Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 46 (1936)

Artikel: Stomates et altitude

Autor: Spinner, Henri

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-31049

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 16.12.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Stomates et altitude.

Par *Henri Spinner,* Neuchâtel.

Eingegangen am 5. November 1935.

L'ingénieur Ernest Godet de Neuchâtel a rapporté de son séjour dans la région de Huancavelica (3) un certain nombre de végétaux dont l'Institut de Botanique de l'Université de Neuchâtel a fait l'acquisition. Huancavelica se trouve dans les Andes péruviennes, à l'altitude moyenne de 5000 m, 11° lat. S, 76° 20′ long. W.

Or Weberbauer, dans son ouvrage classique sur la végétation de ces montagnes (7), p. 216, dit : « Von grösster Wichtigkeit für die Beurteilung der Vegetationsverhältnisse in den Hochanden ... ist die Tatsache, dass auf Felsen und Steinfeldern die Vegetation höher hinaufreicht als auf erdiger Unterlage ... Bei 4600 bis 4700 m verschwindet der Pflanzenwuchs auf erdiger Unterlage ... An Felsen dagegen traf ich noch bei 5100 m Vegetation, und zwar nicht nur Flechten, sondern auch mehrere Arten von Phanerogamen. Allerdings steigen die allermeisten Phanerogamen auch auf felsiger Unterlage nicht über die Höhenlinie von 4600 m ... Auf dem Vulkan Misti, ... bei 5100 m, verschwand jegliche Vegetation. »

De son côté, R. Espinosa, qui a étudié l'anatomie de 145 espèces haut-andines (2) ne présente que quelques échantillons cueillis au-dessus de 4500 m et 4 seulement provenant de 5000 m.

Godet a herborisé généralement au-dessus de 4800 m et, même deux de ses exsiccata, *Chuquiragua huamanpinta* et *Werneria caespitosa,* sont notés « dans les rochers jusqu'à 5500 m ».

Ceci nous a engagé à voir de près ces végétaux cueillis aux plus hautes altitudes et presque tous différents de ceux qu'a vus Espinosa. En collaboration avec plusieurs étudiants (MM. Reichel, Mauvais et Dubois) nous avons étudié à fond l'anatomie foliaire de 28 espèces; en outre j'en ai examiné 43 autres uniquement quant à la stomatie foliaire.

Disons en passant que la « champa » est un haut marais tourbeux dépourvu de mousses, et dont la composante essentielle est une joncacée *(Distichia muscoides).*

Voici tout d'abord un tableau alphabétique détaillé concernant les 71 espèces considérées, le signe ! indique la présence de stomates sans fixation du nombre.

Espèce	Station	Altitude en m	Stomates au mm²	
			Face supérieure	Face inférieure
1. *Aciachne pulvinata* (Gram.) . . .	Rochers	4800—5000	340	0
2. *Astragalus* sp. (Legum.)	Eboulis	4800	!	!
3. *A.* sp.	id.	4800	60	60
4. *Baccharis serpyllifolia* (Comp.) . .	Rochers	4800	55	85
5. *Bartsia Meyeniana* (Scrof.) . . .	Champa	4800	!	!
6. *Bidens Godeti* (Comp.)	Rochers	4800	80	140
7. *Bomarea dulcis* (Amaryl.)	id.	5000	100	0
8. *Capsella* sp. (Cruc.)	Eboulis	4800	200	200
9. *C. Bursa pastoris*	Décombres	4800	20	250
10. *Cariophyllaceae* sp.	Eboulis	4800	85	50
11. *Cerastium* sp. (Carioph.)	Rochers	4800	60	0
12. *C.* sp.	id.	4800—5100	65	0
13. *Chenopodiaceae* sp.	Eboulis	4800	80	65
14. *Chuquiragua huamanpinta* (Comp.)	Rochers	4800—5500	85	30
15. *Compositae* sp.	id.	4800	!	!
16. *C.* sp.	Décombres	4500	120	60
17. *Cruciferae* sp.	Eboulis	4800	200	200
18. *Cr.* sp.	Rochers	4800	110	0
19. *Cr.* sp.	id.	4800	!	!
20. *Cr.* sp.	Eboulis	4800	100	85
21. *Culcitium Godeti* (Comp.)	Rochers	4900—5100	125	100
22. *Distichia* (Junc.)	Champa	4800 et plus	120	120
23. *Draba* (?) (Cruc.)	Rochers	4800	110	120
24. *Epilobium* sp. (Oenoth.)	—	4800	175	100
25. *Erysimum* (?) (Cruc.).	Décombres	4500	300	350
26. *Gentiana primulifolia*	Champa	4800—5150	135	50
27. *G. sedifolia*	id.	4800	150	115
28. *G.* sp.	—	4800	110	105
29. *Geranium* sp.	Rochers	4800	100	85
30. *G.* sp.	Garides	4800—5000	160	160
31. *Geranium* (?)	Rochers	4800—5000	200	200
32. *Gnaphalium luteum* (Comp.) . . .	id.	4800	50	170
33. *Graminae* sp.	id.	4800	!	0
34. *Gr.* sp.	id.	4800	!	0
35. *Gr.* sp.	id.	4800	100	0
36. *Gr.* sp.	Garides	4800—5300	!	0
37. *Gr.* sp.	Champa	4800	65	0
38. *Gr.* sp.	Rochers	4800	!	0
39. *Gr.* sp.	id.	4800	65	35
40. *Halenia gentianoides* (Gent.) . . .	Rocailles	4800	145	65
41. *Hypochaeris setosa* (Comp.) . . .	Rochers	4800	235	235
42. *H. Spinneri*	Rocailles	4700	105	145
43. *Iridaceae* sp.	Marais	4800	!	!

Espèce	Station	Altitude en m	Stomates au mm²	
			Face supérieure	Face inférieure
44. *Ir.* sp.	Rochers	5250	!	!
45. *Liabum bullatum* (Comp.)	id.	4800	200	240
46. *Lupinus alopecuroides*	Décombres	4500	85	105
47. *L.* sp.	Garides	4800	30	0
48. *Luzula* sp. (Junc.)	Rochers	4300—4800	0	120
49. *Lychnis* sp. (Caryopth.)	Eboulis	4800	85	50
50. *Malvastrum* sp. (Malv.)	Champa	4500—4800	!	0
51. *Nototriche longirostris* (Malv.)	Rochers	4800	85	0
52. *N.* sp.	id.	4800—5200	!	0
53. *N.* sp.	id.	4800	100	0
54. *Orchis* sp.	Champa	5300	0	0
55. *Papilionatae* sp.	id.	5300	90	25
56. *Paronychia* sp. (Caryoph.)	Rochers	4800—5000	85	0
57. *Perezia coerulescens* (Comp.)	id.	4800	120	10
58. *P. multiflora*	Rocailles	4400—4900	35	35
59. *P. pinnatifida*	Rochers	4800—5100	75	85
60. *Saxifraga Magellanica ovatiloba*	id.	4800	45	15
61. *S. M. lineariloba*	id.	4800	50	20
62. *Senecio Antennariae* (Comp.)	id.	4800	70	90
63. *S. repens latifolia*	Rocailles	4500	100	150
64. *Tafalla thyoides* (Comp.)	Rochers	5300	120	0
65. *Urtica* sp.	Décombres	5000	0	300
66. *Valeriana* sp.	Rochers	4800	120	105
67. *Werneria nubigena* (Comp.)	Pentes humides	5300	240	150
68. *W. pumila*	Rochers	4800—5300	115	115
69. *W.* sp.	Champa	4800—5300	300	145
70. Plante indéterminable	Rochers	4800	120	135
71. id.	id.	4800	100	0

Cette collection a été revisée par M. Gustave Beauverd à Genève auquel nous devons les déterminations précises et des indications générales sur le reste. Il s'agissait surtout de bien séparer les espèces, ce pour quoi nous remercions notre savant confrère (1).

Les n°s 4, 14 et 67 seuls se trouvent à la fois dans le travail d'Espinosa et dans le nôtre.

Lohr (5), dans son travail sur l'anatomie foliaire des plantes alpines, faisait déjà remarquer que l'épistomatie augmente avec l'altitude. Voyons ce qui en est dans les Hautes-Andes, par le tableau suivant où Wagner est cité d'après Lohr.

A signifie feuilles amphistomatiques (stomates sur les deux faces) et plus spécialement *D* = feuilles isoamphistomatiques, c'est-à-dire stomates en nombre ± égal sur les deux faces (40 à 60 %), *S* = feuilles épiamphistomatiques, plus de 60 % à la face supérieure, *I* = feuilles hypoamphistomatiques, plus de 60 % à la face

inférieure, T = total, H = feuilles hypostomatiques, stomates seulement dessous, E = feuilles épistomatiques, stomates tous en dessus.

Auteurs	Nombre d'espèces	Valeurs en %							
		A				H	E	AS + E	AI + H
		D	I	S	T				
Wagner 1892 Alpes .	89	25	20	39	84	16	—	39	36
Lohr 1919 Alpes .	162	39	26	17	82	18	—	17	44
Espinosa 1932 Andes .	140	39	9	13	61	18	21	34	27
Spinner 1935 Andes .	71	33	11	23	67	4	29	52	15
Wagner + *Lohr* . .	251	34	24	25	83	17	—	25	41
Espinosa + *Spinner* .	211	37	10	16	63	13	24	40	23

Le rapport limite 2 : 3 ou 3 : 2 que j'ai choisi pour l'isoamphistomatie peut d'abord paraître trop élastique et Leick (4), par exemple, n'admettait que 45 % : 55 %, soit 9 : 11. Mais, la variation du nombre des stomates est si grande soit intraspécifiquement, soit sur les feuilles d'une même plante, soit sur les deux faces de la même feuille, que la valeur 2 : 3 me semble un minimum naturel. Lohr (5) fournit des indications très suggestives à cet égard. Ainsi pour *Veronica alpina* de l'Engadine le rapport E : H varie de 0,85 à 0,54; pour *Solidago Virga aurea* de la même région (2450 m) il oscille entre 0,26 et 0,68; pour *Erigeron uniflorus* (2900 m) entre 1,85 et 1,4.

Je considère donc comme isoamphistomatique un *Lychnis* haut-andin avec la répartition stomatique 120 : 95; comme épiamphistomatique un *Epilobium* haut-andin avec 180 : 100 et comme hypoamphistomatique *Viola biflora* alpin avec 52 : 160.

Au reste, dans ces appréciations, il faut tenir compte des dimensions de l'appareil stomatique. Ainsi chez *Bidens humilis,* haut-péruvien (4800 m), la formule est 80 : 140 = 4 : 7 mais les ostioles sont dans le rapport de grandeur de 25 : 28,5, de sorte que le rapport réel des ouvertures transpiratoires est de ½.

Leick (4), sans avancer de nombres précis, dit que les espèces non-amphistomatiques sont hypostomatiques dans leur immense majorité et c'est l'opinion courante confirmée, semble-t-il, par de multiples observations sur des végétaux planitaires.

Toutefois cette règle perd de son exactitude au fur et à mesure qu'on s'élève en altitude. En effet, on constate premièrement que l'amphistomatie devient plus fréquente de la plaine à la montagne où elle atteint 63 % (Andes) et 83 % (Alpes), puis surtout que l'épistomatie l'emporte enfin sur l'hypostomatie. En effet, si l'on totalise les espèces possédant des stomates en nombre prédominant à la face supérieure, on voit que de 12 % en plaine, ce nombre monte à 25 % dans les Alpes et à 41 % dans les Andes. Inversement, celles qui ont le type hyposto-

matique dominant descendent successivement de 75 % à 41 % et 23 %. L'épistomatie est donc bien fonction directe de l'altitude.

D'autre part, il me semble que, pour la plaine, nous manquons d'un nombre suffisant d'observations pour conclure nettement, car malgré la multiplicité des affirmations nous avons peu de données numériques précises.

On sait déjà qu'en station aride, la distribution stomatique tourne franchement à l'amphistomatie. Voici à titre de contribution quelques résultats de mesures faites en notre Institut :

Espèces	Localités	Altitudes en m	Stomates au mm²	
			Face supérieure	Face inférieure
1. *Thymus comosus*	Alpes de Transylvanie	—	160	250
2. *Th. Chamaedrys*	Argenton	500—800	40	290
3. *Th. Granatensis*	Sierra Prieta	1600	90	140
4. *Th. Piperella*	Valence (Espagne)	—	150	270
5. *Th. odoratissimus*	Sarepta	4	200	200
6. *Th. Herba-barona*	Corse	1500	140	370
7. *Th. micranthus*	Bouches-du-Rhône	500	80	300
8. *Th. Reuteris*	Sierra de Segorbe	500	190	400
9. *Th. serpylloides*	Sierra Nevada	2500	190	180
10. *Th. hyemalis*	près de Grenade	1200	160	520
11. *Th. silvestris*	Sierra de Gador	1500	20	280
12. *Th. aragonensis*	près de Madrid	—	45	195
13. *Th. capitatus*	Messine	—	180	200
14. id.	La Canée	—	150	270
15. id.	Mariout (Egypte)	—	520	40
16. *Th. longiflorus*	Sierra Tejeda	700	40	290
17. *Th. algeriensis*	près de Constantine	—	90	140
18. *Th. comptus*	Philippopoli	—	180	250
19. *Th. caespiticius*	Portugal N	—	70	180
20. *Th. carnosus*	Troie	—	70	210
21. *Th. cephalotus*	Portugal S	—	140	250
22. *Th. capitellatus*	id.	400—500	150	220
23. *Th. inodorus*	près d'Oran	300—400	30	420
24. *Th. Loscosii*	Catalogne	1200	75	90
25. *Ziziphora capitata* . . .	Tokat. Anatolie	580	80	200
26. *Xeranthemum inapertum* .	id.	570	110	220
27. *Heliotropium europaeum* .	id.	560	325	325
28. *Saponaria viscosa*	id.	570	120	80
29. *Delphinium nanum* . . .	id.	580	80	100
30. *Campanula Reuteriana* . .	id.	550	80	200
31. *Delphinium Teheranicum* .	id.	530	110	130
32. *Nonnea melanocarpa* . .	id.	550	115	115
33. *Convolvulus commutatus* .	id.	580	150	240
34. *Helychrisum armenium* . .	id.	580	100	180
35. *Teucrium Chamaedrys* . .	id.	580	0	260
36. *T. leucophyllum*	id.	570	40	60

Espèces	Localités	Altitudes en m	Stomates au mm²	
			Face supérieure	Face inférieure
37. *Adonis aestivalis*	Tokat. Anatolie	580	!	!
38. *Saponaria prostrata* . . .	id.	570	!	!
39. *Lysimachia dubia*. . .	id.	500	!	!
40. *Erythrea centaurium* . .	id.	600	!	!
41. *Teucrium orientale* . . .	id.	570	!	!
42. *Astragalus Polemoniacus* .	id.	600	180	210
43. *Lotus corniculatus* . . .	id.	820	84	110
44. *Cerinthe minor*	id.	580	80	105
45. *Cynanchum acutum* . . .	id.	500	155	255
46. *Linum nodiflorum* . . .	id.	560	105	140
47. *Peganum Harmala* . . .	id.	520	100	100

Le tableau stomatique se présente comme suit :

Epistomatiques : 0; Hypostomatiques :1, total 1

Epiamphistomatiques . . 1
Idoamphistomatiques . . 22 } Amphistomatiques, total 46
Hypoamphistomatiques . 23

Ces chiffres sont extraits de travaux inédits de MM. Bourquin, Vuille, Baume, Ischer, Mühlethaler et Robert.

Je crois pouvoir poser en principe que l'amphistomatie est le fait général et primitif et que l'unistomatie est secondaire, acquise ensuite de la disposition de la feuille, de ses variations de surface et des facteurs extérieurs hostiles.

Le caractère est donc essentiellement spécifique et ne saurait être utilisé dans la règle à des distinctions génériques. Voici un tableau établi d'après Espinosa et moi-même qui montre cette variabilité intragénérique :

Genres	Nombre d'espèces				
	AD	AI	AS	H	E
Adesmia (Legum.) . . .	—	—	5	—	—
Azorella (Umbell.) . . .	2	—	4	—	3
Baccharis (Comp.) . . .	14	1	1	2	1
Chuquiragua (Comp.) . .	2	1	1	13	8
Culcitium (Com.)	9	1	—	5	1
Malvastrum (Malv.) . . .	5	1	—	—	—
Margyrocarpus / *Tetraglochin* (Rosac.) .	—	—	—	3	—
Nassauvia (Comp.) . . .	—	1	1	—	—
Nototriche (Malv.) . . .	—	—	1	—	8
Perezia (Comp.)	2	—	1	—	—
Pycnophyllum (Caryoph.) .	—	—	—	—	6
Senecio (Comp.)	8	2	—	4	1
Strongyloma (Comp.) . .	—	2	—	—	—
Verbena	1	3	1	—	4
Werneria (Comp.) . . .	18	1	7	—	—

A. Weiss (in Leick) dit, en se basant sur les observations faites sur 319 espèces dont 125 sont amphistomatiques : « Die Tabelle lässt erkennen, dass mit steigender Spaltenzahl der Anteil der amphistomatischen Blätter an den einzelnen Kategorien immer geringer wird.»

Cette assertion mérite aussi qu'on s'y arrête. J'ai repris toutes les espèces d' Espinosa et toutes celles dont j'ai eu l'occasion de compter ou de faire compter le nombre des stomates, en tout 404, et voici le résultat :

Catégories	Amphistomatiques				Non-amphistomatiques			Total	
Stomates au mm²	Nombre absolu	% de 215	% de la catégorie		Nombre absolu	% de 189	% de la catégorie	de la catégorie	% de 404
			Nous	Weiss					
1—100	21	10	26	60	57	30	74	78	19
101—200	63	29	39	35	97	51	61	160	40
201—300	64	30	70	36	28	15	30	92	23
301—400	37	17	88	27	5	3	12	42	10
401—500	16	7	89	9	2	1	11	18	4
501—600	8	4	100	12	0	0	0	8	2
600 et plus	6	3	100	0	0	0	0	6	2
Totaux	215	100	53	39	189	100	47	404	100

Pour les espèces amphistomatiques j'ai naturellement totalisé les deux faces, ainsi chez *Werneria nubigena* 240 + 150 = 390. On constate que notre résultat est exactement l'inverse de celui de Weiss (voir 4me et 5me colonnes) et que là encore il conviendra d'attendre d'opérer sur des milliers de données. Mais d'ores et déjà il me semble que l'amphistomatie doive mener à l'augmentation du nombre des stomates.

Revenons en maintenant à l'épistomatie et examinons-en quelques cas spéciaux. Pour *Aciachne pulvinata* et 6 autres graminées non déterminées, il s'agit de feuilles des types repliable et enroulable (Spalt- und Rollblätter) à physiologie bien connue. Ailleurs il reste quelques stomates épars à la face inférieure, mais la grosse masse se rencontre à la face supérieure devenue face interne, ainsi chez *Perezia coerulescens* (voir fig. 1). Ici le limbe est replié en permanence. Chez *Bomarea dulcis*, l'épiderme inférieur (externe) est fortement cutinisé et ne possède plus aucun stomate, ceux-ci se trouvent dans les sillons de la face supérieure (interne) où ils sont protégés par des touffes de poils et des papilles (voir fig. 2). La feuille est étroite, dressée. Mais c'est *Tafalla thyoides* Schulz-Bip. = *Loricaria ferruginea* (Wedd.) qui présente la structure foliaire la plus intéressante à ce point de vue (voir fig. 3), aussi m'y arrêterai-je plus longuement. Weberbauer dit : « *Loricaria*, arbrisseaux dont les rameaux rappellent les Cupressinées par leurs feuilles écailleuses, distiques, imbriquées et serrées, descendant

à 3000 m à l'W. et au N. » Plus loin, il indique *L. ferruginea* parmi les composants de la cremnée jusqu'à 4700 m. Godet lui assigne l'altitude supérieure de 5300 m ! C'est un arbuste atteignant 2 m de haut et 3 m d'envergure, habitant les endroits très secs, sur les rochers soumis à une très forte insolation. Les indigènes les assimilent aux pins. Les feuilles sont petites (< 7 mm), embrassantes, repliées en carène vers la pointe. Presque emboîtées les unes dans les autres à l'extrémité des rameaux, elles s'espacent de plus en plus à mesure qu'on s'approche du tronc. Leur face inférieure devenue extérieure est glabre et luisante;

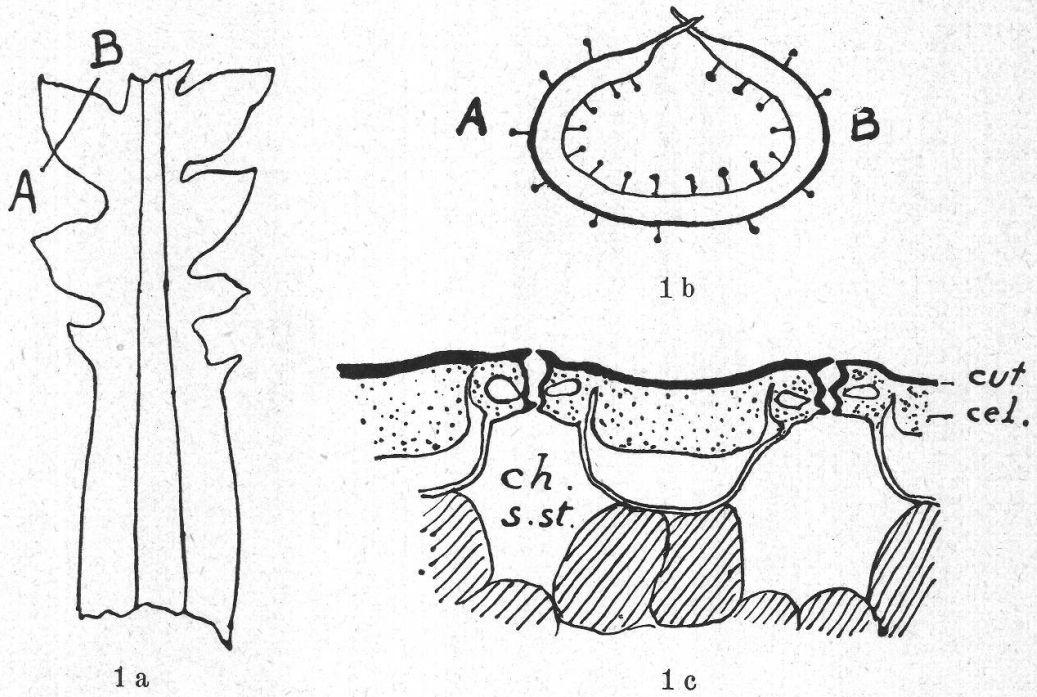


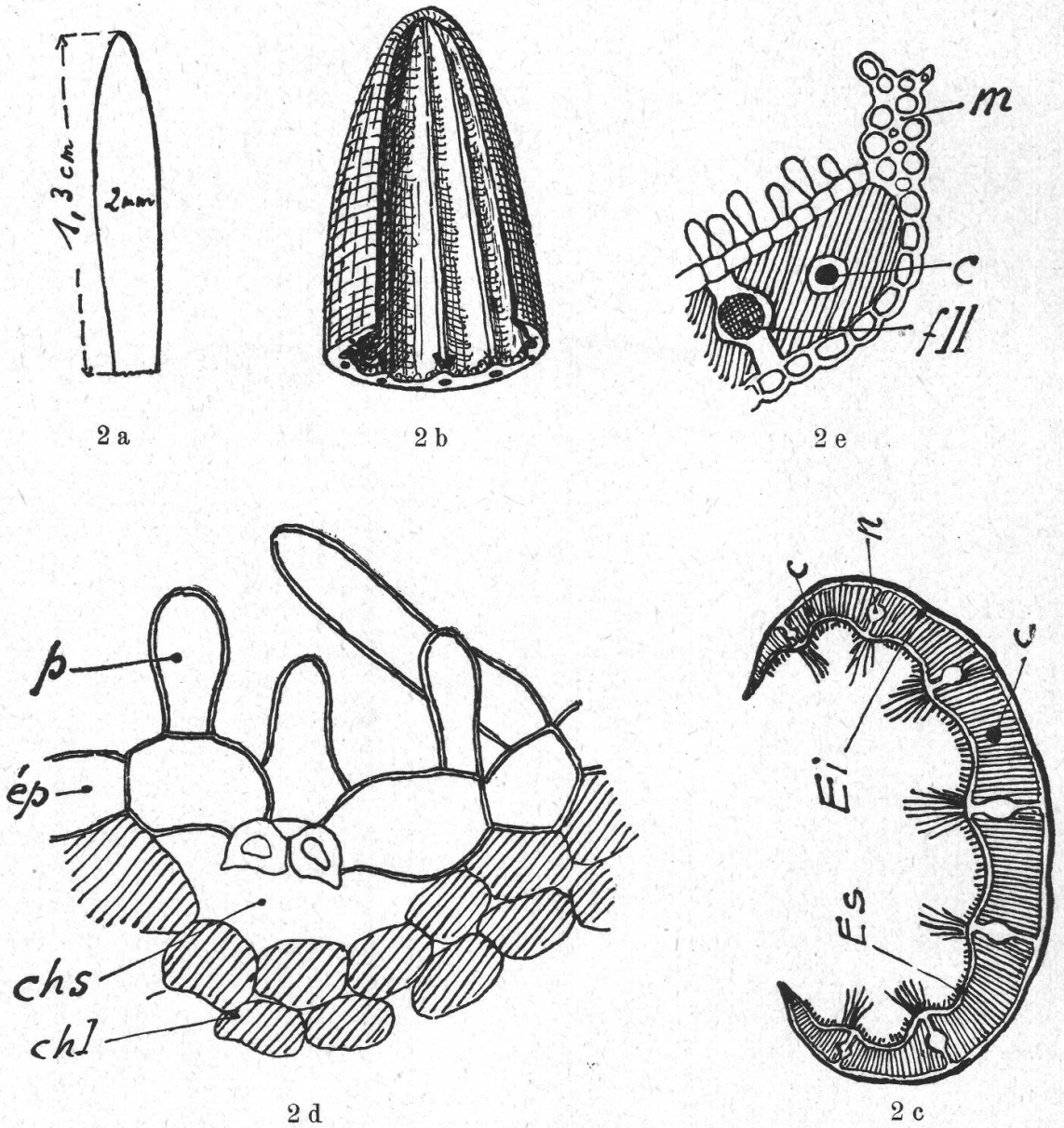
Fig 1.

Perezia coerulescens. 1 a. base d'une feuille. 1 b. section transversale A—B d'une pinnule. 1 c. deux stomates; cut. = cuticule; cel. = membrane cellulosique; ch. s. st. = chambre sous-stomatique.

leur face supérieure devenue intérieure forme une cavité remplie d'un feutrage blanchâtre qui déborde par place.

L'épiderme extérieur est glabre, sans stomates, ses membranes externes sont cutinisées, imprégnées d'une substance couleur ocre d'où le nom de *L. ferruginea,* leur épaisseur est de $\pm$ 20 μ ! Cet épaississement est marqué de façon particulière sur la marge du limbe. Sous cet épiderme se trouve une seule assise de palissades riches en chlorophylle et occupant la moitié de l'épaisseur du limbe, puis deux à quatre rangées de parenchyme lacuneux très irrégulièrement disposées et contenant en abondance des substances de réserve. Les faisceaux libéroligneux paraissent repoussés vers la face interne par les palissades.

Ils ne sont formés que d'un petit nombre de vaisseaux et sont entourés de grosses cellules endodermiques. On ne trouve aucun élément foliaire scléreux, la feuille étant suffisamment soutenue par sa cuticule et par sa forme diédrique. Dès qu'on pénètre dans la carité offerte par la face interne (supérieure), l'épiderme se présente avec des parois plutôt minces; les stomates y sont localisés au nombre moyen de 120 au millimètre carré, quelque peu surélevés avec de grandes chambres sous-stomatiques. On y trouve en outre divers trichomes : tout d'abord les poils constituant le feutrage, ils sont longs, simples, unicellulaires, sou-



2 a 2 b 2 e

2 d 2 c

Fig 2.

Bomarea dulcis. 2 a. une feuille. 2 b. extrémité de la feuille. 2 c. section transversale de la feuille. 2 d. un stomate; p = papille; ép = épiderme; chl = chlorenchyme. 2 e. bord de la feuille avec marge scléreuse (m); c = concrétion.

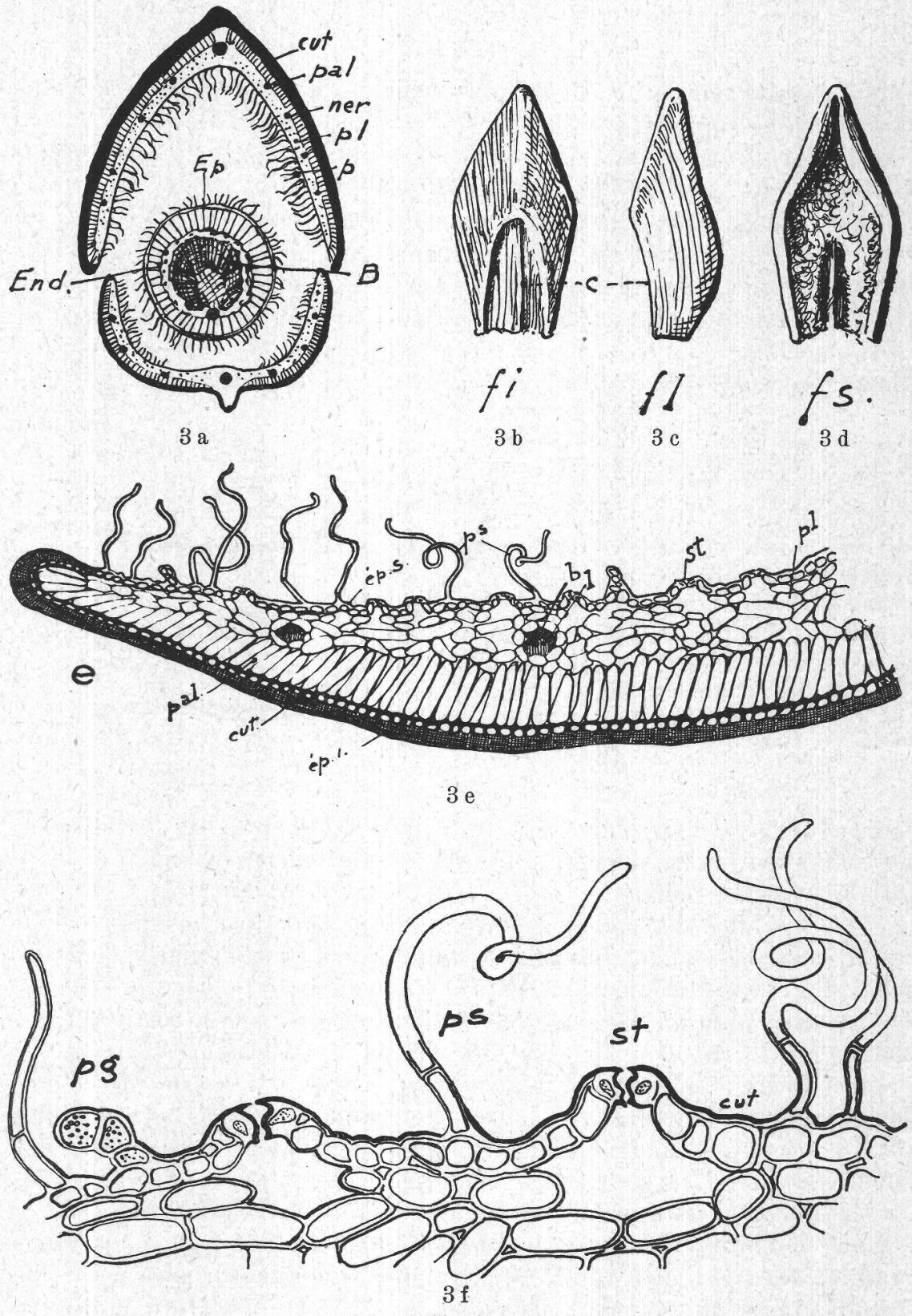


Fig 3.

Tafalla thyoides. 3 a. section transversale d'un rameau passant par la base d'une feuille inférieure et par le milieu d'une feuille supérieure. 3 b. feuille vue de dos. 3 c. feuille vue de côté. 3 d. feuille vue par sa face intérieure. 3 e. demi-section transversale du limbe : ép. s. = épiderme supérieur; ps = poil simple; b = bois; l = liber; st = stomate; pl = parenchyme lacuneux; pal = palissades; cut = cuticule; ép. i = épiderme inférieur. 3 f. fragment d'épiderme supérieur (interne) : pg = poil glanduleux; ps = poil simple; st = stomate; cut = cuticule.

vent enroulés sur eux-mêmes; puis quelques poils courts, pluricellulaires parfois capités (voir fig. 3 f).

Parmi les espèces amphistomatiques je retiendrai d'abord deux *Gentiana : G. primulifolia* et *G. sedifolia. G. primulifolia* habite les marais et la champa. Les feuilles ont une longueur de 10 à 12 mm, une largeur de 3 à 5 mm, une épaisseur de 1 à 2 mm (voir fig. 4). L'épiderme supérieur est formé d'une seule assise, tandis que l'inférieur en compte deux ou trois; partout de la cuticule. Les stomates sont nombreux à la face supérieure, surtout à la base de la feuille et sur une plage médiane, 135—140 au millimètre carré, de 34,5 × 22,5 μ, avec

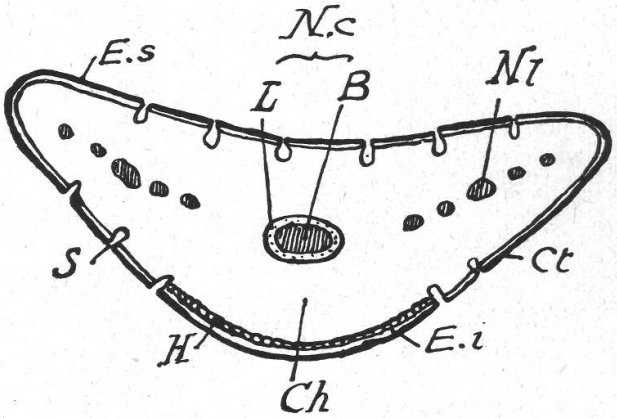


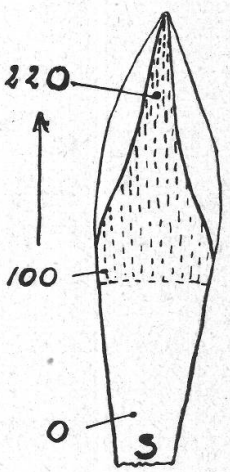
Fig. 4.
Gentiana primulifolia, section transversale de la feuille. E. i, E. s = épidermes inférieur et supérieur; H = hypoderme; S = stomate; N. c = nervure centrale; L = liber; B = bois; N. l = nervure latérale.

quatre (trois) cellules, annexes. A la face inférieure, ils sont disposés en séries entre les nervures 45—50 au millimètre carré à la base, 70—75 vers l'extrémité.

G. sedifolia de la même station est plus petite. Les feuilles ont 8—12 mm de long, 2—3 mm de large et 0,2—0,35 mm d'épaisseur médiane; elles sont donc plus minces que celles de l'espèce précédente. Ces feuilles lancéolées sont repliées en dessus à l'extrémité. L'épiderme est formé de grosses cellules à parois minces, les stomates y étant à fleur; le mésophylle est constitué par 10—12 assises de cellules quadrangulaires petites et serrées. Les stomates sont grands : 45 à 53 μ = 40—46 μ, augmentant en nombre de la base au sommet : face supérieure 0 → 100 → 220; face inférieure 0 → 60 → 170 (voir fig. 5). Là où il y en a 200 au millimètre carré, ils occupent le tiers de la surface poliaire. De toutes les espèces haut-andines que nous avons étudié, c'est *Erysimum* (n° 25) de San José, 4500 m, qui possède le plus grand nombre de stomates : 300 dessus et 350 dessous au millimètre carré. Les feuilles de 4,5 cm × 1,5 cm ont une épaisseur de 0,35 à 0,4 mm; les stomates sont petits, 16—20 μ × 12—15 μ, de sorte que malgré leur nombre, ils se présentent guère que le quinzième de la surface foliaire. Comme type extrême opposé, je citerai les stomates de *Bomarea dulcis* qui, avec leurs dimensions de 50—58 μ × 40—55 μ,

sont les plus grands que j'ai mesurés; à raison de 170 au millimètre carré, ils occupent un tiers de la surface foliaire.

Disons maintenant quelques mots du milieu climatique dans lequel vivent ces végétaux. D'après la description de Godet la région est dans l'étage de la Puna tel que le délimite Troll (6), mais semble marquer le passage à l'étage alpin suivant Wolf (9). En voici les caractéristiques suivant Godet: « On distingue dans cette région deux saisons: la saison sèche de mai à octobre se traduit le jour par un beau et chaud soleil, la nuit par un ciel très pur avec forte gelée. La

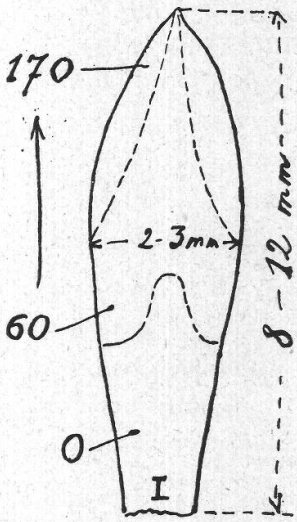


5 a.

Fig. 5.

Gentiana sedifolia. a. distribution des stomates à la face supérieure de la feuille. b. stomates à la face inférieure de la feuille.

Les chiffres indiquent le nombre des stomates par mm².



5 b.

saison des pluies d'octobre à main est caractérisée par de fréquents et violents orages pendant l'après-midi, rarement pendant la nuit. Dès midi l'horizon s'obscurcit, le ciel voile, et, une demi-heure après, sous la poussée d'un vent furieux, une grèle aux grains coniques tombe obliquement et blanchit le sol en quelques instants. Puis, la rafale éclate, les éclairs aux craquements secs se succèdent rapidement. Cet orage dure vingt minutes, mais peut se répéter trois et quatre fois le même après-midi; il est suivi généralement de pluie et de neige qui tombent jusque tard dans la nuit. Le lendemain matin cette neige fond et le sol sèche rapidement. Plus rarement il tombe une petite neige serrée qui persiste plusieurs jours sur le sol. En avril 1915 il en a été mesuré 32 cm d'une seule nuit.

La température est sujette à des changements brutaux, des chutes de 30 à 40° au coucher du soleil sont communes; le maximum observé au soleil a été de 53°, le minimum général de — 10°. »

D'après Espinosa, à la station Cotopaxi, à 3600 m, sur une meseta du Nudo de Tiopullo, les extrêmes absolus ont été de 50° et — 2°.

Ces faits nous font comprendre la nécessité d'une protection mécanique de la feuille, particulièrement pour les espèces atteignant une certaine taille. Ainsi, chez *Chuquiragua huamanpinta,* buisson de 0,5 m à 1,20 m, les feuilles sont petites (10 mm × 2 mm), dures, coriaces; la

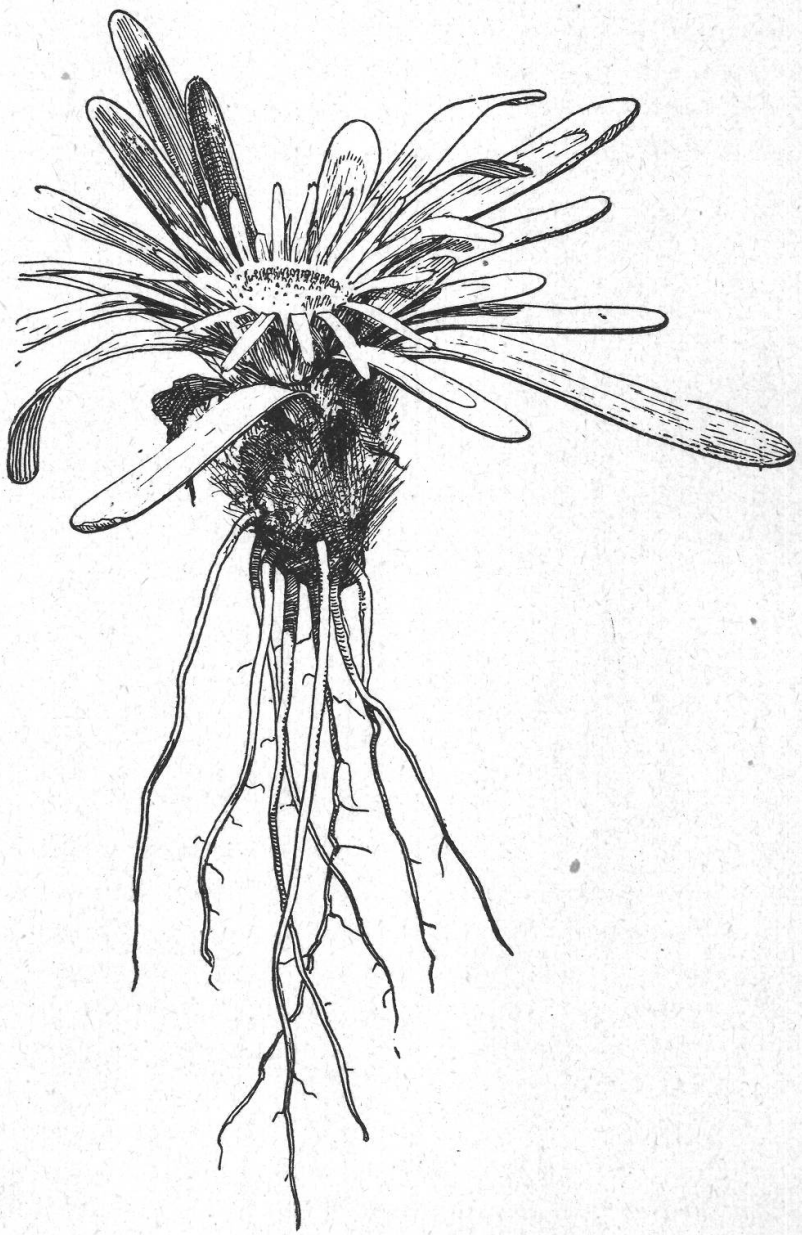


Fig. 6.
Werneria nubigena;
plante entière
(dessin de M. Reichel).

cuticule y atteint 10—12 μ, le collenchyme y est abondant; l'épiamphistomatie (Spinner) ou l'épistomatie (Espinosa) s'y rencontrent mélangées. Le limbe développé à 5500 m possède deux ou trois rangées de palissades ± lacuneuses sous les stomates, il a une structure plus condensée que celle de l'exemplaire de Espinosa cueilli à 4400 m : « ± équifaciale, une assise palissadique lâche sur chaque face. »

Bomarea dulcis (5000 m) a une hampe atteignant 0,50 m. La feuille de 1,3 cm × 0,2 cm a une épaisseur de 0,25—0,27 mm; le mésophylle homogène est formé de cellules quadratiques avec çà et là de gros idioblastes renfermant des concrétions.

Considérons d'autre part des espèces iso- ou hypoamphistomatiques. D'abord les *Werneria*. *W. nubigena,* feuilles de 5—10 cm × 0,5—1 cm (fig. 6), épaisseur ± 0,5 mm. Cuticule de 2 μ sur une paroi

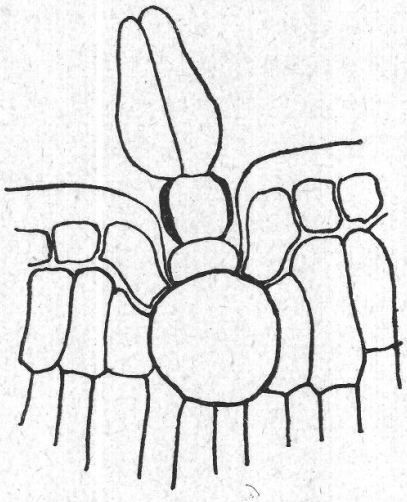


Fig. 7.
Werneria sp.; hydathode foliaire.

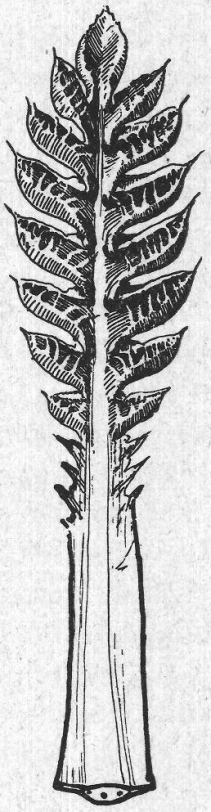


Fig. 8.
Perezia pinnatifida; une feuille
(dessin de M. Reichel).

cellulosique de 6—8 μ. Le mésophylle comprend trois assises palissadiques courtes sur les deux faces et un tissu lacuneux central d'autant plus abondant que l'on approche de la base de la feuille et surtout à la face inférieure. La rigidité du limbe est assurée par l'épiderme et par des trabécules scléreuses de chaque côté des nervures.

W. pumila, feuilles étroites, repliées supérieurement en gouttière; deux assises palissadiques inférieures, puis sept à huit assises quadrangulaires serrées; parois épidermiques épaisses à cuticule granulée.

W. sp.; champa 4800—5300 m. Deux à quatre assises palissadiques supérieures, puis huit à dix assises irrégulières serrées à la face inférieure. Les parois épidermiques externes sont très épaisses et fortement cutinisées. Cette espèce possède des hydathodes non signalés jusqu'ici (voir fig. 7); ils ne sont conservés qu'à la base des feuilles; ailleurs on n'en voit que les cicatrices dans de petites dépressions. Au fond se trouve une cellule basale sphérique enfoncée dans le chlorenchyme,

puis deux cellules superposées dont la supérieure est cutinisée latéralement, enfin deux à quatre cellules très allongées (60—70 μ). Ces appareils sont répartis comme suit par millimètre carré :
face sup. (base) : 3—4, 9—10, 12, 16—17, 20, 36—40, 24 (sommet),
face inf. (base) : 2—3, 3—4, 5—6, 10—11, ... 28, 15 (sommet).

Il est probable que ces organes délicats jouent un rôle dans l'absorption ou la sécrétion de l'eau par la feuille.

Chez *Hypochoeris Spinneri,* le limbe d'une épaisseur de 0,38 mm est peu cutinisé mais possède un hypoderme supérieur unisérié formé de grosses cellules à parois épaisses, 5 assises palissadiques supérieures et quatre assises plates serrées inférieures.

Culcitium Godeti, feuille mince, deux assises palissadiques et parenchyme lacuneux.

Chez les *Perezia* (fig. 8) le mésophylle est équifacial, les palissades sont petites et courtes.

Gnaphalium luteum possède une assise palissadique et 3—4 assises irrégulières presque sans lacunes.

Chez *Liabum bullatum* on voit trois assises palissadiques formant la grande part du mésophylle, le reste est composé de cellules irrégulières compactes.

Senecio Antennaria a un limbe mince (0,5—0,25 mm) possédant trois assises palissadiques supérieures allongées, serrées, et un parenchyme lacuneux à palissades lâches. Il en est de même pour *Lupinus alopecuroides.*

Les données d'Espinosa peuvent à ce sujet se résumer comme suit : 52 espèces à feuilles équifaciales (palissades sur les deux faces) et 87 à feuilles bifaciales (palissades sur une seule face).

Il n'y a donc pas d'unité dans la structure du mésophylle foliaire. Espinosa dit : « Ganz allgemein ergibt sich ..., dass die Vegetation der Hochanden durch ihre Einrichtungen die schädliche Wirkung des Windes vermeidet. ... niedrige Gewächse spielen überall die Hauptrolle. Erreichen die Pflanzen eine gewisse Wuchshöhe, so sind sie mit den verschiedensten mechanischen Mitteln ausgerüstet. » En effet, les trois quarts des espèces étudiées par lui ou par nous sont des plantes ± collées au sol. La grêle, la neige glacée, les particules minérales chassées par le vent sont les pires ennemis de toute végétation, aussi constatons-nous une protection générale par un épiderme à parois épaissies et cutinisées. Les stomates se concentrent là où ils sont le mieux protégés même si l'accès des gaz y paraît difficile.

En résumé, les végétaux des Hautes-Andes apparaissent comme des mésophytes à enveloppe xéromorphe ce qui les place à côté des éricophytes.

Bibliographie.

1. Beauverd, G. Phanerogarum Novitates. Seite VI—X. Bull. Soc. bot. Genève, 1923.
2. Espinosa, Reinaldo. Ökologische Studien über Kordillerenpflanzen. Engl. Bot. Jahrb. **65.** 1933.
3. Godet, Ernest. Monographie de la région de Huancavelica (Département de Junin), Pérou. Bull. Soc. neuch. Géographie. XXVII. 1918.
4. Leick, Erich. Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes auf die Öffnungsweite unterseitiger und oberseitiger Stomata desselben Blattes. Jahrb. f. wiss. Bot., **67.** 1928.
5. Lohr, P. Louis. Untersuchungen über die Blattanatomie von Alpen- und Ebenenpflanzen. Groningen 1919.
6. Troll, C. Die geographische Grundlage der andinen Kulturen und des Incareiches. Iberoamer. Arch. **5**/3, 1930.
7. Weberbauer, A. Die Pflanzenwelt der peruanischen Anden. Die Vegetation der Erde **12.** Leipzig, 1919.
8. — Anatomische und biologische Studien über die Vegetation der Hochanden Perus. Engl. Jahrb. **39.** 1907.
9. Wolf, Th. Geografia i Geologia del Ecuador. Leipzig, 1892.