ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ BOTANIQUE

DE LYON

NEUVIÈME ANNÉE. — 1880-1881

N° 2

MÉMOIRES

COMPTES RENDUS DES SÉANCES

SIÉGE DE LA SOCIÉTÉ

AU PALAIS-DES-ARTS, PLACE DES TERREAUX

1882

DE L'INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE

SUR LE

DÉVELOPPEMENT DES VÉGÉTAUX

PAR

M. G. COUTAGNE

Je me suis proposé, dans le présent travail, de résumer les recherches expérimentales, les observations, les inductions théoriques diverses, qui ont eu pour objet, jusqu'à ce jour, de faire connaître les lois de l'influence de la température sur le développement des végétaux. Un résumé analogue forme, il est vrai, la matière de l'un des chapitres de tout traité élémentaire de physiologie végétale ; néanmoins, j'espère que les pages qui vont suivre présenteront quelque intérêt, à cause du point de vue spécial auquel je me suis placé. Ce petit essai peut, d'ailleurs, être considéré comme une sorte d'introduction à un ensemble de recherches expérimentales nouvelles sur cette intéressante question de physiologie végétale.

J'entre immédiatement en matière, en rattachant dès le début le sujet que nous avons à étudier à la théorie générale dont il n'est qu'un chapitre particulier.

I

Tout individu organisé est une *machine* dans l'acception la plus générale de ce mot en mécanique, c'est-à-dire un assemblage d'organes dépendant les uns des autres, et susceptible de transformer l'énergie qu'il reçoit du dehors en mouvement ou en différentes sortes de travaux équivalents. Cette transformation se présente sous des formes bien distinctes, suivant les êtres que l'on considère, et même suivant les différentes phases de la vie et les différents organes de ces êtres. L'énergie reçue provient soit des aliments, soit de l'oxygène destiné à la respiration, soit de l'action attractive du sphéroïde terrestre, soit, enfin, comme on l'observe surtout chez les végétaux, des vibrations calorifiques, lumineuses ou ultraviolettes que transmet à l'organisme le milieu ambiant. L'énergie sortante ou dépensée donne lieu à un grand nombre de phénomènes : le cheval de trait produit un travail mécanique en déplaçant des fardeaux ; les madrepores de l'Océan indien fixent la chaux et l'acide carbonique que les eaux de la mer tiennent en dissolution ; les arbres de nos forêts réduisent l'acide carbonique de l'air, etc., etc.

Mais il est une autre sorte de travail que l'on peut observer chez tous les êtres organisés, sans exception, et qui se présente toujours avec les mêmes caractères généraux : je veux parler de l'*évolution individuelle*, ce mouvement vital mystérieux, cette transformation incessante et régulière de tous les organismes vivants. Ces phénomènes *organotrophiques*, comme les a nommés Claude Bernard, sont les seuls qui puissent être considérés comme caractéristiques de la *vie ;* et les êtres organisés, considérés en dehors de ces phénomènes évolutifs (1), ne sont, après tout, que des assemblages d'organes en tout comparables, quoique infiniment plus perfectionnés, aux machines que l'homme imagine et construit pour son usage, et ne relèvent, comme elles, que des lois physico-chimiques du règne minéral. Or, « le problème de la physiologie ne consiste pas à rechercher « dans les êtres vivants les lois physico-chimiques qui leur « sont communes avec les corps bruts, mais à s'efforcer de trouver, au contraire, les lois organotrophiques ou vitales qui les « caractérisent (2) » ; et, à ce titre, il est d'un grand intérêt d'étudier sous tous les aspects ce travail évolutif des êtres organisés.

Quand on étudie le mouvement d'un point, en mécanique, on considère successivement sa trajectoire, et son mouvement sur cette trajectoire. De même, l'évolution des êtres organisés peut être envisagée à deux points de vue différents. On peut,

---

(1) Et en dehors, bien entendu, des phénomènes *volontaires*.
(2) Claude Bernard, *De la Physiologie générale*, 1872, p. 182.

d'abord, avec l'histoire naturelle descriptive, l'embryologie, l'anatomie et la phytologie comparées, étudier en elles-mêmes les différentes phases de l'évolution individuelle, et chercher, avec la physiologie, les lois qui président aux modifications que peuvent présenter ces différentes phases dans leur ordre ou dans leur nature ; car le physiologiste « ne cherche pas seulement l'expression de la loi organogénique évolutive, il veut déter-
« miner les conditions physico-chimiques de sa manifesta-
« tion (1) ». En second lieu, on peut rechercher, ce qui est encore du domaine de la physiologie, les lois propres de ce *mouvement* évolutif, les conditions physico-chimiques déterminantes de sa *durée*, et de la rapidité plus ou moins grande avec laquelle il s'accomplit. C'est à ce second point de vue seulement que nous allons étudier l'évolution des êtres organisés.

II

Chaque organisme peut vivre et se développer dans des circonstances variables dont les limites de variation sont tantôt éloignées, tantôt rapprochées ; au-delà de ces limites, le jeu de ses organes est troublé, on voit apparaître les monstruosités, les maladies ou la mort. Dans la présente étude, nous ne considérerons aucun de ces derniers phénomènes ; quand nous parlerons de la variation des circonstances auxquelles sont soumis les êtres organisés, nous supposerons toujours qu'on n'a pas dépassé ces limites au-delà desquelles le développement cesse de se produire normalement. Nous allons même donner à ce mot *normal* un sens précis. Chaque individu passe pendant sa vie par une série de formes distinctes qui constituent son évolution individuelle ; admettons que l'ordre et la nature des phénomènes vitaux qui définissent cette évolution soient invariables, et que leur durée soit seule influencée par les circonstances extérieures ; cette évolution, toujours la même pour les différents individus d'une même espèce, nous l'appellerons l'évolution individuelle *normale* de cette espèce. Nous introduisons donc ici l'hypothèse suivante : *Pour certaines espèces placées dans certaines conditions variables, les phénomènes vitaux qui caractérisent*

(1) Claude Bernard, *loc. cit.*, p. 180.

l'évolution individuelle sont toujours les mêmes, et se présentent toujours dans le même ordre; leur durée seule varie avec les circonstances. Nous aurons à rechercher dans quels cas et dans quelle mesure cette proposition est admissible, et c'est seulement dans ces cas-là, et dans la même mesure, que seront applicables les considérations théoriques que nous allons développer.

Chaque individu, nous venons de le rappeler, parcourt une évolution particulière; comme un mobile qui passe successivement par les différents points de sa trajectoire, et met à passer de l'un à l'autre des temps plus ou moins longs suivant la vitesse qu'il possède à chaque instant, de même, l'être organisé parcourt les différentes phases de son évolution individuelle en des temps variables et d'autant plus courts, que sa *vitesse évolutive* est plus grande. Mais, tandis que le mot vitesse a un sens bien défini dans le cas du mouvement d'un mobile sur sa trajectoire, le même mot, dans le cas qui nous occupe, ne représente rien de bien précis. Il en est de même du mot *développement*, lorsqu'on dit, par exemple, que tel végétal en est à la moitié ou au tiers de son développement. Il nous faut, tout d'abord, faire sortir de ces idées vagues la définition précise de grandeurs à la fois exprimables par l'algèbre, et accessibles à l'expérimentation.

Quand on dit qu'un végétal en est à la moitié ou au quart de son évolution, on ne parle d'ordinaire que des espèces chez lesquelles cette évolution s'accomplit régulièrement et toujours dans le même temps, et on veut dire que le temps nécessaire au développement complet est à moitié ou au quart écoulé, La grandeur que l'on dit dans ce cas être égale à 1/2 ou 1/3 sera très-bien représentée algébriquement par le rapport $\frac{t}{T}$ du temps écoulé depuis le commencement de l'évolution à la durée totale de cette même évolution. Je représenterai ce rapport par la lettre Δ, et je l'appellerai, *développement à l'instant* t. Δ sera une fraction croissant d'une manière continue de 0 à 1 pendant l'évolution de l'individu considéré.

Mais cette définition ne correspond à l'idée que représente d'ordinaire le mot développement que lorsque l'évolution s'accomplit toujours dans le même temps; si on peut donner à un individu une avance θ sur un autre, c'est-à-dire le faire parvenir un temps θ avant l'autre à une phase déterminée de son évolution, d'après la définition précédente, lorsque ces deux individus atteindront cette phase, le développement sera $\frac{t}{T}$, pour l'un et $\frac{t+\theta}{T+\theta}$ pour l'autre (en supposant qu'à partir de ce moment leur évolution se finisse pour chacun d'eux dans le même temps) ; la définition donne deux valeurs distinctes pour le développement, tandis que, dans l'acception ordinaire de ce mot, le développement est le même pour chacun d'eux. Pour faire disparaître ce désaccord, et généraliser cette définition, nous comparerons l'évolution de tous les individus d'une même espèce à l'évolution idéale de l'un d'entre eux, qui serait placé dans des conditions telles que son évolution, tout en restant *normale*, s'accomplît dans le moins de temps possible ; pour cet individu type, Δ sera ce que nous l'avons défini plus haut ; et pour un autre individu, le développement à un instant quelconque sera la valeur qu'aura eue la fraction Δ pour l'individu type au moment où il aura passé par l'état que possède à cet instant cet autre individu. Ainsi :

Considérons un individu type dont l'évolution est normale et de durée minimum ; le rapport du temps écoulé depuis le commencement de son évolution à la durée totale de cette même évolution est une fraction croissant proportionnellement au temps, et d'une façon continue, de 0 à 1 ; supposons que cette fraction soit égale à $\frac{1}{n}$ *lorsque l'individu passe par une certaine phase déterminée de son évolution ; lorsque tout autre individu de la même espèce atteindra cette même phase en parcourant son évolution, nous dirons que son développement est à cet instant égal à* $\frac{1}{n}$. *Le développement* Δ *est donc pour chaque individu une fraction croissant d'une façon continue de 0 à 1, mais non proportionnellement au temps, en général.*

Donner la valeur de Δ pour un individu revient donc à indiquer à quelle phase de son évolution en est cet individu ; de même que donner l'espace parcouru par un mobile depuis l'origine de son mouvement revient à indiquer en quel point de sa trajectoire ce mobile est parvenu, lorsqu'on connaît cette trajectoire et la position initiale du mobile.

Le développement ainsi défini, il est tout naturel d'appeler *vitesse évolutive* à un instant quelconque le rapport $\frac{d\Delta}{dt}$ de l'accroissement de Δ pendant un intervalle de temps infiniment petit, à cet intervalle de temps ; ce que nous énoncerons :

La vitesse évolutive est la dérivée du développement par rapport au temps.

De même que pour le développement, nous n'introduisons pas ici d'idée nouvelle ; nous ne faisons que préciser le sens généralement admis pour l'expression *vitesse évolutive.* Nous pouvons encore dans ce cas comparer le mouvement évolutif d'un être organisé au mouvement géométrique d'un point, et la vitesse évolutive $\frac{d\Delta}{dt}$ à la vitesse $\frac{ds}{dt}$, rapport de l'espace parcouru ds au temps infiniment petit mis à le parcourir ; cette comparaison est très-propre à fixer les idées, et l'on verra par la suite, sans que nous ayons à revenir sur ce point, que l'on peut poursuivre encore plus loin l'analogie entre ces deux ordres de phénomènes.

Il convient d'examiner maintenant quelle sorte de relation lie Δ au temps. L'observation et l'expérience nous fournissent le fait général suivant : *le développement normal peut être accéléré ou retardé par la variation de certaines quantités*, telles que la température du milieu où vit l'être considéré, les coefficients qui définissent l'état physique ou chimique de ce même milieu, etc. Appelons x, y, z,... toutes ces quantités, dont les variations ont la propriété de modifier la durée de l'évolution ; nous pourrons dire que la vitesse évolutive est fonction des quantités x, y, z... ; et comme, d'ailleurs, nous ne savons pas *à priori* si l'influence de la variation de ces quantités est ou n'est pas différente suivant l'âge de l'individu, $\frac{d\Delta}{dt}$ doit être aussi considérée comme une fonction de Δ ; en sorte que, traduisant en algèbre ce que nous venons d'énoncer, on peut poser la relation générale :

$$(1) \qquad \frac{d\Delta}{dt} = F(\Delta, x, y, z, \ldots),$$

la fonction F étant probablement différente pour chaque espèce, chaque race peut-être, si ce n'est quant à sa forme, du moins quant aux constantes qui entrent dans son expression.

Montrons dès à présent par un exemple quelle sorte de problèmes on pourrait résoudre, si on connaissait cette fonction F. Une espèce végétale est semée dans une contrée où elle n'a pas encore été cultivée. La météorologie fait connaître le climat de cette contrée, ou, en d'autres termes, permet de prévoir suivant quelles lois varieront avec le temps les quantités x, y, z, ... Si l'on porte dans l'équation (1) les valeurs d'x, y, z, ... exprimées en fonction du temps, cette relation deviendra :

$$\frac{d\Delta}{dt} = f(\Delta, t),$$

qui, intégrée, donnera :

$$\varphi(\Delta, t) = 0$$

Lorsque l'évolution normale sera terminée, Δ sera égal à 1, et t à T (je suppose que l'on ait pris pour origine des temps l'instant où Δ a commencé à croître à partir de 0) ; en sorte que l'équation :

$$\varphi(1, T) = 0$$

résolue par rapport à T donnera le temps nécessaire au végétal pour parcourir entièrement son évolution normale. On voit, sans qu'il soit nécessaire d'insister davantage, l'application qu'il y aura lieu de faire de la présente théorie à l'étude des limites septentrionales et méridionales des céréales ou autres plantes cultivées. Nous aurons d'ailleurs à revenir un peu plus loin sur ce sujet.

Il s'agit donc maintenant d'entreprendre l'étude de cette fonction F. La méthode à suivre est tout indiquée : il nous faut observer les différentes valeurs que prend la vitesse évolutive lorsqu'on fait varier successivement chacune des quantités x, y, z, ..., toutes les autres restant constantes, et conclure de cette comparaison la forme de la fonction F par rapport à chacune de ces variables. Mais il est nécessaire auparavant d'apprendre à mesurer expérimentalement la vitesse évolutive.

III

Soit un individu organisé qui, dans son évolution, change de forme ; son développement Δ croît avec le temps, non proportionnellement au temps, en général; mais pendant un intervalle de temps infiniment petit, nous pourrons admettre cette proportionalité ; cela revient à supposer constante la vitesse évolutive pendant cet intervalle de temps infiniment petit.

A l'instant considéré, cette vitesse évolutive est, je suppose, $\frac{d_1\Delta}{dt}$; c'est-à-dire que tandis que le temps croîtra de dt, Δ croîtra de $d_1\Delta$. La forme de l'individu variera aussi pendant ce temps dt ; soit l une des longueurs dont la forme est fonction (par exemple le rayon, le diamètre ou la circonférence d'un grand cercle, si la forme est sphérique, la hauteur ou le rayon du cercle de base, si la forme est cylindrique, etc.) ; pendant l'intervalle dt, l variera de $d_1 l$, et la vitesse d'allongement de l pourra aussi pendant le même intervalle de temps infiniment petit être considérée comme constante ; en d'autres termes, après un intervalle $2\,dt$, Δ aura varié de $2\,d_1\Delta$ et l de $2\,d_1 l$; après $p\,dt$, Δ aura varié de $p\,d_1\Delta$ et l de $p\,d_1 l$. Supposons maintenant que les circonstances changeant, la vitesse évolutive soit p fois plus grande que dans le premier cas ; Δ variera de $d_2\Delta$ et l de $d_2 l$ pendant l'intervalle dt. Dire que la vitesse évolutive est p fois plus grande, c'est dire que :

$$d_2\Delta = p d_1\Delta,$$

ou, en d'autres termes, qu'après un temps dt dans ce second cas, Δ aura varié comme pendant $p\,dt$ dans le premier cas ; pendant $p\,dt$, l variait alors de $p\,d_1 l$, il variera encore cette fois de $p\,d_1 l$, car à une même valeur de Δ ne correspond qu'une forme possible, et une seule valeur de l, par conséquent (c'est une nouvelle façon d'énoncer l'hypothèse première qui nous a permis de définir l'évolution normale). Donc

$$d_2 l = p d_1 l.$$

Des deux dernières égalités que nous venons d'écrire, on conclut :

$$\frac{d_2\Delta}{d_2 l} = \frac{d_1\Delta}{d_1 l},$$

c'est-à-dire :

$$\frac{d\Delta}{dl} = k,$$

k étant une constante, à un instant considéré, c'est-à-dire *une fonction de* Δ *seulement, et non des quantités* x, y, z,... ; il en résulte que :

$$\frac{d\Delta}{dt} = k\frac{dl}{dt}.$$

Au lieu de considérer une longueur comme élément définissant la forme, on aurait pu prendre une surface ou un volume ; cela n'aurait fait que changer la valeur numérique du facteur k. Nous pouvons donc énoncer la proposition suivante :

A. *A un instant quelconque, la vitesse évolutive d'un individu est proportionnelle à la vitesse de variation de l'un quelconque des éléments qui peuvent définir géométriquement sa forme.*

Au lieu de considérer la forme qui varie corrélativement avec le développement, considérons les substances qui sont élaborées par l'organisme, animal ou végétal, et qui sont rejetées dans le milieu extérieur, où l'analyse chimique se charge de les rechercher et de les doser. A une variation infiniment petite $d\Delta$ du développement, correspond l'élimination d'une quantité dq de ces substances, comme tout à l'heure correspondait à ce même accroissement $d\Delta$ une variation dl de la longueur l; en raisonnant comme précédemment, nous arriverons à la proposition suivante :

B. *A un instant quelconque, la vitesse évolutive d'un individu est proportionnelle à la vitesse avec laquelle il rejette hors de son organisme les substances qui y sont élaborées.*

On comprend, sans qu'il y ait besoin d'insister, que ce dernier énoncé n'est applicable que dans l'étude des phénomènes analogues à la respiration, phénomènes continus, ou, s'ils sont périodiques, à période très-courte ; et si, par exemple, il s'agit d'un dégagement d'acide carbonique dans l'air atmosphérique, la quantité que nous devrons considérer comme proportionnelle à la vitesse évolutive sera le rapport de la quantité d'acide dégagé à la durée de ce dégagement, pourvu que cette durée soit très-petite par rapport à celle de l'évolution ; car, remarquons-le bien, ces deux premières propositions A et B ne sont applicables en toute rigueur que pendant un intervalle de temps infiniment petit, ou du moins pendant une phase de l'évolution telle, que les vitesses de variation de l et q soient sensiblement indépendantes de Δ, c'est-à-dire invariables lorsque x, y, z,... sont constants. La troisième proposition, que nous allons établir, pourra s'appliquer, au contraire, à des fractions assez grandes, ou même à la totalité, de l'évolution.

Supposons que, pendant une certaine période de l'évolution, la vitesse évolutive soit indépendante de Δ. Rendons toutes les quantités x, y, z,... invariables ; F $(x, y, z,...)$ devient une constante ; j'appelle Δ_1 et Δ_2 les valeurs de Δ correspondant au commencement et à la fin de la période, et je prends pour origine du temps le commencement de cette même période ; alors l'intégration de l'équation :

$$\frac{d\Delta}{dt} = F\,(x, y, z, ...)$$

donne la relation :

$$\Delta_2 - \Delta_1 = t.\ F\,(x, y, z, ...).$$

Si dans une autre expérience x, y, z, ... prennent des valeurs constantes différentes x', y', z', ..., on aura de même :

$$\Delta_2 - \Delta_1 = t'\ F\,(x', y', z', ...).$$

F $(x, y, z, ...)$ et F $(x', y', z', ...)$ sont les vitesses évolutives dans ces deux cas ; le produit de la vitesse évolutive par la durée de la période est constant. Donc :

C. *Quand, pendant toute une période de l'évolution, la vitesse évolutive est constante, la durée de cette période est en raison inverse de la vitesse évolutive.*

L'application de ce principe suppose que Δ n'entre pas dans la fonction F, ou du moins que son influence soit très-faible et négligeable pendant un certain temps, le temps de la phase considérée.

IV

Nous pouvons aborder maintenant l'étude expérimentale de la fonction F. Parmi les différentes variables x, y, z,... nous choisirons plus spécialement la température, que nous appellerons x, et nous laisserons de côté, pour le moment, l'influence de la lumière, de l'humidité du sol, de l'état hygrométrique de l'air, de la quantité d'aliments azotés ou minéraux déposés dans le sol, etc.

Tout d'abord, il y a lieu de se demander si notre hypothèse première, relativement à l'évolution normale, est applicable au cas présent, c'est-à-dire aux végétaux soumis à des températures variables. Il n'y a pas de doutes à cet égard. En effet, tous les végétaux, et même, pouvons-nous ajouter, tous les animaux qui ne possèdent pas un milieu intérieur à température indépendante, sont exposés aux variations quotidiennes ou annuelles de la température, et le jeu de leurs organes n'en est nullement troublé. Si même, au moyen de l'expérimentation, nous augmentons l'étendue des variations de la température, nous voyons toujours l'évolution s'accomplir normalement, c'est-à dire n'être influencée que dans sa durée. La pratique journalière de l'horticulture a tellement vulgarisé ces phénomènes, qu'ils passent pour ainsi dire inaperçus, quand il s'agit des végétaux. Quant aux animaux, ainsi que le dit Réaumur à propos des lépidoptères, « cette analogie qui se trouve entre l'accroissement des papillons et celui des plantes ne nous doit pourtant paraître singulière que parce que nous ne sommes pas accoutumés à en voir une pareille entre l'accroissement des plantes et celui des grands animaux (1) ».

L'ouvrage de Réaumur est d'ailleurs rempli d'exemples de retards ou d'avances considérables données au développement de certains insectes. Des chrysalides d'une chenille épineuse de l'ortie (tome I, pl. 26, fig. 1), qu'il avait eu l'ingénieuse idée de faire couver par une poule, en les plaçant dans une boule en verre de la forme d'un œuf, se transformèrent en papillon au bout de 4 jours, tandis que leurs sœurs, restées dans des flacons à la température de l'air extérieur, ne se transformèrent que 10 jours plus tard : 4 jours, au lieu de 14, pour la durée de l'évolution de la chrysalide. Des chrysalides de la chenille du tithymale (tome I, pl. 13, fig. 1), qui devaient éclore en juin 1734, furent mises dans une cave en janvier 1734 ; en août 1735, au moment où Réaumur écrivait son mémoire, elles étaient encore vivantes, et en bon état : un an de vie leur était ajouté. Ces deux exemples sont suffisants pour rappeler tous les autres faits analogues qu'il serait facile de recueillir en grand nombre dans les ouvrages de physiologie, et nous pouvons admettre très légitimement la proposition qui nous a permis de définir l'évolution normale.

L'ensemble des observations relatives à l'influence de la température sur les phénomènes végétatifs a conduit les botanistes à formuler les deux propositions suivantes :

(1) *Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes*, t. II, 1736. Premier mémoire, *De la durée de la vie des chrysalides*.

1° « Toute fonction ne commence à s'opérer que lorsque la température de la plante ou de la partie de la plante considérée atteint un degré déterminé au-dessus du point de congélation des sucs cellulaires, et elle cesse dès que la température dépasse un autre degré également déterminé. » (1)

2° « Les fonctions de la plante s'accélèrent, et leur intensité s'accroît à mesure que la température s'élève à partir de sa limite inférieure, jusqu'à une certaine température à laquelle la fonction présente un maximum d'activité ; elle se ralentit ensuite, et son intensité décroît à mesure que la température continue à s'élever, jusqu'à s'annuler enfin complètement à la limite supérieure. » (2)

Nous pouvons conclure de ces observations générales que la vitesse évolutive peut être représentée, comme fonction de la température, par la formule :

$$(2) \qquad \frac{d\Delta}{dt} = ae^{-h^2(x-c)^2},$$

qui est la plus simple des formules algébriques définissant une grandeur qui croît d'abord lentement, puis vite, pour atteindre un maximum, et qui revient ensuite à sa valeur initiale.

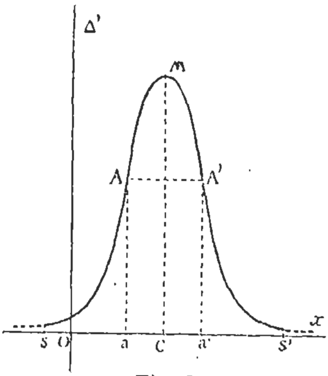


Fig. 1

La fig. 1, dans laquelle les abcisses correspondent aux températures x, et les ordonnées aux vitesses évolutives Δ', donne la représentation graphique de cette formule. La courbe ainsi obtenue est asymptote à l'axe des x, au lieu de lui être tangente, comme l'exigent les deux propositions énoncées plus haut. Mais, d'une part, nous ne pouvons avoir la prétention d'exprimer par une formule une loi rigoureusement conforme aux phénomènes naturels si compliqués que nous cherchons à analyser en ce moment, et nous devons nous contenter d'une

(1) J. Sachs, *Traité de botanique*, trad. franc. par M. Van Tieghem, 1874, p. 853.
(2) *Ibidem*, p. 855.

approximation empirique assez voisine de la réalité. D'un autre côté, on peut admettre que la vitesse évolutive est toujours différente de 0, quoique excessivement petite, lorsque le végétal considéré est soumis à des températures voisines de celles qui déterminent sa mort ; au delà ou en deçà de ces limites Os et Os' (1), par exemple (fig. 1), la courbe représentative de la vitesse évolutive n'existe plus, et cette discontinuité brusque en s et s', que manifeste la figure, est en harmonie avec les faits, et représente bien la mort violente qui est causée soit par la congélation des tissus, soit par la coagulation des substances organiques albumineuses.

Les coefficients a, h et c, de la formule précédente, doivent-ils être considérés comme fixes pendant toute la durée de l'évolution, ou comme variables avec Δ ? Cette dernière hypothèse, la plus générale d'ailleurs, est évidemment très-souvent réalisée. C'est ainsi que pour certains organismes, une température, très-favorable pendant une période de leur existence, devient défavorable à une autre phase de leur évolution. M. Duclaux (2), dans une série de recherches très-intéressantes sur les conditions physiologiques de l'évolution des graines de vers à soie, est arrivé à ce résultat inattendu, que le froid, c'est-à-dire des températures voisines de 0°, favorisent le développement des graines *annuelles* à un certain moment de leur existence, deux ou trois semaines environ après la ponte, tandis qu'à tout autre moment, c'est à une température de 20 à 25° qu'il faut les soumettre, si on veut activer le plus possible leur développement. « L'exemple de cette graine conservée pendant cinq mois à la température de 23°, comparée à celui de la graine du 10 avril, qui après avoir passé tout l'hiver au froid, a éclos entièrement au bout de huit jours d'étuve, prouve que l'éclosion d'une graine est loin de dépendre uniquement de la quantité totale de chaleur qu'elle reçoit depuis sa ponte, de quelque manière d'ailleurs qu'on évalue cette quantité. Un autre élément intervient avec

---

(1) Il est à noter d'ailleurs que ces limites ne sont pas fixes pour chaque espèce ; elles varient beaucoup suivant les différents organes que l'on considère, suivant la quantité d'eau plus ou moins grande que renferment ces organes, etc.

(2) *Annales de l'Ecole normale*, 1869, t. VI, p. 85-105 ; *Annales de chimie et de physique*, 1871, t. 24, 4e série, p. 290 ; *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 1876, t. LXXXIII, p. 1049.

une action prépondérante : c'est le travail physiologique dont la graine est le siège. Tant que ce travail n'a pas pris une certaine direction, la chaleur est sans effet ; bien plus, elle est nuisible.... Ce qui favorise cette manière de voir, c'est qu'en refroidissant à 4 ou 5° une graine en pleine éclosion, on arrête brusquement et pendant très-longtemps le travail énergique dont elle est le siège. Ce travail se continue sourdement, et finit par s'opérer ; mais il faut longtemps. Veut-on lui redonner en quelques heures sa première activité, il n'y a qu'à porter de nouveau la graine à la température de 20 à 22°. Deux jours suffisent alors pour terminer ce que deux mois, à la température de 4 ou 5°, n'auraient pu faire (1).... On est donc autorisé à admettre que au moins jusqu'à la limite de — 10°, les effets produits sur la graine par un abaissement de température sont comparables dans leur nature, et diffèrent seulement par leur intensité ; que cette intensité n'est croissante ni décroissante régulièrement avec la température, mais présente un maximum pour un certain point de l'échelle thermométrique. Où est placée cette espèce de 0 physiologique de la graine ? Je le crois supérieur au 0 ordinaire, mais sans en être sûr, et c'est un point à élucider. Quoiqu'il en soit de sa position, il est évident qu'il faut compter avec lui dans l'étude de tous les problèmes que soulève la recherche du meilleur mode de traitement des graines, depuis leur ponte jusqu'à l'éclosion... » (2). En d'autres termes, il semble que le coefficient c de notre formule (2), soit, dans le cas actuel, d'abord voisin de 20°, puis descende aux environs de 0°, pour revenir ensuite pendant le reste de l'évolution (de la graine) à sa valeur primitive.

Je viens de citer avec quelques détails les recherches de M. Duclaux, parce que ce sont les seules dans lesquelles on ait bien nettement démontré le fait de la variabilité des conditions de température les plus favorables. Mais il est bien probable que des faits analogues seront constatés, lorsqu'on étudiera, à ce point de vue, le développement de certains végétaux. Un grand nombre de plantes annuelles, telles que : *Hutchinsia*

(1) *Annales de l'Ecole normale*, 1869.
(2) De l'action physiologique qu'exercent sur les graines de vers à soie des températures inférieures à zéro. 1876, *Comptes rendus Acad. des sciences*, t. LXXXIII, p. 1051.

petræa, *Saxifraga tridactylitis*, *Holosteon umbellatum*, *Myosuros minimus*, *Erophila vulgaris*, *Veronica arvensis*, *verna*, *præcox*, *Valerianella carinata*, etc., etc., semblent en effet, avoir besoin d'un séjour plus ou moins prolongé à basse température ; car leurs graines, mûres au commencement de l'été, restent insensibles aux chaleurs humides de l'été et de l'automne, et germent, au contraire, après avoir subi les froids de l'hiver, dès les premiers beaux jours du printemps suivant. C'est peut-être également au même ensemble de phénomènes qu'il conviendrait de rattacher le fait de l'indifférence par rapport à la chaleur, de certaines races de blé, dites blés d'automne, qui, semés au printemps, restent en herbe pendant tous les mois d'été, « après un temps de repos bien plus long, et une température bien supérieure à celle qui, au printemps, fait monter en tige non-seulement les blés semés en automne, mais même les blés de printemps. » (1) Remarquons que, pour compléter l'analogie, il en est de ces blés d'automne et de printemps comme des différentes races de vers à soie ; car c'est seulement la graine *annuelle*, et non la graine *bivoltine* ou *polyvoltine* qui s'est montrée sensible à l'influence bienfaisante du froid, dans les expériences de M. Duclaux.

Quoi qu'il en soit, de la variation des coefficients a, h, et c, on peut diviser l'évolution complète de tout végétal en plusieurs périodes distinctes pendant lesquelles ces paramètres resteraient sensiblement invariables ; cela revient à considérer à part, et indépendamment les uns des autres, les divers phénomènes de la vie des plantes : germination, foliation, floraison, maturation des fruits, etc. On pourra de la sorte simplifier l'analyse de ces phénomènes si complexes, et obtenir des formules empiriques susceptibles de les représenter exactement.

V

En jetant un coup d'œil général sur l'ensemble des faits relatifs à l'influence de la température sur le développement des végétaux, nous sommes arrivés à une première expression de la

---

(1) L. Vilmorin, 1859, Note sur l'indifférence de quelques plantes par rapport à la chaleur artificielle. *Comptes rendus Acad. des sciences*, t. XLVIII, p. 587.

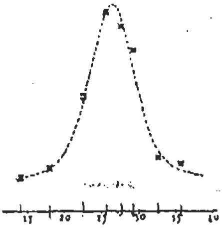
vitesse évolutve $\frac{d\Delta}{dt}$ en fonction de la température x. Afin de pénétrer plus avant dans l'étude de notre sujet, nous allons considérer maintenant chacune des trois propositions que nous avons établies dans un précédent paragraphe.

La première de ces propositions est relative à la vitesse d'accroissement. Parmi les différentes recherches qui ont eu pour but d'étudier comment varie la vitesse d'accroissement chez les végétaux, nous examinerons seulement les suivantes qui sont citées dans le Traité de botanique de M. Sachs (1). MM. Köppen et H. de Vries ont mesuré l'allongement de la racine de différentes plantes qui étaient restées pendant 48 heures exposées à des températures constantes et différentes. Ils ont trouvé ainsi les nombres suivants :

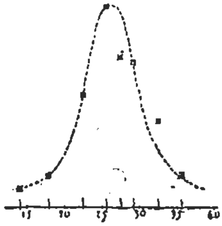
TEMPÉRATURE.	ALLONGEMENT DE LA RACINE, EN MILLIMÈTRES.		
	Lupinus albus.	*Pison sativum.*	*Zea mais.*
14°,1	9,1	5,0	0,0
18°,0	11,6	8,3	1,1
23°,5	31,0	30,0	10,8
26°,6	54,1	53,9	29,6
28°,5	50,1	40,4	26,5
30°,2	43,8	38,5	64,6
33°,5	14,2	23,0	69,5
36°,5	12,6	8,7	20,7
	Sinapis alba.	*Lepidion sativum.*	*Linon usitatissimum.*
15°,1	3,8	5,9	1,1
21°,6	24,9	38,0	20,5
27°,4	52,0	71,9	44,8
30°,7	44,1	44,6	39,9
33°,9	30,2	26,9	28,1
37°,2	10,0	0,0	9,2

Si on construit, à l'aide de ces nombres, les courbes représentatives des vitesses évolutives, on obtient les figures ci-jointes, dans lesquelles l'échelle des abcisses est de 1 millimètre pour 1 degré centigrade, et l'échelle des ordonnées de 1 millimètre pour 2 millimètres d'allongement. On voit avec quelle remarquable régularité les différents points correspondant aux nom-

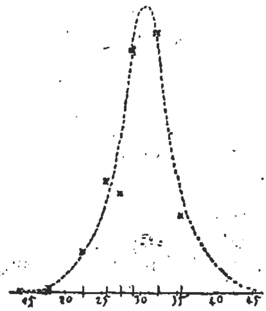
(1) *Traité de botanique*, par J. Sachs, traduction française de M. Ph. Van Tieghem, 1874, p. 983.



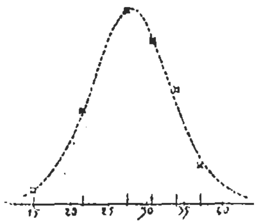
Lupinus albus (Köppen).
Fig. 2



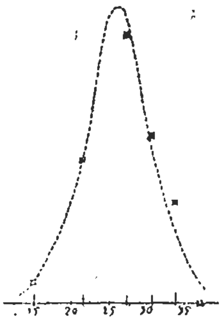
Pison sativum (Koppen).
Fig. 3



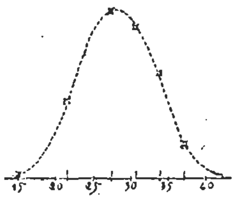
Zea mais (Koppen).
Fig. 4



Sinapis alba (de Vries).
Fig. 5



Lepidion sativum (de Vries)
Fig. 6



Linon usitatissimum (de Vries).
Fig. 7

bres observés viennent se placer dans le voisinage de courbes, de même forme que celle de la figure 1, et susceptibles d'être représentées par la même formule.

Mais il y a lieu de remarquer que la mesure de la vitesse d'accroissement est susceptible d'une bien plus grande précision que celle qui a été obtenue dans les expériences que nous venons de citer. En effet, supposons, pour fixer les idées, qu'il s'agisse de l'accroissement d'une racine ; il faudrait observer directement l'allongement de cette racine dans un temps relativement court ; pour cela, on pourrait, par exemple, faire deux visées successives de l'extrémité de la racine avec un microscope, sorte de cathétomètre spécial, qui aurait un oculaire à réticule, et dont l'axe optique serait susceptible de se déplacer dans le sens de l'allongement de la racine, ce déplacement étant lui-même réglé par une vis micrométrique. Le point de mire serait obtenu en parsemant la coiffe de la racine de quelques grains de poussière brillante, telle que du sulfure d'antimoine finement pulvérisé (1). Ces points brillants forment de petites constellations parmi lesquelles on peut choisir un point de mire facilement reconnaissable, après un déplacement de tout l'ensemble. Dans ces conditions, on évaluerait, sans trop de peine, le centième de millimètre, et dans un intervalle d'une heure, on pourrait très-bien observer la variation de longueur des racines, celles-ci pouvant être d'ailleurs très-facilement maintenues à une température rigoureusement constante pendant cet intervalle de temps, à l'aide d'un thermo-régulateur (2). Cette méthode aurait l'avantage de permettre d'étudier l'influence des variations de la température sur la vitesse d'accroissement, cette question présentant encore plusieurs points obscurs (3) ; on pourrait également étudier de la sorte l'influence de la lumière, de l'état hygrométrique de l'air, et, en général, de toute condition physico-chimique du milieu extérieur ayant quelque influence sur la vitesse d'accroissement ; car, s'il est facile de soumettre un végétal à un ensemble de conditions constantes pendant un laps de temps peu prolongé, il n'en n'est plus de même si l'expérience doit durer un ou deux jours, l'influence exercée par ces conditions sur l'organisme pouvant d'ailleurs beaucoup varier suivant la durée de leur action.

A ce point de vue, il est un autre procédé, beaucoup plus sensible, qui pourrait rendre de grands services, s'il était pratiquement réalisable, en permettant d'obtenir à un instant quelconque, pour ainsi dire, c'est-à-dire dans un intervalle de quelques secondes, la vitesse d'accroissement de l'organe mis en expérience. Voici quel serait ce procédé : on observerait les anneaux d'interférence produits par un rayon de lumière mo-

---

(1) Ce procédé, aussi simple qu'ingénieux, a été employé par M. A. Cornu, dans ses recherches sur l'élasticité des métaux étirés en fils.

(2) Il va sans dire que le microscope micrométrique serait placé hors de l'enceinte à température constante qui renfermerait la racine ; cette enceinte, dans la portion correspondant à l'extrémité de la racine, serait une sorte de prisme rectangulaire, muni d'une petite fenêtre destinée aux visées ; le réservoir du thermo-régulateur serait placé à côté de la racine, et règlerait la température d'un lent courant d'air humide ; dans le cas de températures supérieures à celles de l'air ambiant, on empêcherait le dépôt de buée sur la face interne de la lame de verre fermant la fenêtre en dirigeant obliquement contre la face externe de cette lame un jet d'air chaud et sec, etc., etc.

(3) Voir plus loin, page 120.

nochromatique dirigée normalement à un ensemble de deux surfaces réfléchissantes, l'une plane, l'autre courbe, par exemple deux petites lames de verre convenablement préparées, dont l'une serait fixe et l'autre directement reliée à l'organe dont on voudrait mesurer l'allongement (1). A tout allongement d'une demi-longueur d'onde de la lumière employée, correspondrait le déplacement complet d'un anneau lumineux ; si l'on suppose une vitesse de 1 millimètre à l'heure (condition fréquemment réalisée, comme on peut le voir, dans les tableaux cités précédemment), c'est-à-dire une vitesse de 0,27 de micron à la seconde, et si la lumière employée est celle de la soude, dont la longueur d'onde est de 0,58 de micron, on verrait dans l'intervalle d'une seconde chaque anneau lumineux se déplacer jusqu'à prendre la place de son voisin ; en sorte que l'on pourrait dire, en toute rigueur, que l'on « voit croître » le végétal mis en expérience (2). Malheureusement, ce procédé, en raison même de sa sensibilité, présente des difficultés presque insurmontables dans la pratique, et il est peu probable que l'on parvienne jamais à mettre les appareils employés assez complètement à l'abri de toute cause de vibration, pour que le déplacement que l'on veut observer ne soit pas entièrement masqué par les petites oscillations de toute sorte que produiraient infailliblement l'agitation de l'air, l'élasticité des appareils, et surtout l'élasticité des tissus organisés mis en expérience (3).

---

(1) « ..... Un rayon de lumière avec ses séries d'ondulations d'une ténuité extrême, mais parfaitement régulières, peut être considéré, en quelque sorte, comme un micromètre naturel de la plus grande perfection, et particulièrement propre à déterminer les longueurs extrêmement petites qui échapperaient à tout autre moyen de mesure. » — H. Fizeau, 1864, Recherches sur la dilatation et la double réfraction du cristal de roche échauffé ; in *Ann. de physique et de chimie*, t. II, 4e série.

(2) Dans le cas de certains végétaux, tels que le *Bambusa arundinaria*, dont les jeunes pousses s'allongent souvent de plus de 30 ou 40 centimètres dans une seule journée, ainsi que je l'ai souvent observé à Saint-Chamas, ce mode d'amplification, s'il était réalisable, donnerait une image si rapide de l'accroissement, que l'on ne pourrait pas suivre de l'œil, et encore moins mesurer exactement, le déplacement successif des anneaux lumineux.

(3) Je ne parle pas ici des divers appareils dits *Auxanomètres* (voir *Traité de botanique*, par Ph. Van Tieghem, 1881, 1er fascicule, p. 27), qui ont été imaginés pour étudier surtout comment varie, *avec le temps*, *les conditions extérieures étant constantes*, la vitesse d'accroissement des végétaux ; ces appareils seraient peu propres à donner la loi de cette même vitesse d'accroissement, lorsqu'on la considère *à un instant déterminé* de l'évolution, et que l'on fait *varier*, au contraire, *les conditions extérieures.*

VI

Notre seconde proposition est relative à la vitesse de dégagement au dehors de l'organisme de substances susceptibles d'être dosées chimiquement dans le milieu ambiant. Pour les végétaux, on doit songer naturellement à l'acide carbonique produit par la respiration, et à l'oxygène dégagé par les cellules à chlorophylle. On n'a pas encore étudié d'une façon bien complète l'influence de la température sur ces deux sortes d'activité ; il semble, cependant, que l'absorption d'oxygène présente une marche indéfiniment croissante, et que l'absorption d'acide carbonique suive une loi analogue à celle de la vitesse d'accroissement (1). Mais il faut s'attendre à trouver une certaine indépendance entre les manifestations de ces deux sortes d'activité, et la loi d'évolution organique des végétaux ; car nous voyons chaque jour les plantes d'un même champ présenter entre elles des différences considérables dans l'importance de leur système foliacé, sans que pour cela on observe de différence bien sensible dans l'époque de leur floraison ou des autres phases de leur évolution. Il est probable que l'absorption d'oxygène et la réduction de l'acide carbonique doivent seulement atteindre de certaines valeurs minimum, telles que l'évolution individuelle ne soit pas troublée ou même arrêtée complètement, comme une machine qui a besoin d'une sorte d'alimentation minimum pour que son mouvement ne soit pas interrompu, c'est-à-dire pour que les résistances passives de ses organes soient vaincues, et qui, lorsque son alimentation dépasse plus ou moins ce minimum, est capable de produire en outre des travaux extérieurs en plus ou moins grand nombre.

Toutefois, il est des cas dans lesquels l'étude de la fonction respiratoire présenterait quelque intérêt. Ainsi, chez les vers à soie, il est probable que la graine, depuis la ponte jusqu'à l'éclosion, perd toujours un même poids, par suite de sa respiration, quelle que soit la température à laquelle elle est maintenue, ou, en d'autres termes, dégage toujours la même quantité d'acide carbonique pendant toute la durée de son évolution. Ce

---

(1) *Traité de botanique*, par Ph. Van Tieghem, 1881, p. 151 et 160.

fait demande vérification ; mais, s'il est exact, c'est en toute rigueur que notre seconde proposition est applicable à ce cas, et la vitesse évolutive pourrait être mesurée à chaque instant par la vitesse du dégagement d'acide carbonique, vitesse qu'on obtiendrait en opérant comme l'a fait M. Duclaux (1). Il deviendrait par suite facile de rechercher l'expression générale de la vitesse évolutive en fonction de la température x et du développement Δ, c'est-à-dire de voir comment varie avec le développement les coefficients a, h, c, dont nous avons parlé précédemment, et l'on pourrait vérifier directement si l'action physiologique du froid découverte par M. Duclaux correspond, ainsi que nous l'avons présumé, à une oscillation de la constante c pendant la durée de l'évolution de la graine.

Enfin, je signalerai encore un cas intéressant, dans lequel l'emploi de notre seconde proposition pourra rendre peut-être quelques services ; je veux parler des fermentations. Dans cet ordre de phénomènes encore mal connus, quant à leur nature intime, on voit d'un côté de petits organismes vivre et se multiplier, et, de l'autre, des transformations chimiques s'opérer dans le milieu où se développent ces organismes. Dans quelle mesure ces deux phénomènes sont-ils corrélatifs l'un de l'autre? Les chimistes sont loin d'être d'accord sur ce point ; les uns considèrent, avec M. Pasteur, l'alcool et l'acide carbonique (je suppose qu'il s'agisse de la fermentation alcoolique) comme des produits excrétés par la levure, substances dont la formation serait intimément liée à son développement et à ses fonctions physiologiques ; d'autres, avec M. Berthelot, considèrent plutôt la levure comme un réactif analogue à certaines substances organiques non organisées, telles que l'albumine, la gélatine, et provoquant le dédoublement du glucose indépendamment de tout phénomène vital. En étudiant comment varie avec la température la production de l'acide carbonique et de l'alcool, on arriverait peut-être à éclairer la question. En effet, si l'en-

(1) *Annales de l'Ecole normale*, 1869, t. VI, p. 85, 105. — Dans ce travail, M. Duclaux a étudié comment varie l'activité respiratoire suivant l'âge de la graine, c'est-à-dire suivant son développement, tandis que ces mêmes expériences, mais en plus grand nombre, pourraient montrer comment varie, aux différents moments de leur développement, l'activité respiratoire, c'est-à-dire la vitesse évolutive, lorsque la température est elle-même variable.

semble des recherches expérimentales dont j'expose le programme dans le présent travail conduit à reconnaître chez les végétaux une loi à peu près uniforme et générale dans l'influence de la température sur la vitesse évolutive, et si, d'un autre côté, cette loi ne peut être assimilée à aucune de celles qui règlent les vitesses de décomposition ou transformations chimiques en fonction de la température, il suffira de regarder auquel de ces deux ordres de faits il y a lieu de rattacher les phénomènes de la fermentation, pour décider dans quelle mesure ces phénomènes sont corrélatifs du mécanisme vital.

VII

Notre troisième proposition, applicable seulement lorsque la vitesse évolutive est constante, exprime simplement que la durée de l'évolution est en sens inverse de la vitesse évolutive.

D'après ce que nous avons vu dans les précédents paragraphes, il semble possible de prévoir dans quels cas la vitesse évolutive est constante, c'est-à-dire dépend seulement de la température et non du développement : *c'est lorsque, pendant toute une période de l'évolution, l'espèce considérée vit depuis un grand nombre de générations* (1) *dans des circonstances extérieures peu variables et oscillant autour d'un état moyen, et que, d'autre part, pendant cette même période, l'organisme ne subit aucun changement physiologique ou morphologique important* (2). Ces conditions semblent être réalisées à peu près chez les petits végétaux annuels à courte évolution, lorsqu'on les considère à partir de la germination jusqu'au moment de la maturité des nouvelles graines, ou bien jusqu'au moment, plus facile à saisir avec précision, de l'anthèse des fleurs les premières écloses. Si donc on exposait, pendant cette partie de leur évolution, un grand nombre de ces végétaux dans une série de petits châssis vitrés, où les conditions de lumière, humidité, etc.,

---

(1) Nous visons par ces mots l'influence de l'habitude, ou, si l'on veut, de l'hérédité, sur l'époque de certains phénomènes de la vie des plantes (différentes races de blé, de vers à soie, etc.). Voir les remarques très-intéressantes de M. Grisebach (*La Végétation du Globe*, traduction française de M. de Tchiatchef, 1877, p. 159) sur les différences que présentent, par rapport à la loi du développement, les diverses races ou espèces d'orge.

(2) Par exemple les changements d'état d'œuf à larve, de larve à nymphe, et de nymphe à insecte parfait, chez les insectes.

seraient les mêmes, la température seule variant de l'un à l'autre, tout en étant maintenue constante dans chacun d'eux, on obtiendrait encore de la sorte l'expression de la vitesse évolutive en fonction de la température.

Lorsque la température n'est pas constante, ce n'est que par approximation que l'on peut appliquer la même proposition, en considérant la température moyenne pendant l'intervalle de temps considéré. J'ai essayé, à ce point de vue, de tirer parti de deux tableaux que le P. Cotte a intercalés dans son traité de météorologie (1): l'un (tableau X, livre III) donne, d'après Duhamel, « le temps de la maturité des grains de froment, seigle et avoine, pour les années de 1741 à 1770; » l'autre (tableau XII, livre III) donne la « somme des degrés de chaleur qui ont agi sur la surface de la terre dans les mois d'avril, mai et juin, de 1748 à 1770 ». Voici, en ne considérant que le froment, un extrait de ces deux tableaux :

(a)	(b)	(c)	(d)	(e)
1748	26 juillet	1081	90,3	110,7
1749	4 août	1037	99,3	100,7
1750	18 juillet	1031	80,3	124,5
1751	3 août	1001	98,3	101,7
1752	26 juillet	1084	90,3	110,7
1753	19 juillet	1169	82,3	121,5
1754	29 juillet	1115	93,3	107,1
1755	20 juillet	1348	84,3	118,6
1756	5 août	939	100,3	99,7
1757	20 juillet	1299	84,3	118,6
1758	2 août	1227	97,3	102,7
1759	15 juillet	1106	79,3	126,1
1761	16 juillet	1138	80,3	124,5
1762	20 juillet	1253	84,3	118,6
1763	1er août	986	96,3	103,8
1764	20 juillet	1102	84,3	118,6
1765	23 juillet	1144	87,3	114,5
1766	30 juillet	1104	94,3	106,0
1767	11 août	980	106,3	94,0
1768	4 août	1062	99,3	100,7
1769	1er août	961	96,3	103,8

(1) *Traité de météorologie*, par le P. Cotte, prêtre de l'Oratoire et curé de Montmorenci, correspondant de l'Académie royale des sciences, Paris (imprimerie royale), 1774.

Les colonnes *a* et *b*, années et temps de la maturité du froment, appartiennent au tableau X (il n'y a pas eu d'observations pendant l'année 1760) ; la colonne *c*, extraite du tableau XII, donne « la somme totale des températures des trois mois d'avril, mai et juin », c'est-à-dire la somme des nombres exprimant les températures moyennes de chaque jour, pendant ces trois mois ; les nombres inscrits dans la colonne *d* ont été obtenus en ajoutant ou retranchant à 91 (nombre total des jours des trois mois considérés), les avances ou les retards (exprimés en jours) des dates de la colonne *b* sur l'époque moyenne de la maturité du froment, époque calculée d'après cette même colonne *b*, et qui est le 26e,7 jour de juillet ; enfin, les nombres de la colonne *e* sont les inverses, multipliés par 10 000, des nombres de la colonne *d*, c'est-à-dire sont des nombres proportionnels à la vitesse évolutive supposée constante pendant les trois mois. La figure 8 a été obtenue en reportant comme ordonnées les nombres de cette dernière colonne, à l'échelle de 2 millimètres pour une unité, l'échelle des abcisses étant de 2 millimètres pour 10 unités des nombres de la colonne *c*, ou en d'autres termes de environ 2 millimètres pour un dixième de degré Réaumur (1) ; les petits points quadrangulaires noirs sont ceux obtenus de la sorte ; puis les centres de gravité de ces premiers points, pris consécutivement deux par deux, ont été construits, et ont formé des centres de gravité de premier ordre ; ceux-ci, associés deux par deux, le premier avec le troisième, le second avec le quatrième, le troisième avec le cinquième, et ainsi de suite, ont donné des centres de gravité de second ordre, qui, associés eux-mêmes deux par deux de la même façon, ont fourni des centres de gravité de troisième ordre, qui correspondent aux petits cercles à hachures de la figure 8 (2). Malgré cet artifice des centres de gravité, on voit qu'on est loin d'obtenir une courbe régulière. Toutefois j'ai tenu à montrer par un exemple comment on peut tirer parti des observations météorologiques, combinées à l'observation directe des phénomènes de la vie des

(1) Par suite d'une erreur du graveur chargé de réduire par la photographie l'épure originale de la figure 8, l'échelle de cette figure est en réalité un peu plus grande que celle que j'indique ici.

(2) Chaque centre de gravité du troisième ordre est donc le centre de gravité de six points consécutifs de la série primitive, les deux moyens de ces six points étant pris chacun deux fois dans cette composition.

plantes. Il va sans dire que, pour obtenir des résultats vraiment concluants, il faudrait des observations poursuivies pendant un très-grand nombre d'années, et se rapportant, non à une période de trois mois, mais à toute la durée de l'évolution. On

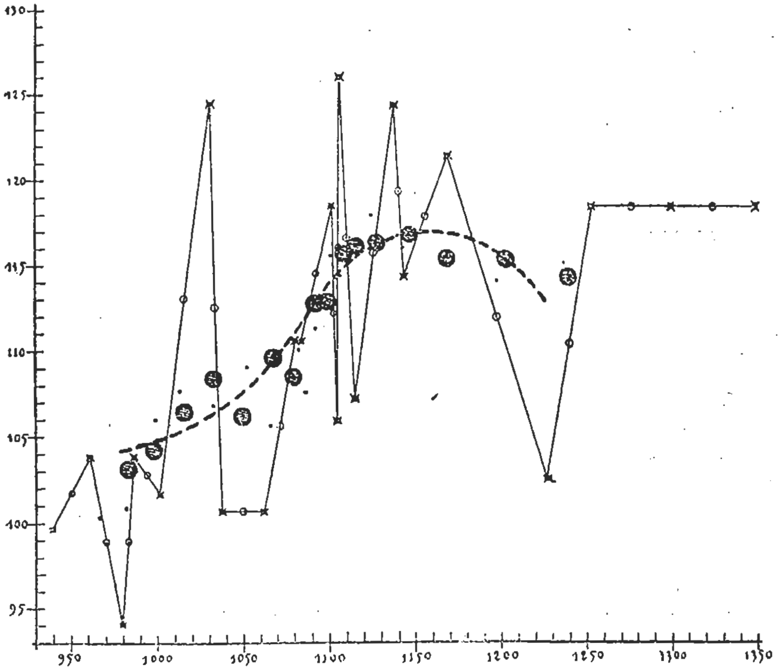


Fig. 8

pourrait également observer le même végétal pendant une même année, en différentes localités, par exemple auprès des différentes stations météorologiques du nord et du midi de la France ; ces sortes de recherches seraient surtout intéressantes en ce qu'elles permettraient de vérifier au moyen d'une interpolation approchée par différences finies la formule de la vitesse évolutive qu'on obtiendrait par l'expérimentation directe à des températures constantes. Rappelons, en dernier lieu, qu'il ne faudrait pas perdre de vue dans ces recherches la particularité que présentent les blés d'automme et de printemps, et que par conséquent les individus mis en expérience devraient, pour être comparables, appartenir à la même race, c'est-à-dire provenir de graines récoltées sur le même pied, ou sur plusieurs pieds voisins, dans le même champ, si ce sont des végétaux cultivés, et dans la même colonie, si ce sont des espèces sauvages.

VIII

Nous avons indiqué, jusqu'ici, comment l'expérimentation ou la simple observation pouvait conduire à déterminer la forme de la vitesse évolutive $\frac{d\Delta}{dt}$ en fonction de la température x. Mais, depuis longtemps déjà, on a eu en géographie botanique à considérer l'influence de la température sur le développement des végétaux, et les nombreux auteurs qui se sont occupés de cette question ont proposé, explicitement ou implicitement, pour cette fonction, différentes formes qu'il nous faut successivement passer en revue.

Il est un fait d'observation pour ainsi dire vulgaire, c'est que les récoltes des céréales sont dans un pays d'autant plus tardives que la température est moins élevée pendant les mois d'avril, de mai et de juin, mois pendant lesquels les végétaux prennent la plus grande partie de leur accroissement. Dès le commencement du siècle dernier, en 1735, Réaumur (1), en présence de ce fait, chercha à en dégager une loi susceptible d'expression algébrique. Il eut l'idée de faire la somme, pour les trois mois dont nous venons de parler, des nombres exprimant les températures moyennes de chaque jour, cette température étant obtenue en prenant la moyenne arithmétique des deux températures minimum et maximum observées le matin et dans l'après-midi de chaque journée. Il appela cette somme la *somme de chaleur* ayant agi pendant ces trois mois ; ce qui, dans son esprit, correspondait sans doute à l'idée que nous exprimerions aujourd'hui en disant que ce nombre est proportionnel, et peut servir de mesure, à la quantité de calories absorbées par les végétaux pendant ces trois mois. Quoi qu'il en soit, cette expression de somme de chaleur, ou somme de température, s'est conservée jusqu'à nos jours pour désigner, en géographie botanique, le nombre de degrés obtenus, en procédant comme Réaumur, la méthode employée pour avoir la température moyenne de chaque journée ayant seule été modifiée. Réaumur, ayant calculé ces sommes de chaleur pour les trois mois d'avril, mai

---

(1) *Mémoires de l'Académie des sciences*, 1735.

et juin de 1734 et 1735, trouva respectivement 343, 405 et 512 pour 1734, et 270, 328 et 417 pour 1735. « D'où l'on voit que la chaleur qui a agi sur la surface de la terre pendant chacun des mois d'avril, mai et juin 1734, a été plus considérable que celle qui a agi pendant les mêmes mois de 1735, et d'où il suit que cette dernière année a dû être plus tardive que l'autre, comme elle l'a été. » Il admet donc, sans l'énoncer d'une façon positive, le principe suivant : *Il faut une même somme de température pour mûrir une même espèce végétale.* Et il ajoute : « Peut-être paraîtra-t-il curieux de continuer les comparaisons de cette espèce, et de les pousser même plus loin..., de comparer entre elles les sommes de chaleur du même mois en différents pays. On fait des récoltes des mêmes graines dans des climats de température fort différentes ; on verra avec plaisir la comparaison de la somme des degrés de chaleur des mois pendant lesquels les blés prennent la plus grande partie de leur accroissement et parviennent à une parfaite maturité dans les pays chauds, comme en Espagne, en Afrique, dans les pays tempérés, comme en France, et dans les pays froids, comme ceux du Nord. »

C'est dans le but de contribuer, pour sa part, à ces études intéressantes que Réaumur avait ainsi esquissées, que le P. Cotte a publié, dans son traité de météorologie, les deux tableaux dont nous avons parlé au paragraphe précédent, et qui donnent, pour une vingtaine d'années consécutives, les sommes de chaleur des mois d'avril, mai et juin, et les époques de la maturité du froment, du seigle et de l'avoine. Il dit, en parlant de ces tables : « J'ai été frappé de cette correspondance qui se rencontre presque toujours entre la somme plus ou moins forte des degrés de chaleur indiqués par le thermomètre pendant les mois d'avril, mai et juin, et le temps plus ou moins avancé de la maturité des grains (1) » ; et en comparant les nombres inscrits dans ces deux tables, ajoute-t-il, « on trouvera toujours que le temps de la maturité des blés a été d'autant plus retardé que la somme des degrés de chaleur a été moins grande, et *vice versa* ». Cette dernière phase est en quelque sorte l'énoncé indirect du principe implicitement admis par Réaumur ; ou du

---

(1) *Traité de Météorologie*, 1774, p. 422.

moins cette phrase en est l'application immédiate au cas des céréales dont s'est seulement occupé le P. Cotte.

Ce n'est qu'en 1837 que nous trouvons ce principe formulé d'une façon nette et générale, en même temps qu'étendu à toute la durée de l'évolution des espèces végétales ; en sorte que son application n'est plus restreinte, comme le faisait Réaumur et le P. Cotte, aux seuls mois de l'année pendant lesquels les végétaux prennent la plus grande partie de leur développement. C'est M. Boussingault qui l'a énoncé, comme résultat généralisé de ses recherches sur la durée de la vie des plantes cultivées dans différents climats. Voici la forme sous laquelle il le donne : « Le nombre des jours qui sépare le commencement de la végétation d'une plante annuelle de la maturité est, dans chaque climat, en raison inverse de la température moyenne sous laquelle la végétation a lieu, en sorte que le produit de ce nombre de jours par la température est constant » (1).

Il est facile de voir qu'en employant les notations qui nous ont servi jusqu'ici, cet énoncé correspond à la formule :

$$\frac{d\Delta}{dt} = kx,$$

ou k serait une quantité positive et constante pendant toute l'évolution ; en sorte que la représentation graphique de la vitesse évolutive à un instant quelconque de l'évolution serait une droite mn passant par l'origine, et faisant avec l'axe des x un angle aigu (fig. 9).

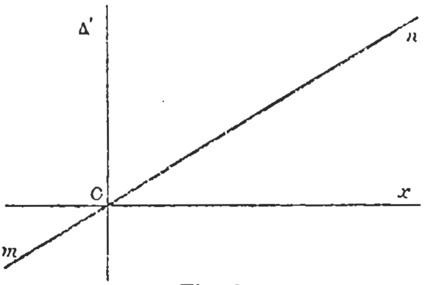


Fig. 9

Supposons en premier lieu, pour plus de généralité, que la vitesse évolutive soit linéaire par rapport à x, et de la forme :

$$\frac{d\Delta}{dt} = ax + b.$$

Je dis qu'il en résulte la proposition suivante : *Une tempéra-*

(1) *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 1837, p. 178.

ture variable agit sur le développement exactement comme le ferait, pendant le même temps, une température constante égale à la température moyenne pendant cet intervalle de temps. En effet ; soient x_1, x_2, ... x_n les températures pendant les n intervalles de temps dt en lesquels je puis décomposer le temps t ; j'aurai les n équations :

$$\begin{aligned} d_1\Delta &= (ax_1 + b)\, dt, \\ d_2\Delta &= (ax_2 + b)\, dt, \\ &\ldots\ldots\ldots\ldots \\ d_n\Delta &= (ax_n + b)\, dt\,; \end{aligned}$$

et en additionnant membre à membre toutes ces égalités :

$$\Delta_n - \Delta_1 = a\,(x_1 + x_2 + \ldots + x_n)\,dt + nbdt\,;$$

que je puis écrire :

$$\Delta_n - \Delta_1 = \left[a\,\frac{x_1 + x_2 + \ldots + x_n}{n} + b\right] t,$$

égalité qui est la traduction algébrique de la proposition énoncée ci-dessus. (On voit que la température X que nous prenons ici pour température moyenne pendant un intervalle de temps t est définie par la relation :

$$Xt = \int_0^t x dt,$$

x étant la température réelle pendant cet intervalle de temps)

Ainsi, chaque fois que nous admettrons pour $\frac{d\Delta}{dt}$ une forme linéaire par rapport à x, et en particulier dans le cas qui nous occupe en ce moment, on sera en droit de considérer la température moyenne, au lieu des températures réelles, comme le faisait Réaumur pour chaque journée, comme le fait M. Boussingault pour toute la durée de l'évolution. Et remarquons, d'un autre côté, que lorsque $\frac{d\Delta}{dt}$ ne sera pas linéaire par rapport à x, il ne sera plus exact de faire cette substitution ; car alors, $y = ax + b$ étant l'équation de la tangente à la courbe

$$\frac{d\Delta}{dt} = f(x),$$

on pourra encore écrire les n équations que nous venons de considérer ; mais a et b seront variables d'une équation à une autre, et en général il ne sera pas possible de trouver deux paramètres α et β, définis par les équations suivantes :

$$\begin{cases} \alpha X = \dfrac{a_1x_1 + a_2x_2 + \ldots + a_nx_n}{n}, \\ \beta = \dfrac{b_1 + b_2 + \ldots\ldots + b_n}{n}, \end{cases}$$

qui soient invariables, c'est-à-dire indépendants de t et de x.

Ceci posé, je dis en second lieu que l'énoncé de M. Boussingault résulte de la formule :

$$\frac{d\Delta}{dt} = kx.$$

En effet, soit X la température moyenne pendant le temps total T de l'évolution ; d'après la remarque que nous venons de faire, l'intégration de l'équation précédente donnera :

$$1 = kXT,$$

qui peut s'écrire :

$$XT = \frac{1}{k}$$

Cette dernière équation implique l'énoncé de M. Boussingault.

Cette forme de la fonction $\frac{d\Delta}{dt}$ n'a pas été imaginée au hasard ; nous avons vu comment on y a été conduit ; et il suffit de considérer les tableaux dressés par M. Boussingault (1) avec sa méthode pour être convaincu que réellement cette hypothèse est en quelque sorte vérifiée par les faits, surtout quand on songe aux influences multiples de l'intensité de la lumière, de l'humidité, de l'exposition, et des autres conditions dont on ne peut tenir compte, et qui doivent nécessairement rendre plus difficile toute vérification d'une loi n'ayant rapport qu'avec la température.

Mais, de ce qu'une hypothèse représente assez bien les phénomènes, il ne s'ensuit pas qu'on ne puisse, en la modifiant, les lui faire représenter mieux ; et pour la modifier en ce sens, il faut lui chercher ses défauts, et l'en débarrasser. Or, il en est un qui est facile à découvrir : c'est la présence de valeurs négatives pour la vitesse évolutive, valeurs qui sont représentées par la

---

(1) *Comptes rendus*, 1837, p. 179. — *Economie rurale*, 1844.

portion de la droite $y = kx$ qui passe au-dessous de l'axe des x, et qui s'introduisent dans la méthode de M. Boussingault lorsqu'on tient un égal compte des températures positives et des températures négatives, pour le calcul de la température moyenne pendant la vie d'un végétal. Alph. de Candolle a très-bien montré que la vitesse évolutive n'est jamais négative, et que les végétaux, dans leur évolution, ne reviennent jamais, pour ainsi dire, en arrière.

Toute plante, dit-il, « est comparable à une machine qui serait mise en jeu par certaines températures et par la lumière, et qui ne détruit jamais ce qu'elle a fait.... Si une tige a grandi sous une certaine température, elle peut rester stationnaire quand le froid revient, et continuer plus tard si la chaleur nécessaire se reproduit. Je comparerai ceci à une roue qui élève de l'eau. Un cheval peut la mettre en mouvement, et l'on peut alors apprécier la force du cheval par l'effet produit. Un enfant ne le pourra pas ; ses efforts, inférieurs à une certaine limite, resteront inutiles, même s'il essaye à plusieurs reprises, et qu'il applique ainsi une somme considérable de forces. Quant à l'effet obtenu du cheval, il subsiste, même quand la force n'est pas appliquée. » (1)

Adanson avait compris cela. Il dit d'abord : « Les résultats de près de 15 anées d'observations m'ont apris que, toutes choses égales, le nombre des degrés de chaleur qu'il faut pour opérer le dévelopemant des feuilles, des fleurs, & des fruits d'une Plante est le même, soit que l'anée soit hative, soit qu'ele soit tardive » (2). Et un peu plus loin, en parlant d'un tableau où sont inscrits pour dix années consécutives les sommes des degrés de chaleur de chaque mois, il dit : « Il est inutile d'avoir égard aux degrés de froid, puiske la vegetation ne va que par les degrés de chaleur. » Et en effet, dans cette table, il a mis à part pour les mois d'hiver les sommes des températures moyennes plus basses que 0°, au lieu de les retrancher de la somme des températures moyennes positives, comme on est conduit à le faire en météorologie. Cela revient à supposer nulle la vitesse évolutive tant que la température est au-dessous de 0°. La représentation graphique de la fonction $\frac{d\Delta}{dt}$ est donc dans ce

(1) *Géographie botanique raisonnée*, 1855, p. 45.
(2) *Les familles des plantes*, 1763, p. 91.

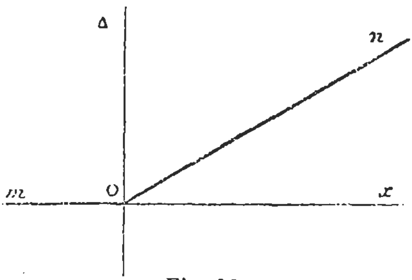


Fig. 10

cas la portion négative mO de l'axe des x, et à partir de l'origine, comme dans la méthode de M. Boussingault, une droite On inclinée sur l'axe des x (fig. 10). Il est à remarquer que, dans cette méthode, la température moyenne ne peut servir à déterminer les variations de Δ que pour les jours où la température est restée constamment positive ; et ce n'est qu'approximativement qu'on peut l'employer les jours où la température a été successivement au-dessous et au-dessus de 0°.

Adanson applique cette méthode à l'étude de la feuillaison et de la floraison de nos principaux arbres fruitiers, qui semblent en effet sortir du sommeil hivernal dès que la température s'élève peu au-dessus de 0°. Mais, dit-il ensuite, « la vegetation de la plupart des arbres printaniers ne comence & ne continue dans le climat de Paris, que lorske la temperature est au 10 degrés & au dessus, & ele s'arete tout-à-coup dès que la chaleur descend à ce terme, ou tant soit peu au dessous, & qu'ele s'y fixe pendant quelke tems. » Il cite, comme espèces rentrant dans cette catégorie, les maronniers, les tilleuls, l'orge, le seigle et les froments ; il reconnaît que d'autres plantes demandent moins de chaleur ou plus pour commencer à se développer ; mais il ne considère que la limite de 10°, « cele-ci étant cele des plantes potagères & des grains qui occupent le plus l'agriculture. »

Sans nous arrêter à ce chiffre de 10°, assigné à cette limite inférieure mieux connue aujourd'hui pour chaque plante cultivée, nous voyons qu'Adanson admettait ainsi que la vitesse évolutive peut rester nulle pour des températures positives ; mais, dès que la température dépasse pour chaque espèce ce point de réveil, il se remet à compter les sommes de chaleur comme auparavant ; en sorte que la représentation graphique de la vitesse évolutive serait dans ce cas l'axe des x jusqu'en n, puis une droite inclinée pq, dont le prolongement passerait par l'origine (fig. 11). En effet, après avoir montré qu'à Paris, d'après ses observations, il y a en moyenne chaque année 112 jours pendant lesquels la température ne descend pas au-

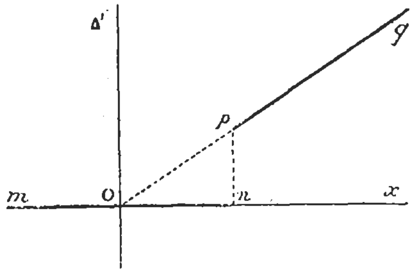


Fig. 11

dessous de 10°, et que pendant ces 112 jours la somme des degrés de chaleur moyens, *comptés à partir du zéro ordinaire*, est de 2000 degrés environ, il dit : « Ainsi, en suposant que tous les individus d'une même espèce de graine qu'on sème, ne soient pas plus tardifs les uns que les autres, on peut conclure de ces deux résultats que toute Plante, qui comence à végéter à 10 degrés de chaleur, & qui ne vit ou ne reste sur terre que 112 jours, ou plus exactemant qui parvient à maturité en 112 jours qui donnent 2000 degrés de chaleur méridiene, peut réussir dans le climat de Paris. » (1). Adanson n'a certainement pas aperçu la discontinuité qu'il introduisait ainsi dans la fonction représentant la vitesse évolutive, discontinuité qui saute immédiatement aux yeux dans la figure 11, et qui n'existe évidemment pas dans le phénomène du réveil des plantes au printemps.

A. de Candolle a fait disparaître ce défaut ; il compte les températures pour en faire la somme à partir d'une certaine température initiale, celle dont M. Ch. Martins a dit : « Chaque espèce du règne végétal est un comme un thermomètre qui a son zéro particulier » (2) ; et pour lui, la loi du développement des végétaux peut s'énoncer ainsi : « Chaque espèce ayant sa limite polaire dans l'Europe centrale ou septentrionale s'avance aussi loin qu'elle trouve une certaine somme fixe de chaleur, calculée entre le jour où commence et le jour où finit une certaine température moyenne. » (3). Nous devons ajouter que dans son bel ouvrage de Géographie botanique, A. de Candolle donne à l'aide de ce principe l'explication naturelle d'une foule de particularités de la distribution géographique des végétaux. Remarquons, avant de poursuivre notre revue des différentes formes proposées pour la vitesse évolutive, que le procédé em-

(1) *Les familles des plantes*, p. 95.
(2) *Voyage botanique en Norvège.*
(3) Sur les causes qui limitent les espèces. *Bibliothèque universelle de Genève*, janvier 1848.

ployé par de Candolle pour obtenir la somme de chaleur nécessaire à chaque espèce correspond à la figure 12, où la vitesse évolutive Δ' est représentée par l'axe des x jusqu'en n ; puis à partir de ce point, par la droite inclinée np.

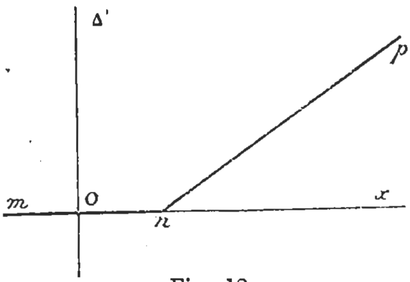


Fig. 12

A. Quetelet, au lieu de calculer les sommes des températures, en calcule la somme des carrés, et prend dans cette somme les carrés des températures négatives avec le signe —, car il dit : « J'ai formé deux tables, pour chacune des 6 années d'observations, de 1839 à 1844, l'une contenant les sommes des températures, et l'autre les sommes des carrés des températures.... Les températures au-dessous de 0 étaient prises négativement. » (1). Et il veut dire, par cette dernière phrase, que dans ces sommes il retranchait les températures négatives, et aussi les carrés des mêmes températures, comme il est facile de s'en convaincre à l'inspection de ses deux tables (2). Cette façon de procéder correspond à la double formule :

$$\frac{d\Delta}{dt} = \pm kx^2,$$

le signe $+$ étant employé pour les valeurs positives de x, et le signe — pour les valeurs négatives ; ce qui donne comme représentation géométrique deux demi-paraboles, dont l'ensemble a pour centre l'origine, et qui ont toutes deux l'axe des y pour axe, et l'origine pour sommet (fig. 13).

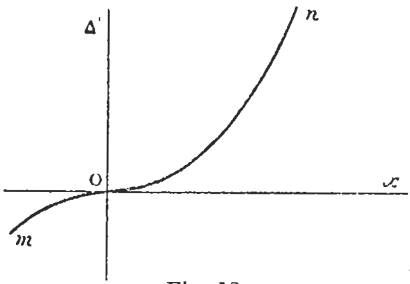


Fig. 13

On peut faire à l'hypothèse de Quetelet les mêmes objections que nous avons vu précédemment de Can-

(1) Sur le climat de la Belgique ; phénomènes périodiques des plantes. 1846, p. 9.
(2) *Loc. cit.*, p. 86. Voir en particulier, dans ces deux tables, les nombres donnés pour les mois de janvier et février 1843.

dolle faire à la méthode de M. Boussingault, et montrer qu'on doit, avant même d'essayer aucune vérification numérique, substituer dans la figure 13 l'axe des x négatifs à la demi-parabole de gauche, et faire glisser en outre le sommet de la demi-parabole de droite plus ou moins loin sur l'axe des x positifs (fig. 14). Ces modifications se sont d'ailleurs trouvées toutes faites dans la seule vérification importante que Quetelet ait essayé de sa méthode. En effet, cette vérification a été la comparaison des temps que met le lilas à pousser ses premières feuilles et à fleurir, dans une serre et en pleine terre (1). Or, la température de la serre est restée pendant toute la durée de l'expérience aux environs de 20 degrés centigrades, et en pleine terre, depuis le réveil de la plante, la température ne descend guère au-dessous de zéro ; et en outre le lilas a son point de réveil peu éloigné de 0 degré. Nous pourrons donc considérer cette expérience de Quetelet comme une épreuve de l'hypothèse correspondant à la fig. 14.

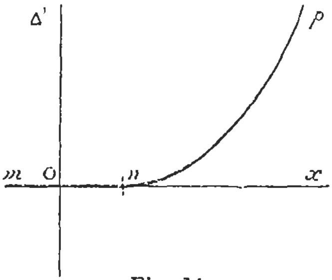


Fig. 14

Enfin, pour terminer, parlons de la méthode proposée en 1851 par Babinet (2), et qui consisterait à multiplier la température moyenne pendant un temps déterminé par le carré de ce temps, et à prendre ce produit pour mesure de la variation de Δ pendant cet intervalle de temps. Cette hypothèse correspondrait à une application approximative de la formule :

$$\frac{d\Delta}{dt} = kxt\,;$$

approximative, dans le fait que l'on prend la température variable comme équivalente à une température constante égale à la température moyenne, ce qui est inexact, dans le cas de cette formule. Cette méthode correspond encore à cet énoncé : la vitesse évolutive à un instant quelconque est, comme dans la méthode de M. Boussingault, définie par la formule : $y = kx$; mais k croît proportionnellement au temps, au lieu d'être un

(1) *Revue horticole*, 1852, p. 442, et *Bulletin de l'Acad. de Bruxelles*, 1852, t. XIX, p. 543.
(2) *Comptes-rendus Acad. sc.*, séance du 14 avril 1851.

nombre constant pendant toute la durée de l'évolution ; la vitesse évolutive pourrait donc être représentée (fig. 15) par une droite mn qui, au lieu d'être fixe dans le plan, tournerait autour de l'origine de telle sorte que la tangente de l'angle α qu'elle fait avec l'axe des x grandit proportionellement au temps.

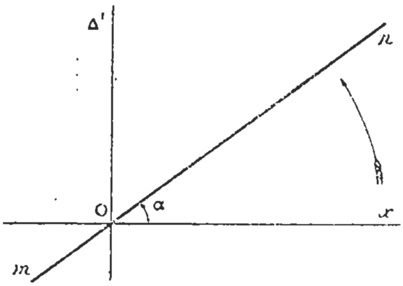


Fig. 15

Cette hypothèse, ainsi présentée, paraîtra certainement bizarre. Mais elle est en outre en opposition formelle avec un fait universellement reconnu, qui est le suivant : on peut dans certaines limites suspendre pendant un temps plus ou moins long la végétation d'une plante ; et lorsqu'on rend ensuite à cette plante les conditions nécessaires à son développement, elle se remet à fonctionner, et achève son évolution comme si on n'avait pas interrompu plus ou moins longtemps le jeu de ses organes. Ce fait est le point de départ de toute la théorie que nous développons dans ce mémoire ; c'est lui qui nous a permis au début de prendre pour relation différentielle entre Δ, t, et les quantités x, y, z,..., la forme particulière :

$$\frac{d\Delta}{dt} = \mathrm{F}\ (\Delta, x, y, z, \ldots)$$

au lieu de la forme générale :

$$\frac{d\Delta}{dt} = \mathrm{F}\ (\Delta, t, x, y, z, \ldots);$$

et c'est grâce à cette forme particulière que l'on peut étudier expérimentalement la fonction F, les variations de Δ étant négligeables en général, pendant la durée d'une expérience devant les variations de la température, dont on est maître, et de la vitesse évolutive, qu'on se propose de mesurer; en sorte que l'on est ramené, en ne parlant que de la température, à la forme simple :

$$\frac{d\Delta}{dt} = f\,(x).$$

Cette méthode de Babinet ne repose d'ailleurs sur aucun fait. Après avoir rappelé que MM. Boussingault et de Gasparin multipliaient la température par le temps, et Quetelet le carré de la température par le temps, il propose de multiplier la température par le carré des temps. Le seul motif qu'il en donne est que, « en général l'effet produit par une cause constante agissant pendant un certain temps est proportionnel à l'intensité de la cause et au carré du temps ». C'est là un raisonnement *a priori* auquel on pourrait trouver beaucoup à redire, et qui d'ailleurs, comme nous venons de le voir, conduit à un principe en opposition formelle avec les faits. On peut encore, avec Quetelet (1), faire remarquer que d'après cette méthode les effets produits seraient :

Pour 1 jour à 20° : $1 \times 20 = 20$;
— 2 — 10° : $4 \times 10 = 40$;
— 4 — 5° : $16 \times 5 = 80$;

Ce qui est en désaccord avec l'expérience et l'observation quotidienne des agriculteurs et des botanistes.

Nous n'irons pas plus loin dans l'énumération des différentes formules qui ont été proposées jusqu'ici, pour représenter la loi de variation de la vitesse évolutive en fonction de la température. Les auteurs de presque tous les ouvrages de géographie botanique et d'agriculture ont, depuis Réaumur, touché à cette question ; mais je crois avoir cité tous ceux qui ont successivement apporté des éléments nouveaux de discussion à cette théorie de l'influence de la température sur la végétation.

IX

Ainsi que nous l'avons remarqué tout à l'heure, la méthode des sommes de températures, ou celle des sommes des carrés, permet d'expliquer un grand nombre de faits, en géographie botanique, et rend compte, en particulier, de la disposition, à la surface du globe, des courbes limites septentrionales des végétaux sauvages ou cultivés. Est-ce là un motif en faveur de l'adoption des formules linéaires ou paraboliques proposées par Réaumur, Adanson et Quetelet, pour la représentation de la vitesse évolutive, et un motif pour rejeter la forme exponentielle que nous avons vu se dégager d'un ensemble d'expériences et

(1) *Revue horticole*, décembre 1852.

d'observations ? Nullement, car ces différentes formes ne sont pas incompatibles entre elles.

En effet, lorsqu'on cherche à expliquer la disposition de la limite septentrionale d'une espèce, on ne considère que les températures les plus basses parmi celles qui peuvent suffire au développement de cette espèce; si on admet que la vitesse évolutive est représentée par la courbe exponentielle de la figure 1, c'est donc seulement la portion gauche de la courbe qu'il y a lieu de considérer, et dans ces conditions, on peut substituer à cet élément de courbe l'axe des x et une droite inclinée, comme dans la figure 12, ou l'axe des x et une parabole, comme dans la figure 14; les trois figures ainsi obtenues, et les trois formules qui leur correspondent, donnent alors très-sensiblement les mêmes valeurs pour la vitesse évolutive. C'est ainsi que la méthode de Réaumur, perfectionnée par A. de Candolle, peut rendre de grands services, en ce qu'elle permet une évaluation commode du temps nécessaire au développement des végétaux dans les pays les plus septentrionaux où ils puissent vivre. On comprend également que, dans certains cas, la méthode de Quetelet, corrigée comme nous l'avons dit, s'adapte plus complètement à la représentation des phénomènes, comme dans l'exemple qu'il a cité à l'appui de sa méthode, car une parabole peut, avec beaucoup plus de précision qu'une droite, se substituer à la branche gauche de la courbe exponentielle :

$$y = a^{-h^2x^2}.$$

Si l'expérience confirme la légitimité de nos inductions, et montre que la formule exponentielle représente empiriquement avec assez d'exactitude les phénomènes, la courbe de la figure 1, et la formule correspondante, pourront s'appliquer dans certains cas à la durée complète de la vie des végétaux, sans qu'on soit obligé de considérer les coefficients a, h, et c, comme variables avec le développement Δ; et pour étudier l'influence des autres conditions physico-chimiques, lumière, humidité, etc., sur la vitesse évolutive, il suffira de rechercher comment varient avec ces conditions ces trois coefficients. Il pourra dès lors paraître utile de donner à chacun de ces paramètres un nom qui rappelle leur rôle dans l'équation de la vitesse évolutive, de même que l'on a donné des noms particuliers, en physique, *indice de réfraction*, *chaleur spécifique*, *coefficient de solubilité*, etc., aux coefficients analogues des équations qui représentent empiriquement les propriétés physiques des corps inorganisés. Considérons, pour cela, la figure 1, soient A et A′ les points d'inflexion de la courbe, OC l'abcisse de son ordonnée maximum CM, et Oa et Oa' les abcisses des points A et A′. On a respectivement :

$$CM = a;$$

$$OC = c;$$

$$Ca = Ca' = \frac{1}{h}\ 0{,}707;$$

$$Aa = Aa' = a\ (0{,}606).$$

1° Le coefficient c représente la température *optimum*, celle qui correspond à la valeur maximum de la vitesse évolutive. L'appellation : *température optimum d'une espèce*, est déjà consacrée par l'usage, en physiologie végétale ; il y a lieu de remarquer, en outre, que plus cette température est élevée, toutes choses égales d'ailleurs, plus l'aire de dispersion du végétal considéré est voisine de l'équateur, ou, si l'on veut encore, plus ce végétal est sensible au froid ; on pourrait donc donner au coefficient c le nom *d'indice de tropicité*.

2° Le coefficient h est celui qui règle le plus ou le moins d'enflure de la courbe représentative de la vitesse évolutive ; plus h sera grand, plus cette courbe sera étroite, et par conséquent, plus sera restreinte l'échelle des températures qui permettent à la vitesse évolutive de prendre une valeur notable. On pourrait donc appeler l'inverse $\frac{1}{h}$ de ce coefficient *indice de rusticité* ou *d'ubiquité*, puisqu'une plante sera d'autant plus rustique, c'est-à-dire plus indifférente par rapport aux variations de température, et partant plus répandue, que cette quantité $\frac{1}{h}$ sera grande. Géométriquement, ce coefficient $\frac{1}{h}$ est égal à la diagonale du carré construit sur Ca comme côté.

3° Enfin, le coefficient a est en raison inverse de la durée totale de l'évolution ; car, toutes choses égales d'ailleurs, si a augmente, la vitesse évolutive croît, c'est-à-dire le végétal se développe plus vite ; l'inverse $\frac{1}{a}$ de ce coefficient pourrait donc être appelé *l'indice de longévité*.

Avant d'étudier l'influence que peuvent avoir sur ces trois paramètres *a*, *h* et *c*, la lumière, l'état électrique de l'air, l'abondance des aliments minéraux ou organiques du sol, l'intensité de la transpiration, la sélection, etc., etc., il conviendra, pour terminer l'étude de l'influence de la température, de rechercher quel effet peuvent avoir sur la vitesse évolutive les variations lentes ou brusques de la température. Les recherches de M. Köppen (1) semblent indiquer que de telles variations retardent le développement ; mais ces recherches ne sont relatives qu'au phénomène de l'allongement des racines, et on ne peut dire *à priori* si l'on obtiendra un résultat analogue dans le cas de la vitesse évolutive considérée pendant toute l'évolution (2). Quel que soit le résultat obtenu, d'ailleurs, la considération de l'influence des variations de température permettra d'introduire un élément de discussion nouveau dans l'étude de certaines irrégularités apparentes, et jusqu'ici encore inexpliquées, que présentent les limites polaires de quelques espèces végétales.

C'est ainsi que l'orge est cultivée sur le 62me degré de latitude aux îles Feroé et à Yakoust ; et d'après les nombres admis et discutés par A. de Candolle, la température moyenne y est la même pendant le temps où s'accomplit le développement de l'orge ; elle est même un peu plus élevée aux Feroé ; et cependant, d'après M. Charles Martins, le grain y mûrit rarement, et la semence y vient du Danemark, tandis qu'à Yakoust non-seulement l'orge y réussit, mais on y cultive même le froment. Si les variations de température n'ont pas, en elles-mêmes, d'influence spéciale sur la vitesse évolutive, cette différence entre ces deux localités, à même latitude et à même température moyenne, pourrait peut-être s'expliquer en remarquant que Yakoust est en plein continent, et les îles Feroé en plein océan ; l'amplitude des oscillations diurnes de température est par suite beaucoup plus grande à Yakoust, ce qui rendrait compte de la supériorité de cette dernière localité sur les Feroé ; car il suffit de comparer la portion gauche de la courbe exponentielle (fig. 1), celle qui est avant le point A, avec une de ses tangentes quelconques, pour voir que toute oscillation de part et d'autre

---

(1) *Traité de botanique* de J. Sachs, édition française, 1874, p. 983.

(2) Voir : A. de Candolle, *Géographie botanique raisonnée*, 1855 ; des variations de température, p. 48.

d'une température moyenne correspond à une plus grande augmentation de la vitesse évolutive que ne l'indique la forme linéaire, c'est-à-dire la méthode des sommes de températures calculées d'après les températures moyennes (1).

Les expériences de M. Köppen elles-mêmes pourraient également recevoir une interprétation analogue. En effet, cet auteur semble avoir opéré principalement dans le voisinage de la température optimum. Or, si nous comparons la courbe exponentielle avec une de ses tangentes, dans la portion voisine de l'optimum, c'est-à-dire dans la portion convexe vers le haut, et comprise entre les deux points d'inflexion, nous voyons, par le même raisonnement que précédemment, qu'une température variable hâterait moins le développement que la température moyenne correspondante.

Enfin, je ferai une dernière remarque relativement à la vitesse évolutive envisagée pendant toute la durée de l'évolution. Supposons tracées sur un même tableau les différentes courbes $\frac{d\Delta}{dt} = F(x)$ qui correspondent à tous les ferments organisés qui peuvent vivre dans un même milieu, par exemple le moult de bière. On sait, depuis les belles recherches de M. Pasteur, que ces petits organismes ont parfois des conditions de vitalité tout à fait différentes, sous le rapport de la température ; telles sont, par exemple, la levûre de bière haute et la levûre basse ; l'une se développe normalement à une température qui est défavorable à l'autre. A une même température, c'est-à-dire à une même ligne verticale du tableau, correspondraient donc plusieurs ordonnées montrant que tel ferment se développe plus vite que tel autre, ou même que certains autres sont tués ou frappés

(1) Dans le cas actuel, et dans les autres cas analogues, il y a lieu évidemment de considérer l'influence de la lumière ; il est incontestable, en effet, que sous un ciel brumeux, comme l'est celui de toute station voisine de l'océan, et à égalité de température, les récoltes de céréales seront toujours de beaucoup inférieures aux récoltes des stations plus continentales. Mais, s'il est bien reconnu que la lumière active les fonctions de nutrition, et par suite augmente le poids et la qualité des récoltes, il reste encore à déterminer si la lumière a une influence réelle sur la vitesse évolutive. D'après l'opinion de M. Wiesner, qui ne voit dans la lumière qu'une source de chaleur, on comprendrait qu'une telle influence existat réellement, mais cette opinion est loin d'être admise par les agronomes et les botanistes. Voir, au sujet de l'action de la lumière sur la végétation, la savante notice de M. Marié-Davy sur la météorologie appliquée à l'agriculture et à l'hygiène, dans l'Annuaire de l'observatoire de Montsouris.

d'impuissance, leur vitesse évolutive étant nulle. L'inspection d'un tel tableau montrerait donc, sous une forme claire et élégante, les différents aspects du phénomène de la fermentation, suivant les températures auxquelles il s'opère. Dans une industrie reposant entièrement, comme l'est celle de la bière, sur ces mêmes phénomènes, ce tableau permettrait de régler avec certitude la température à laquelle il faudrait opérer, pour que les transformations chimiques que l'on recherche se produisent le plus rapidement possible, et aussi que pour tel ou tel ferment, dont le développement serait préjudiciable à un titre quelconque, ne puisse vivre et se développer dans les cultures que l'on veut conserver, autant que possible, pures de tout mélange. Ce tableau pourrait à juste titre être comparé à celui que Regnault a dressé pour résumer synthétiquement ses recherches sur la solubilité des différents sels dans l'eau. A l'aide du simple tracé, sur une même figure, des différentes courbes de solubilité, on peut déterminer à quelle température il convient de porter un mélange de plusieurs sels en dissolution, pour qu'on obtienne la précipitation de l'un d'eux, pur de tout mélange avec les autres. Entre le rôle que pourraient remplir les courbes des vitesses évolutives, et celui que remplissent déjà dans les diverses industries chimiques les courbes de solubilité, l'analogie est des plus complète.

X

Nous avons essayé de résumer, dans les pages précédentes, tous les faits qui ont été enregistrés relativement aux variations de la vitesse évolutive sous l'influence de la température. Mais nous ne pouvons nous arrêter là, et nous devons chercher maintenant à interpréter ces faits, et à en induire quelque conséquence générale propre à éclairer sur la nature et le rôle de la loi évolutive qui préside, chez les êtres organisés, aux phénomènes organotrophiques.

Malheureusement, ainsi qu'on a pu le voir successivement au cours de ce travail, on est loin de connaître encore, dans chacun des cas particuliers que nous avons énumérés, l'expression algébrique, ou tout au moins la représentation graphique de la loi de variation de la vitesse évolutive, lorsque varie la température ou les autres conditions physico-chimiques du milieu ambiant; et pourtant la connaissance de cet ensemble de faits est des plus indispensables pour servir de base à une théorie rationnelle de la loi évolutive. Toutefois, on peut dès à présent prévoir dans quel ordre d'idées l'on devra chercher à établir cette théorie, et c'est, faute de mieux, par un aperçu de cette dernière, que je terminerai le présent essai.

La force organique ou, si l'on veut, le principe directeur qui préside aux phénomènes vitaux, met en œuvre, pour l'édification de la machine vivante dont il est l'architecte, les divers matériaux que lui fournissent les réactions internes des cellules. Il est naturel de se demander, par conséquent, comment varie, avec la température, la production de ces mêmes matériaux. Le protoplasma est le seul agent de production de ces substances ; son activité, autant du moins qu'on peut en juger par la vitesse des mouvements protoplasmiques, croit jusqu'à un certain degré de température, sorte d'optimum particulier, puis décroît jusqu'à zéro (1). Quelle peut être la raison de cette loi ? Il est difficile de le dire, dans l'état actuel de la science ; toutefois, il est probable que le fait de l'augmentation d'activité lorsque la température croît, provient simplement de l'influence de la température sur la vitesse des réactions chimiques, influence longtemps méconnue, que l'on commence à mieux connaître maintenant, depuis les beaux travaux de M. Berthelot (2). Au-delà de l'optimum des mouvements protoplasmiques, les produits d'assimilation des cellules sont élaborés de plus en plus lentement ; la production de ces substances serait-elle proportionnelle, en quelque sorte, à la vitesse des mouvements protoplasmiques, ceux-ci étant chargés de mettre en rapport, les unes avec les autres, les différentes particules qui, par leurs réactions réciproques, donnent naissance aux produits d'assimilation ? Et la chaleur

(1) Voir : *Traité de botanique*, par Van Tieghem, 4me fascicule, 1882, p. 595.

(2) Voir : *Essai de mécanique chimique*, 1879, t. II, p. 58 et 92. M. Berthelot a montré comment il convient de classer les différentes sortes de réactions chimiques, au point de vue de leur étude mécanique, en général, et, en particulier, au point de vue de leur vitesse ; il faut distinguer les réactions sans limites et limitées, endothermiques et exothermiques, homogènes ou hétérogènes. Les réactions qui constituent le travail d'assimilation du protoplasma semblent devoir être rapportées principalement aux réactions limitées endothermiques, tant homogènes qu'hétérogènes, réactions chez lesquelles la vitesse croît avec la température suivant une progression très-rapide qui peut être représentée par une fonction exponentielle de la température.

arrête-t-elle ce mouvement protoplasmique en ce que certains principes élémentaires du protoplasma subissent, à partir d'une température un peu inférieure à celle de l'optimum, une transformation spéciale non permanente, comme le serait, par exemple, une sorte de coagulation, qui irait en croissant avec la température jusqu'à un certain degré, à partir duquel elle deviendrait définitive, et entraînerait la mort du protoplasma ?

Quoi qu'il en soit du mécanisme par suite duquel la vitesse de formation des produits d'assimilation croît jusqu'à un certain optimum de température, puis décroît au-delà jusqu'à devenir nulle, on est conduit naturellement à remarquer que cette vitesse suit une loi analogue à celle de la vitesse évolutive. Ces deux phénomènes, formation de matériaux d'assimilation, et mise en œuvre de ces mêmes matériaux pour l'édification de l'organisme (1), seraient-ils donc entièrement dépendants l'un de l'autre ? La force organogénique attend-elle, pour constituer successivement chaque organe, que la quantité de matériaux nécessaires ait été élaborée, ou bien règle-t-elle la vitesse évolutive sur la vitesse de production de ces matériaux ? Evidemment non ; car, dans certains cas, on la voit se contenter de fort peu, et réaliser quand même son édifice : sur plusieurs végétaux de même espèce, dont l'évolution s'est accomplie simultanément et régulièrement, les uns peuvent présenter un poids double de celui des autres. On peut encore, comme le fait observer M. Boussingault (2), semer des graines de pois dans un sol artificiel, entièrement privé de substances nutritives minérales ou organiques et arrosé seulement d'eau distillée ; les plantes issues de ces graines évoluent quand même, quoiqu'elles présentent dans les dimensions de leurs organes des différences considérables avec les individus qui ont été semés dans de la terre ordinaire convenablement fumée. Les époques et la nature des différentes phases de l'évolution ne sont donc pas sous la dépendance directe des quantités plus ou moins grandes de matériaux élaborés par le protoplasma.

Toutefois, comme la force organique semble régler son acti-

---

(1) Je parle ici de la mise en œuvre immédiate, laquelle est souvent provisoire ; au point de vue qui nous occupe, l'entrée, la sortie ou même simplement l'immobilisation sous forme de réserve, des principes élémentaires, sont pour chaque cellule de simples phases particulières de son évolution.

(2) *Economie rurale*, 2me édition, 1851, p. 46 et suiv.

vité sur le degré de chaleur et suivre de loin, en quelque sorte, la loi de production des matériaux d'assimilation, il est naturel de penser que la vitesse évolutive dépend, dans une certaine mesure, de la vitesse de production de ces matériaux d'assimilation, tout en obéissant, d'ailleurs, à quelque autre influence spéciale dont il s'agit de déterminer la nature.

Examinons attentivement, à ce point de vue, les particularités curieuses que nous avons observées chez certaines races de vers à soie et de blés. Prenons, par exemple, les blés d'automne et les blés de printemps. Dans ces deux sortes de plantes, nous voyons la force organogénique réaliser le même édifice et élaborer les mêmes principes ; et cependant, si on les soumet l'une et l'autre aux mêmes températures, en les semant toutes deux au printemps, on les voit se comporter d'une façon toute différente ; il semble que le blé d'automne, comme surpris de cette température à laquelle il n'est pas accoutumé, ne peut se décider à pousser ses tiges et ses épis, tandis que le blé de printemps arrive promptement à maturité. On ne peut supposer que la température qui suffit au blé d'été soit insuffisante pour le blé d'automne, par suite de quelque condition physico-chimique spéciale qui ne serait pas remplie pour la seconde de ces plantes, tout en l'étant pour la première ; cette explication serait admissible si on était en présence de deux espèces différentes, ayant à élaborer des substances chimiquement distinctes ; mais non, ce sont des végétaux presque identiques, et très-certainement issus des mêmes ancêtres ; ils diffèrent seulement en ce qu'ils ont acquis, par sélection artificielle, l'*habitude* de certaines températures, ou plutôt l'habitude d'une certaine succession de températures. Or, l'*habitude*, considérée dans un ensemble d'individus issus les uns des autres, n'est autre chose que l'*hérédité*.

L'hérédité, telle est donc, en dernière analyse, l'influence à laquelle obéit la loi organogénique, lorsque, en présence des variations de la température, elle doit fixer le plus ou moins d'accélération à communiquer au travail évolutif. De même que, au point de vue morphologique, *dans l'espace*, pourrait-on dire, elle agit comme par un souvenir des dispositions morphologiques qui étaient réalisées chez les parents et ancêtres de l'individu dont elle dirige le développement ; de même, au point de vue de la vitesse évolutive, c'est-à-dire *dans le temps*, une certaine concordance une fois réalisée entre la vitesse évolutive et la vitesse de production des matériaux organisables, elle se rappelle cette sorte d'organisation du travail évolutif dans le temps, et la reproduit pour ainsi dire aveuglément. Sous l'influence de changements lents dans les époques d'apparition des saisons, ou plutôt des périodes à climat spécial, la loi organogénique peut sans doute modifier peu à peu cette organisation du travail évolutif et le mettre en correspondance avec les époques de formation des matériaux organisables ; elle obéit en cela à la loi de l'*adaptation au milieu*, loi antagoniste, à certains égards, de la loi de l'*hérédité ;* et c'est ainsi que, par la sélection artificielle, on a pu produire les blés d'été avec les blés d'automne, et les races de vers à soie bivoltines avec les races annuelles. De même la sélection, en s'attachant aux phénomènes morphologiques, arrive à la réalisation des formes spéciales très-différentes de celles qui ont servi de point de départ et de premiers ancêtres ; dans l'un et l'autre cas, on communique pour ainsi dire une nouvelle habitude à la loi organique, en choisissant artificiellement, pour transmettre cette loi, des individus s'écartant toujours de plus en plus, et dans le sens que l'on désire, des conditions évolutives particulières des individus qui ont été les premiers soumis à l'influence de la variation des milieux.

Ces deux lois, *hérédité* et *adaptation au milieu*, sont comme les deux pôles entre lesquels gravitent tous les phénomènes du monde organisé, lorsqu'on les considère au point de vue de la *variabilité*. C'est grâce à elles, et à l'équilibre qu'elles entretiennent, qu'un nombre relativement restreint de chaînes d'individus issus les uns des autres peuvent être en harmonie de fonctions avec tout un ensemble indéfini de conditions physico-chimiques les plus diverses ; sans elles le monde organique n'aurait été que désordre et confusion ; car si l'on suppose qu'il eût été composé de formes organiques distinctes, invariables et correspondant chacune à un cadre étroit de conditions physico-chimiques spéciales, ces types, forcément en nombre indéfini d'ailleurs, auraient eu chacun une existence des plus éphémères, en raison même du peu d'élasticité de leurs conditions d'existence, et, d'autre part, de la variabilité extrême que présentent tous les milieux susceptibles de les recevoir ; le monde organisé, dès l'apparition des premiers êtres vivants sur le globe, n'aurait pu se maintenir qu'à la condition d'être entretenu, renouvelé même à chaque instant, pour ainsi dire, par une création continue et incessante de types nouveaux.

Nous pouvons donc, comme conclusions du présent travail, donner les énoncés suivants de la loi de l'*hérédité* et de la loi de l'*adaptation au milieu :*

1° Les matériaux élaborés par le protoplasma d'un individu vivant se forment et se disposent de manière à reproduire, soit dans leur disposition morphologique aux différentes phases de l'évolution, soit *dans les époques, l'ordre et la durée de ces mêmes phases*, les phénomènes qui ont caractérisé l'évolution des parents et ancêtres les plus récents de cet individu.

2° Lorsque, pendant une longue suite de générations, le développement d'une série d'individus issus les uns des autres s'est accompli régulièrement sous l'influence d'un ensemble de conditions physico-chimiques toujours le même pour chacun d'eux, et que, par suite, une certaine correspondance harmonieuse se trouve établie entre les phénomènes évolutifs de ces individus et le milieu qu'ils habitent, si cet ensemble de conditions physico-chimiques vient à se modifier légèrement, on voit se modifier également les phénomènes évolutifs des nouveaux individus, issus des premiers, qui ont à subir les influences de ce nouveau milieu; la modification n'est jamais bien grande d'une génération à l'autre, car la loi d'hérédité semble s'opposer à ce que l'écart soit trop considérable entre chaque individu et celui qui le précède, entre le fils et le père; la modification est de telle sorte qu'il y ait toujours, le plus possible, corrélation entre l'activité organogénique et la production des matériaux d'assimilation, entre les dispositions morphologiques des organes et les fonctions qu'ils ont à remplir vis-à-vis du milieu; en d'autres termes, la modification est telle qu'il y ait toujours, le plus possible, parfaite adaptation des phénomènes évolutifs aux conditions physico-chimiques du milieu, soit au point de vue morphologique, soit au point de vue de *l'époque, de l'ordre et de la durée des différentes phases de l'évolution.*
