températures de 9-10° à 22-23°.

Dans cette expérience, la chaleur se montre bien ce qu'elle est d'après les notions actuelles de physique : un mouvement, cause lui-même de mouvements. Il n'y a, en effet, ni formation de tissu, ni transformation de substances qui puissent faire illusion. Je citerai maintenant des phénomènes dans lesquels la chaleur produit des effets plus compliqués, les uns de transport de liquides, les autres de transformation et d'accroissement du tissu cellulaire. Ces derniers, il est vrai, sont aussi des transports de molécules qui créent de nouvelles apparences, car les matériaux des cellules sont tirés de substances adjacentes.

La germination des graines sous différents degrés de température a été étudiée successivement par M. Fr. Burckhardt¹, M. Schacht², moi-même³, M. de Vries⁴, M. Kœppen⁵, et M. Pedersen⁶. Nous avons tous constaté

¹ Ueber die Bestimmung des Vegetationsnullpunktes, dans *Verhandl. der naturf. Ges. in Basel*, 1858, II, 1, p. 47-62.

² Ueber Abhängigkeit der Keimung von der Temperatur, dans *Pringsheim Jahrb.*, 1860, vol. 2, p. 343

³ De la germination sous des degrés divers de température constante, dans *Archives des sciences phys. et nat.*, 1865, t. XXIV, p. 243.

⁴ Matériaux pour la connaissance de l'influence de la température sur les plantes, dans *Archives néerlandaises*, 1870, vol. 5, p. 400.

⁵ Wärme und Pflanzenwachsthum, dans *Bull. de la Soc. imp. des natur. de Moscou*, 1871, vol. 2, p. 41.

⁶ Haben Temperaturschwankungen, etc., dans *Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg*, 1874, Heft 4.

un minimum de température au-dessous duquel chaque espèce ne peut germer, quel que soit le temps qu'on lui accorde, mais, pour observer le phénomène de la germination, nous avons employé des procédés différents et avons suivi des périodes de végétation différentes. La fixité des températures, surtout de celles voisines de 0° , a été plus grande dans mes expériences que dans les autres. Au moyen d'un appareil à réservoir de glace, j'ai pu maintenir la température de 0° pendant plus de 35 jours, sans aucune variation, et d'autres températures avec une variation qui n'a jamais dépassé un degré. J'arrêtais mes observations lorsque la radicule de la plante se montrait hors de la graine, et comme j'opérais dans une cave obscure, la lumière n'a jamais pu intervenir pour modifier le moins du monde l'effet de la chaleur. M. Burckhardt et M. Schacht n'ont pas expérimenté sous des températures aussi fixes, ni aussi nombreuses, et ils ont continué d'observer jusqu'à l'épanouissement des cotylédons, et même au delà, dans des chambres exposées à la lumière. MM. de Vries, Kœppen et Pedersen ont suivi la méthode de M. Schacht, avec ou sans modifications. Ainsi ma période d'observation a été plus courte, plus définie, et, entre les levées des graines que j'étudiais dans chaque espèce, la seule influence qui ait différé était la chaleur.

J'ai opéré sur dix plantes, appartenant à huit familles, sous des températures fixes, chacune comprise entre 0° et 41° C. Mon mémoire donne les chiffres obtenus, et une planche indique, sous forme de courbes, le temps de la germination sous l'influence de chaque degré. Voici deux exemples, l'un relatif à une espèce qui germe sous un minimum très-bas, l'autre à une espèce où le minimum est au contraire élevé.

La moutarde blanche, *Sinapis alba*, a germé sous 0°, le dix-septième jour¹. Ce minimum, aurait peut-être été trouvé plus bas encore, si j'avais pu conserver autour des graines de l'eau liquide à — 0°,5 ou — 1°, comme on y parvient dans des expériences de laboratoire, mais il m'a fallu abandonner ce détail un peu théorique et d'une difficulté très-grande aux recherches des physiciens. Entre 0° et 5° à 6°, chaque degré de température accélère beaucoup la germination du sinapis; ainsi, à 2°, quinze jours suffisent, à 4°, neuf jours. Ensuite il s'établit une marche plus régulière; l'accélération est moindre de degré en degré. De 12° à 20°, la levée a toujours lieu le second jour. A 21°, les graines germent en moins d'un jour (22 heures). Tel a été le maximum de vitesse, bien peu caractérisé relativement à celle sous les températures moins élevées. A partir de 25°, la vitesse s'est montrée un peu moindre. Sous 28°, une faible proportion des graines

¹ Avant cette expérience, on n'avait pas constaté de germination sous 0°. Il fallait employer pour cela un appareil de laboratoire, puisque dans le cours ordinaire des choses, au bord d'un glacier et même dans sa masse, la lumière, le vent, la pluie font varier des températures voisines de 0°, du moins dans un intervalle de temps un peu long. Chacun sait à quel point il est difficile de maintenir la température de la glace fondante quand on veut vérifier l'échelle d'un thermomètre. Que serait-ce s'il s'agissait d'une opération devant durer vingt ou trente jours? Depuis mes observations, le hasard a fourni deux autres exemples de germination à 0°. M. Uloth les a constatés (*Flora*, 1871, p. 185) pour des graines d'*Acer platanoides* et *Triticum vulgare*, qui s'étaient trouvées enfouies dans la glace d'une glacière obscure. L'auteur présume que ces graines avaient produit un peu de chaleur, grâce à la germination elle-même. Dans mon expérience, les graines de *Sinapis*, dont la petitesse est connue, étaient séparées les unes des autres par beaucoup de sable à 0° qui devait absorber vite la chaleur s'il s'en produisait. L'impulsion donnée à la plante venait peut-être alors uniquement de l'absorption d'eau et de gaz.

a pu germer, et cela à la fin du troisième jour. L'espèce souffrait évidemment. A 40° , aucune graine n'a levé.

Le melon Cantaloup, *Cucumis Melo var.*, n'a pas germé sous les températures inférieures à $16^{\circ},5$. A 17° , il a fallu plus de neuf jours. Depuis 19° , la marche est devenue à peu près uniforme, la levée jusqu'à 24° étant le troisième jour. De 25° à 28° elle s'est ralentie légèrement, car elle a eu lieu alors le quatrième jour, et jusque sous 40° , elle s'est maintenue à peu près ainsi. A $40^{\circ},6$, une graine a levé en 94 heures, soit 4 jours, moins deux heures.

Les autres espèces ont montré également une accélération d'abord rapide, ensuite assez uniforme pendant une longue série d'augmentations de température, et enfin un ralentissement, moins prononcé que l'accélération voisine du minimum. Les graines de *Collomia coccinea* (Polémoniacée annuelle) ont offert une exception bizarre. Elles peuvent germer entre 5 et 6° , mais elles ne marchent aisément que dans l'intervalle étroit de 9 à 17° . Au-dessus, la chaleur devient si nuisible à l'espèce que sous 21° il lui faut 27 jours! Au delà, elle ne lève plus.

Les courbes, tracées en prenant la ligne verticale pour représenter les degrés de température et l'horizontale pour les jours, font voir dans toutes les espèces : 1^o une branche inférieure (prolongée surtout quand le minimum de l'espèce est bas); 2^o une partie plus ou moins longue, presque parallèle à la ligne des températures; 3^o une branche supérieure, qui s'éloigne ordinairement peu de la verticale. Les graines de *Collomia* font exception par la brièveté de la partie moyenne et par la circonstance que la branche supérieure est plus étendue que l'inférieure.

Les sommes de température expriment les mêmes faits

sous une forme différente. Je vais les rappeler, en laissant de côté le *Collomia*, qui est exceptionnel, le *Linum*, où la sortie du germe présente des difficultés d'observation qui ont rendu les dates un peu incertaines, les *Nigella* et *Iberis amara*, où certaines graines n'ont pas levé par des causes inconnues, le *Cucumis Melo*, pour lequel le minimum est douteux et les termes de comparaison trop limités, et le *Mais*, dont la courbe fait présumer des erreurs d'observation, tenant peut-être à la grosseur de la graine.

SINAPIS ALBA

Température.	Jours	Sommes
		au-dessus du minimum qui est 0°
0°	17	0
1°,9	16	30,4
5°,7	4	22,8
9°,0	3 1/2	31,5
13°,0	1 3/4	22,7
17°,2	1,7	29,2
21°,1	1,9	40,1
25°,1	1 1/2	37,6
28°	3	84,0

LEPIDIUM SATIVUM

Température.	Jours.	Sommes au-dessus	
		de 0°	1° (le minimum)
1°,65	30	49	19
3°,0	11	33	22
5°,7	5	28	23
9°,2	3	28	25
13°,2	1,75	23	21
17°,0	1,5	25	24
21,1	1,58	33	32
28°,0	1,6	44	43

TRIFOLIUM REPENS

Température.	Jours.	Sommes au-dessus	
		de 0°	5°,5 (le minimum)
5°,7	10	57	2
9°,2	5	46	18
13°,2	3	39	23
17°,0	2,6	44	30
21°,1	1 ³ / ₄	37	27
25°,0	1 ³ / ₄	44	34
28°,0	3	84	67

SESAMUM ORIENTALE

Température.	Jours.	Sommes au-dessus	
		de 0°	11° (le minimum)
12°,6	9	113	14
16°,9	3	51	17
21°,1	1,4	29	14
24°,6	0,94	23	13
28°,0	0,92	25	15
40°,7	0,44	18	13

Il ressort de ces chiffres deux choses dignes d'attention :

1° Dans les deux manières d'additionner les températures, soit au-dessus de 0°, soit au-dessus du minimum de l'espèce, les premiers et derniers chiffres font disparate avec les intermédiaires, surtout quand il s'agit d'une espèce qui peut germer sous des températures très-différentes. La plante se montre ici comme une machine à vapeur, dont il ne faut pas calculer le travail avec une quantité insuffisante de combustible, ni en la chauffant au point qu'elle soit près d'éclater.

2° Lorsque le minimum indispensable de température est connu pour une espèce, en calculant les sommes au-

dessus de ce minimum, on trouve des chiffres plus semblables qu'en partant de 0°.

M. Burckhardt avait déjà fait cette remarque au sujet du *Lepidium sativum*, seulement elle n'était pas basée sur un aussi grand nombre de températures, ni surtout sur des températures aussi constantes. Ses chiffres ont pu d'ailleurs être influencés par la lumière. Il est inutile de les comparer aux miens, parce qu'ils concernent une période de végétation plus longue.

M. Schacht s'est attaché à suivre la jeune plante dans une période plus étendue encore, qu'il n'a cependant pas limitée d'une manière précise, par exemple à l'expansion ou l'achèvement d'une première ou d'une seconde feuille. Il a préféré s'arrêter à une durée de douze jours, et, dans ce laps de temps, de 48 heures en 48 heures, il a mesuré l'accroissement de la racine principale et de la tige dans plusieurs espèces¹. Comme je l'ai déjà dit, ses expériences étaient faites dans une chambre éclairée et sous des températures qui n'étaient pas très-fixes, ni, en général, très-différentes les unes des autres. Ses principales observations ont eu lieu sous 10 à 13° R., et d'autres sous des températures beaucoup plus élevées, mais aucune dans le voisinage de 0°.

En calculant les produits, du moins ceux qui se montrent sous la forme d'un allongement des organes, l'auteur a trouvé, par exemple pour le blé d'hiver, sous des

¹ M. H. Hoffmann (*Witterung und Wachstum*), en 1857, avait déjà suivi l'accroissement des tiges et racines de plusieurs espèces, en les mettant en comparaison avec les températures moyennes ou extrêmes et les sommes calculées de diverses manières. Il le faisait à l'air libre, mais dans des conditions qui ressemblent à celles d'un laboratoire par l'uniformité de plusieurs des causes d'influence. J'y reviendrai plus loin.

moyennes de 11°,5 à 11°,8 R. (10° à 13° R. quant aux extrêmes), les longueurs suivantes de la racine et de la plumule, exprimées en millimètres :

	Racine.	Plumule.
1 ^{er} jour, longueur primitive	3	1,0
4 ^{me} jour, longueur totale	37	4,8
6 ^{me} »	79	13,2
8 ^{me} »	118	31,2
10 ^{me} »	275	81,0
12 ^{me} »	343	118,0

En tenant compte seulement des accroissements, et de deux en deux jours, ils ont été pour les

	Racine.	Plumule.
1 ^{er} et 2 ^{me} jours,	3	1,0
3 ^{me} et 4 ^{me} »	34	3,8
5 ^{me} et 6 ^{me} »	42	8,4
7 ^{me} et 8 ^{me} »	39	18,0
9 ^{me} et 10 ^{me} »	157	49,8
11 ^{me} et 12 ^{me} »	68	37,0

Ainsi les allongements d'organes se sont accrus d'abord, mais au delà d'un certain temps ils ont diminué. M. Schacht signale pour chaque espèce, et pour une température qu'on peut regarder comme assez fixe, un point de croissance parfaite (*optimum*). Nous avons aussi obtenu, en mesurant la rapidité de la première élongation du germe sous des températures différentes, un degré *optimum*, seulement il était moins caractérisé, et c'est un des motifs pour lesquels je répugne à l'emploi de l'expression *optimum*, comme je l'expliquerai tout à l'heure plus positivement.

L'auteur insiste sur ce que les accroissements, dans cette période de végétation, ne sont pas en raison des

sommes de température. Pour compléter sa démonstration, j'indiquerai les sommes qui résultent de ses chiffres de température, d'après les moyennes de chaque double période de 48 heures.

4 ^{me} jour	47°,2 R.
6 ^{me} »	69°,6
8 ^{me} »	92°,8
10 ^{me} »	115°
12 ^{me} »	140°,4

M. Hugo de Vries (*Archives néerlandaises*, 1870, v. 5, p. 401) a suivi exactement la méthode de M. Sachs sous des températures différentes et en employant quatre des espèces sur lesquelles j'avais expérimenté. Je citerai ses chiffres en ce qui concerne le *Sinapis alba*. Il ne faut pas oublier que la période observée s'étend plus loin que la mienne.

Voici les longueurs, en millimètres, atteintes par la radicule, dans deux jours, sous des températures différentes, exprimées en degrés centigrades. Je mets en regard les sommes.

	Millimètres.	Sommes.
15°,4	3,8	30,2
21°,6	24,9	43,2
27°,4	52,0	54,8
30°,6	44,1	61,2
33°,9	30,2	67,8
37°,2	10,0	74,4

M. Kœppen (*Bull. Soc. nat. de Moscou*, 1871, vol. 2, p. 80) a répété également les expériences de M. Schacht, sur quelques-unes des mêmes espèces et sur le *Lupinus albus*. Il a trouvé, sous des températures constantes, cha-

cune comprise entre $14^{\circ},4$ C. et $39^{\circ},6$ C., des accroissements de la partie au-dessous des cotylédons de plus en plus forts, jusqu'à un certain degré propre à l'espèce, à mesure qu'il s'agit d'une température plus élevée, et qui diminuent ensuite. M. Pedersen a eu des résultats analogues, mais il s'est attaché surtout à voir l'effet des variations de température.

Dans toutes ces expériences, selon la méthode de Schacht, il s'agit, je le répète, du produit estimé par un allongement d'organes dans un temps déterminé et sous différentes températures, tandis que dans mes expériences la longueur d'accroissement était fixe pour chaque espèce, et l'effet de la chaleur était mesuré par le temps exigé pour l'allongement. En outre, dans la période que j'examinais les phénomènes de végétation de la plante sont moins compliqués.

La germination, considérée dès le semis jusqu'à une période plus ou moins avancée du développement de la tige et des feuilles, comprend en effet plusieurs phénomènes. Il y a d'abord l'absorption ou l'imbibition par la graine et par l'embryon. D'après les recherches de M. de Vries, la chaleur favorise la pénétration des liquides dans les tissus végétaux. Ensuite l'embryon s'accroît, et, avec la manière d'opérer de M. Burckhardt, de M. Schacht et de ses imitateurs, la production de chlorophylle, sous l'influence de la lumière, vient ajouter une cause d'accroissement à celles qui existent au moment où la racicule vient de sortir dans des conditions de complète obscurité. La production de chlorophylle et l'évaporation par les stomates, résultant de la lumière, donnent à la jeune plante de nouveaux matériaux et activent la circulation, indépendamment de la chaleur.

Sur les fonctions qui suivent les premiers développements de la plante, il a été fait peu d'expériences, et véritablement elles sont de leur nature très-difficiles, à cause de la complication inévitable des influences et des phénomènes.

S'agit-il de la feuillaison ? Personne n'ignore que l'humidité intérieure de la plante lui est favorable, comme la chaleur. Il faudrait donc, pour déterminer l'action de la température, voir se développer des bourgeons de pieds également arrosés et soumis à des températures fixes, de degrés différents. Mais dans ce cas même, l'état antérieur du végétal est une cause qu'il faudrait pouvoir éliminer. Si la plante a accumulé dans son tissu, avant l'expérience, des matériaux nutritifs plus abondants ou mieux distribués, l'accroissement des branches et des feuilles en sera modifié. Les horticulteurs estiment, en général, qu'un repos complet pendant l'hiver favorise le développement au printemps, tandis qu'une végétation entretenue par la chaleur pendant l'hiver produit un effet contraire¹. Les observations sur la feuillaison de végétaux, en rase campagne, sont très-nombreuses, mais comment dégager l'effet d'une certaine température au milieu des variations continuelles de chaleur et d'humidité, sans parler des conditions antérieures de l'hiver et de celles du tissu interne qu'on ne peut pas toujours supposer semblables dans diverses localités ou années ? Malgré ces obstacles et ces complications, il existe déjà quelques faits basés sur des

¹ Voir un excellent chapitre de Lindley, *on resting* (sur le repos), dans sa *Theory and practice of horticulture*, 1855, p. 506. Les expériences de M. Krasan sur des boutons de saule, soumises aux mêmes conditions de chaleur et d'humidité, à différentes époques de l'hiver, sont aussi très-probanes (*Sitzungsber. Akad. Wien*, April 1873).

expériences ou sur de bonnes observations, principalement pour le début de la feuillaison.

Le premier développement du bourgeon résulte de la chaleur qu'il reçoit de l'atmosphère, à l'endroit même où il se trouve, indépendamment de la température qui affecte les autres parties du végétal, ceci est démontré par une expérience d'Augustin-Pyramus de Candolle, en 1827, sur des boutures de saule placées la base hors d'une serre et le sommet dans l'intérieur ¹. M. Duchartre a confirmé pleinement ce fait par d'autres expériences, plus étendues, sur la vigne ². Le développement ultérieur de la branche dépend beaucoup des sucres communiqués par la tige, indépendamment de l'action de la chaleur, de l'humidité et la lumière sur la branche même et les feuilles qui se succèdent. La complication de ces causes résulte clairement des observations du comte de Gasparin sur les pousses de mûrier ³. Celles de M. Quetelet ⁴ et de M. Duchartre ⁵ sur des cultures forcées de lilas montrent bien que la chaleur accélère l'évolution des rameaux, même à l'obscurité, mais ces deux zélés observateurs ont donné les résultats généraux d'expériences et de pratiques très-curieuses, sans avoir suivi les températures et les accrois-

¹ Mémoire sur les lenticelles (*Ann. des Sciences nat.*, juin 1827), sixième observation.

² Expériences sur le développement individuel des bourgeons, *Journal de la Soc. imp. et centr. d'Hortic.*, 1865, vol. XI.

³ Influence de la température sur les progrès de la végétation. *Mém. de la Soc. centr. d'Agriculture*, 1855.

⁴ Sur les moyens de faire donner aux plantes leurs feuilles, leurs fleurs et leurs fruits à des époques déterminées. *Bull. de l'Académie royale de Belgique*, vol. 19, n° 4.

⁵ Examen physiologique des cultures forcées de lilas, de M. Laurent aîné. *Journal de la Soc. impér. et centr. d'Hortic.*, 1860, vol. 6, p. 272.

sements de jour en jour. D'ailleurs les températures n'étaient ni assez variées, ni chacune assez constante.

L'influence de l'époque à laquelle est donnée la chaleur ressort çà et là des observations. Ainsi, d'après M. Duchartre, il faut au mois de novembre quelques jours de plus qu'au mois de janvier, et surtout qu'aux mois de février et mars, pour obtenir dans les cultures forcées de M. Laurent la feuillaison et la floraison du lilas. Le moment favorable est celui où la reprise de la végétation a lieu naturellement pour cette espèce en plein air. Dans ce cas, ce doit être la distribution de certains suc dans le tissu de la plante qui influe. A la fin de la feuillaison, une autre influence se fait sentir : le même degré de chaleur ne produit plus le même allongement d'un rameau. Ainsi, à Orange, la température du mois d'octobre 1854 fut plus élevée que celle des mois de mai et juin suivants, et cependant, pour la principale branche de mûrier observée par M. de Gasparin, les mérithalles émis en octobre avaient seulement 44 millimètres de longueur, tandis que ceux de mai et juin en avaient 50 et 60,7.

M. de Gasparin rappelait ce qu'on voit facilement dans le mûrier, que l'humidité contribue beaucoup à l'extension des branches et à la grandeur des feuilles, tandis que la sécheresse produit des effets contraires. Or, dans les observations en rase campagne, cette influence intervient toujours, de même que celle du terrain, de la fumure, etc. L'auteur insiste aussi sur la végétation des diverses branches qui diffère selon leur position et direction, quoique la chaleur, l'humidité et le terrain soient semblables dans la même année. La chaleur fait ouvrir les bourgeons, mais il faut que ceux-ci trouvent au-dessous d'eux un liquide nutritif pour que la branche s'allonge.

Depuis ces observations de M. de Gasparin, M. Faivre en a fait d'autres, très-intéressantes, sur les résultats de l'enlèvement des feuilles chez le mûrier¹. Lorsque la température est convenable, un rameau privé de ses feuilles continue de s'allonger, seulement il est mal constitué à l'intérieur et ne grossit pas. Des feuilles nouvelles, mais plus petites, se multiplient, et quand on les laisse subsister, la formation des tissus se rétablit. On sent combien il est difficile de préciser le rôle de la température et de sa durée dans des phénomènes où les influences agissantes sont si nombreuses. On ne peut pas les supprimer toutes excepté une, parce que la plante en souffrirait, et cependant ce serait nécessaire pour une bonne expérience.

Que la floraison de chaque espèce demande une certaine chaleur, c'est bien évident, puisque beaucoup de plantes ne fleurissent pas dans les étés trop courts ou trop frais, en particulier quand elles se trouvent au nord de leur limite géographique naturelle. Mais comment découvrir ce qui, dans ce phénomène, tient précisément à la température et à sa durée, et ce qui résulte simplement de l'accumulation des suc pendant que d'autres fonctions végétatives ont rendu possible une formation de bourgeons à fleur? Cette production particulière et son développement ultérieur, jusqu'à la floraison proprement dite, résultent d'un arrêt dans la production des feuilles, arrêt déterminé sans doute par la nature de l'espèce et la difficulté croissante du transport des matériaux à feuille, mais qui est aussi favorisé par la sécheresse ou par la stérilité du sol. Telle espèce annuelle se met ordinairement après, je suppose trois feuilles, à produire des bourgeons

¹ Études physiologiques sur l'effeuillage chez le mûrier. *Mémoires de l'Acad. des sciences, lettres et arts de Lyon*, 1874, vol. XXI.

floraux, mais dans une année très-humide ou dans un terrain fortement fumé, ce sera après quatre feuilles ou cinq feuilles. Une graminée des pays tempérés mise dans une serre chaude et humide s'effilera sans fleurir, en d'autres termes, les portions de tiges et les feuilles continuent à se former, au lieu de fleurs. On arrive ainsi à l'idée que la floraison accompagne une certaine température qui s'est manifestée de jour en jour, mais qu'elle n'en dépend pas directement ou du moins complètement.

La pratique des horticulteurs dans l'opération de forcer, prouve bien la complication du phénomène de la floraison. Ils sont obligés, pour réussir, de donner de la chaleur, de l'humidité, de la sécheresse ou de la lumière, tantôt dans une certaine proportion, tantôt dans une autre, sans quoi la plante marche trop vite ou trop lentement, et les fleurs qu'ils veulent avoir à une époque déterminée risquent d'être dans de mauvaises conditions de forme ou de couleur. Dans la curieuse culture de lilas de M. Laurent, observée par M. Duchartre, il fallait de l'obscurité, parce qu'on voulait obtenir des fleurs blanches, mais l'obscurité continue aurait nui et l'on était obligé de donner de temps en temps assez de lumière pour que la plante ne souffrit pas. Malgré cette cause perturbatrice, à laquelle on ne peut se soustraire, une expérience ainsi faite donnerait la mesure de la chaleur nécessaire, en intensité et durée, pour amener les bourgeons floraux de lilas jusqu'à l'épanouissement des corolles, mais il faudrait pour cela opérer sous des températures bien constatées et continues. Chez M. Laurent¹, on maintenait environ

¹ Duchartre, Examen physiologique des cultures forcées de lilas, de M. Laurent. *Mémoires de la Soc. imp. et centr. d'Hortic.*, vol. 6, à la fin de l'article.

35° C. pendant la nuit, et 18 à 20° pendant le jour, et c'était de nuit que le développement des pousses s'opérait avec une remarquable rapidité¹. Probablement la formation des bourgeons à fleurs dépend peu ou point de la température, et, au contraire, l'évolution du bourgeon ressemble à celle d'un rameau ordinaire à feuilles, sur lequel la température exerce une action positive, concurremment avec le degré d'humidité, les sucS déjà produits dans la plante et enfin l'époque de l'évolution relativement à un repos antérieur plus ou moins complet.

L'effet de la chaleur sur la maturation n'est pas plus facile à isoler d'autres influences et à mesurer. Sous un rapport, il est même plus difficile, parce que la maturité d'un fruit ou des graines est quelque chose d'assez vague. Beaucoup de fruits se détériorent lentement, incomplètement, et des graines peuvent germer sans avoir mûri d'une manière qui paraisse, en théorie, complète.

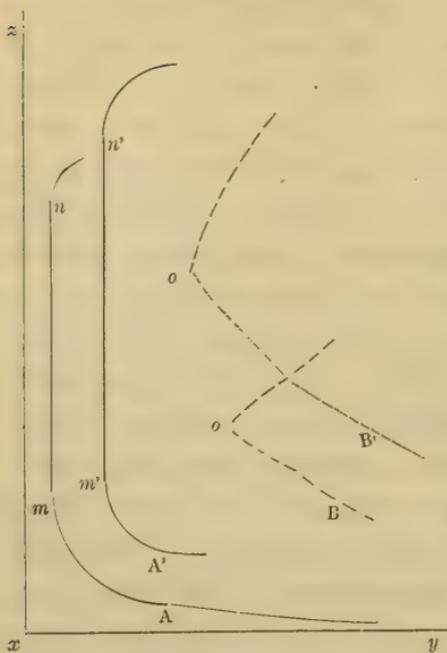
L'examen des diverses fonctions de la plante au moyen d'expériences horticoles ou de laboratoire ne donne pas, en définitive, des résultats clairs sur le mode d'action de la température. Plus on avance dans l'évolution du végétal, plus les fonctions se compliquent, soit par leur mélange, soit par l'augmentation des causes qui influent sur elles. Les premiers actes de la vie végétale, et encore mieux, les actes très-simples, comme la circulation des globules du Chara, montrent l'existence d'un minimum nécessaire de température pour chaque phénomène, en-

¹ Ceci démontre clairement que la température pendant la nuit n'est pas inutile aux végétaux, ainsi que le prétendait Kabsch, *Flora*, 1865, p. 525. M. Duchartre a observé un allongement des tiges de la vigne plus grand la nuit que le jour (*Journ. Soc. centr. d'hortic.*, 1866).

suite une action de plus en plus favorable de la chaleur à mesure qu'elle augmente, puis une diminution d'effet quand la chaleur dépasse un certain point, et finalement un arrêt sous un maximum. Les effets de la température peuvent donc être représentés, pour chaque fonction, par une courbe. Vers les deux extrémités de cette courbe, c'est-à-dire près du minimum et du maximum, les sommes de température pour une fonction déterminée sont très-dissemblables de ce qu'elles sont dans l'intervalle. *Il n'y a jamais une compensation exacte entre la température et sa durée quant aux produits obtenus, seulement l'erreur est moins considérable dans le parcours moyen de la courbe, c'est-à-dire sous les températures et avec les durées les plus communes dans le cours ordinaire des choses*¹. Au surplus, d'autres circonstances obscurcissent et compliquent toujours les expériences, à ce point qu'il est difficile de tirer de l'étude séparée des fonctions une conclusion sur la marche de leur ensemble à l'égard des faits de température.

Avant de passer à d'autres considérations, je dirai, un peu plus explicitement que je ne l'ai fait, pourquoi l'expression de *point optimum* introduite par M. Schacht ne me semble pas heureuse. Lorsqu'on représente par une courbe la marche d'un phénomène quelconque de végétation, la forme de cette courbe est presque toujours, au milieu, une longue étendue qui n'est pas très-différente d'une ligne droite, et, vers les deux extrémités, des branches qui s'en éloignent plus ou moins rapidement. Une fonction commence lentement et imparfaitement, continue avec assez de régularité, et enfin se ralentit et s'arrête, ce

¹ J'étais déjà arrivé à ces conclusions en 1865, à la suite de mes expériences sur la germination.



$x y$, échelle du temps.

$x z$, id. de la température.

qui produit des courbes analogues à A, A', non à B, B', comme on peut le voir en construisant la courbe de la vitesse de circulation des globules de Nitella, d'après les expériences de Nægeli mentionnées ci-dessus, ou par la planche de mon mémoire sur la germination de plusieurs espèces sous différents degrés. Au lieu d'avoir un point culminant prononcé, comme O, il y a une région ou étendue notable mn , $m'n'$, dans laquelle on ne distingue pas de point plus important que les autres. Dans cette portion moyenne et principale des courbes, la fonction marche à peu près en raison du temps et de l'impulsion, c'est-à-dire que la méthode des sommes y est applicable d'une manière assez exacte pour des phénomènes physiologiques, dont la nature ne comporte jamais une régularité parfaite.

(La suite prochainement.)