

**Zeitschrift:** Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles  
**Herausgeber:** Société Vaudoise des Sciences Naturelles  
**Band:** 36 (1900)  
**Heft:** 138

**Artikel:** La flore de la vallée de Joux : étude monographique  
**Autor:** Aubert, S.  
**Kapitel:** III: Considérations sur l'origine des espèces  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-266080>

### **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:** 12.01.2026

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

Un trait continu — dans une ou plusieurs colonnes indique que le type de formation s'étend en altitude de façon continue entre les limites assignées.

Un trait interrompu — — — indique que le type de formation est discontinu, c'est-à-dire interrompu dans le sens vertical par d'autres types de formations.

Une suite de points ..... indique que le type de formation manque sur le versant correspondant.

Les formations forestières et les prairies non fumées sur sol sec offrent de notables et appréciables différences quant à leur répartition sur l'un ou l'autre des deux versants ; aussi nous avons cru bon de l'indiquer de la manière suivante :

Le premier trait (supérieur) représente la répartition altitudinaire sur le versant occidental ; le second (inférieur) la répartition altitudinaire sur le versant oriental. Les formations représentées par un seul trait et non par deux traits superposés ne se trouvent que dans le fond de la Vallée (thalweg).

Comme nous l'avons dit dans le texte (p. 448) il ne nous a pas été possible d'établir des types de formations indéfinies ; nous avons décrit les localités où se rencontrent ces formations, et dans le tableau ci-contre, nous nous sommes contenté d'indiquer la répartition altitudinaire des localités à formations indéfinies.

## CHAPITRE III

### CONSIDÉRATIONS SUR L'ORIGINE DES ESPÈCES

PLAN : Origine géographique. — Idées générales sur l'origine des espèces. — Centres de création. — Voies migratives. — Etude de l'origine géographique de quelques espèces de la Vallée de Joux. — Origine géologique.

#### I. ORIGINE GÉOGRAPHIQUE

##### A. Idées générales sur l'origine géographique des espèces.

On entrevoit de quelle manière ont pris naissance les espèces alpines. A la suite du grand soulèvement de la fin de la période tertiaire qui constitua les principales chaînes de montagnes de l'Europe, de l'Asie, de l'Amérique, de nouveaux territoires s'offrirent aux espèces habitant les plaines au pied de ces montagnes. De nombreuses espèces s'élevèrent sur les pentes de



celles-ci, en s'adaptant aux circonstances diverses créées par de nouvelles stations, circonstances qui sont, en somme, des résultantes de l'altitude. Etant donnée la continuité des conditions biologiques, il se forma ainsi des variétés qui fixèrent leurs caractères, les reproduisirent et devinrent des espèces par la suite. Les flores alpines sont donc d'origine préglaciaire.

Parmi toutes les espèces qui habitaient le pied des montagnes lors du soulèvement de celles-ci, ce furent évidemment les plus plastiques, les plus capables de varier et de s'adapter à de nouvelles conditions, qui donnèrent naissance à des formes nouvelles, futures espèces.

Les chaînes contiguës ou reliées par des territoires plus ou moins montagneux durent évidemment échanger quelques-unes de leurs espèces, parmi les plus plastiques; il n'en fut pas de même dans les massifs qui se trouvèrent isolés dès l'instant de leur soulèvement, et chez ceux-ci on observe de très nombreuses formes endémiques, exemple: l'Abyssinie.

Plus tard, par l'effet des perturbations de tous genres qui se manifestèrent à la surface du globe, la plupart des espèces des régions basses qui avaient donné naissance par adaptation aux formes montagnardes, disparurent, et de là résulte que, dans la règle, il n'y a pas ou très peu d'affinité entre les formes d'un territoire montagneux et celles des plaines ambiantes.

Si l'on étudie la flore des montagnes de l'Europe, de l'Asie ou de l'Amérique, on observe que toute chaîne un peu étendue possède: 1° des espèces indigènes nommées endémiques, qui n'apparaissent nulle part ailleurs; 2° des espèces appartenant en commun aux chaînes voisines ou même à des montagnes très éloignées. Les Alpes, par exemple, à côté d'un élément endémique, renferment de nombreuses espèces apparaissant encore soit dans la zone circumpolaire, soit dans les chaînes asiatiques, soit dans les chaînes américaines, soit dans la plupart de ces territoires à la fois.

Cette double constatation autorise de suite la question suivante: Les espèces endémiques d'un territoire se sont-elles développées dans celui-ci exclusivement, ou bien, s'étant développées aussi ailleurs, en ont-elles disparu? La première hypothèse est, dans la règle, la plus vraisemblable; ainsi le genre *Androsace* est presque exclusivement alpin; si ses nombreuses formes alpines endémiques avaient existé jadis dans les chaînes asiatiques ou américaines, pourquoi en auraient-elles disparu? Une glaciation

ancienne est encore contestée pour maintes chaînes de l'Asie centrale, et dans les Montagnes Rocheuses, l'intensité de la glaciation a été moins considérable que dans les Alpes. La glaciation ne peut donc en aucun cas être évoquée comme cause de disparition, dans l'exemple cité tout au moins. Les causes principales de l'évolution des flores alpines sont les conditions créées par la station; or le genre *Androsace* appartient à la haute montagne par excellence, et les chaînes de l'Asie centrale, de l'Amérique septentrionale, comme les Alpes, présentent toutes les conditions nécessaires à l'évolution de types montagnards. Si donc les nombreuses *Androsace* alpines endémiques ne se retrouvent ni en Asie, ni en Amérique, il est logique d'admettre qu'elles n'y ont jamais existé et n'ont nulle part pris naissance ailleurs que dans le massif des Alpes.

Le même raisonnement pourrait être appliqué pour les subdivisions exclusivement alpines des genres : *Primula*, *Saxifraga*, *Gentiana*, etc.

Les deux hypothèses émises ci-dessus conduisent à l'énonciation de deux principes :

Dérivant de la première : Une espèce commune à deux ou plusieurs chaînes de montagnes provient d'un territoire considéré comme origine, appelé centre de dispersion ou de création, d'où elle a rayonné de divers côtés par migrations.

Dérivant de la seconde : Une espèce commune à deux ou plusieurs chaînes de montagnes s'est développée par évolution, aussi bien dans l'une que dans l'autre et il ne peut être question de territoire-origine.

Ce dernier principe dérive bien, en effet, de la deuxième des hypothèses énoncées plus haut, car si l'on admet que les espèces alpines manquant dans telle chaîne, en ont disparu, il n'y a pas de raison pour ne pas croire que celles qui appartiennent à deux ou plusieurs systèmes montagneux, se sont développées dans chacun d'eux.

L'acceptation de ce second principe conduit au rejet des migrations au delà d'une certaine distance. Telle école n'admet pas même la possibilité de migrations entre le nord et le centre de l'Europe pendant la période glaciaire. Mais de pareilles migrations sont prouvées par les espèces glaciales retrouvées à l'état fossile dans les terrains glaciaires de la Suisse, de l'Allemagne, de la Suède, etc.

Une certaine uniformité dans la nature physique et le climat

d'une vaste étendue de pays laissent supposer la possibilité de migrations à grande distance. Un grand nombre d'espèces se retrouvent dans toute la zone circumpolaire et l'on ne peut pas nier que ce fait n'ait pour cause principale la grande uniformité qui règne dans les conditions biologiques de cette zone. On sait que les champs de glace, en se déplaçant dans des directions déterminées sous l'influence des courants marins, contribuent au transport de graines, de fruits, même de végétaux entiers. Dans son expédition polaire, Nansen a découvert au delà du 80° degré un tronc d'arbre participant au courant qui charrie les glaces de la Sibérie orientale vers le Grönland, en passant près du pôle.

Engler a aussi démontré que des migrations d'espèces des régions alpines avaient été possibles pendant la période glaciaire le long de la rive sud de la baie de la mer arctique qui s'étendait entre l'Altaï et l'Oural, rive qui devait présenter alors un caractère analogue à celui du littoral de la baie d'Hudson, en Amérique.

Un fait encore que nous prenons la liberté de signaler : c'est la présence du rare *Potamogeton praelongus* Wulf. au lac d'Etallières (Neuchâtel). Ce lac est d'origine historique, « ayant apparu entre les années 1487 et 1515 à la suite de l'affaissement du sol ou, suivant d'autres, à la suite de l'établissement d'un barrage devant l'entonnoir ». (Magnin, *Les lacs du Jura*, n° 2, p. 15.)

Aussi, *P. praelongus* qui est une espèce du nord de l'Europe, très rare dans le centre, déjà signalé en 1848 par Godet, ne peut avoir atteint le lac d'Etallières que par une migration à grande distance, probablement par le concours des oiseaux.

Des preuves existent de la possibilité de migrations d'espèces à plusieurs kilomètres de distance ; mais de là nous sommes conduits à admettre les migrations à grande distance, moyennant une certaine uniformité dans les facteurs biologiques et le temps. Le temps surtout, voilà le facteur essentiel pour les migrations à longue distance. Un seul exemple : il est absolument certain que depuis quelques dizaines d'années, *Daphne cneorum* L. s'est avancé d'un kilomètre environ vers le nord à la Vallée de Joux. Or qui peut prétendre ce que sera devenue cette espèce à la Vallée de Joux dans quelques milliers d'années ? Et *D. cneorum* est une espèce méditerranéenne, dont l'area principal est transalpin.

En résumé, et à notre avis, la dislocation des espèces alpines

s'explique plus aisément par l'hypothèse des migrations que suivant celle qui consiste à admettre l'évolution simultanée de la même espèce en des points éloignés de la surface du globe.

Cette dernière théorie a été en premier lieu émise par Saporta et Marion (*L'évolution du règne végétal*, tome II, chap. les Migrations) et admise ensuite par plusieurs phyto-géographes pour expliquer la présence simultanée d'espèces dans les Alpes, la zone circumpolaire, les montagnes de l'Asie ou de l'Amérique.

Pour nous, nous expliquerons plus volontiers ces faits par la théorie des centres de création et les migrations, sans cependant prétendre que tous les faits s'expliquent par là.

### B. Centres de création.

Avec d'autres, nous croyons que toute espèce s'est développée par évolution dans un territoire donné, son centre de création, à partir duquel elle s'est répandue de divers côtés.

Beaucoup d'espèces laissent difficilement reconnaître leur point de départ. Cependant, celles qui ont leur maximum de dispersion dans les Alpes et apparaissent seulement d'une façon sporadique en dehors des limites de celles-ci, sont sûrement d'origine alpine.

Chez certaines espèces, l'area est très restreint et l'on peut reconnaître et suivre jusqu'au bout les voies de dispersion. Tel est le cas, par exemple, de *Campanula excisa* Schl. dans le massif du Simplon.

Les composants de la flore européenne<sup>1</sup> sont originaires de centres de dispersion divers, savoir : la zone arctique, les montagnes de l'Asie centrale, les chaînes américaines (Montagnes Rocheuses), la zone méditerranéenne qui comprend les Alpes<sup>2</sup>, auxquelles nous joignons les Pyrénées, les Balkans et le Caucase ; le continent africain.

#### a) ZONE ARCTIQUE.

Les régions arctiques ont donné naissance à de nombreuses espèces, quoique aujourd'hui la plus grande partie des chaînes du Grönland, du Spitzberg, etc., soit recouverte d'une épaisse

<sup>1</sup> Nous aurons plus spécialement en vue dans ce qui suit les types montagnards de la flore du centre de l'Europe.

<sup>2</sup> Par Alpes, nous comprendrons les chaînes qui s'étendent du sud de la France jusqu'aux Carpathes inclusivement.



couche de neige et de glace. Rappelons à ce sujet les idées de Engler (*Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt I*, p. 144 et suiv.): « La flore miocène du Grönland et du Spitzberg a un caractère tempéré et rappelle les types que l'on rencontre aujourd'hui dans l'Amérique orientale et le sud de la province de l'Amour; à ce moment, la flore des montagnes, dans la zone arctique, ne pouvait pas être identique à celle des régions inférieures (retrouvée fossile). Déjà alors, dans la zone arctique qui jouissait d'un climat plus chaud qu'aujourd'hui, il dut se former sur les montagnes des variétés et des espèces adaptées au climat plus froid et à la période végétative plus courte des régions supérieures. Quand se produisirent les phénomènes glaciaires, une partie de ces espèces émigra vers le sud et atteignit même les Alpes, un second contingent disparut et enfin un troisième persista dans la zone circumpolaire seulement ». Comme exemples de ces espèces d'origine arctique et qu'il appelle « uralte Glazialpflanzen », Engler cite : « *Salix reticulata* L., *polaris* L., *herbacea* L., *Cassiope tetragona* Don., beaucoup de Cypéracées, ainsi que de nombreuses espèces dont les formes parentes ne se rencontrent plus au pied des montagnes dont il vient d'être question ». Quelques lignes plus bas, Engler s'exprime nettement : « Les districts montagneux des territoires arctiques ont été sûrement le point de développement (*Entwicklungscentrum*) de nombreuses espèces, comme le sont aujourd'hui les montagnes de la zone tempérée; mais par suite d'une glaciation intense, les différences d'une chaîne à l'autre se sont effacées; par l'effet des courants glaciaires dans le transport des espèces, de l'uniformité dans les conditions climatiques qui s'établit plus tard dans la zone circumpolaire, l'échange des espèces qui se sont conservées a été tellement intense qu'il est impossible de reconnaître les centres d'évolution primitifs. Mais cependant, il reste la possibilité que de nouveaux centres d'évolution puissent se former dans la zone arctique ». A cet effet, Engler cite les observations de Lundström sur les nombreuses variétés, formes intermédiaires des saules de la Nouvelle-Zemble. Dans ses *Kritische Bemerkungen über die Geschichte der Vegetation Grönlands*, p. 213, Nathorst s'exprime en substance comme suit : « On peut admettre avec certitude qu'une partie de la flore arctique est originaire du Grönland. La côte orientale de ce pays a de hautes montagnes parmi lesquelles une atteint même 3000 m.; dans la partie sud, les montagnes sont encore d'une hauteur notable

(*ansehnlich*). Ces montagnes sont anciennes et il est assez certain qu'elles ont possédé jadis une flore alpine qui a été refoulée, pendant la période glaciaire, soit vers le sud-est, par l'Islande, les Faroër, la Grande-Bretagne, soit en Amérique du Nord par-dessus la mer de Baffin ».

La Sibérie nord-orientale, l'Alaska, le Grönland, le Spitzberg, etc., ont certainement été le point d'évolution de plusieurs espèces ; mais on ne peut dire qu'il en ait été de même pour la Sibérie arctique comprise entre le nord de l'Europe et la Sibérie orientale. On sait que pendant le miocène une baie profonde de l'Océan glacial s'étendait entre l'Oural et l'Altaï ; d'autre part, la côte arctique de la Sibérie est basse, et l'Océan glacial au nord de l'Asie atteint, selon Nansen, une profondeur considérable, 2-3000 m. ; il est ainsi fort peu probable que des terres aient existé, à la fin du tertiaire et pendant l'époque quaternaire, dans cette région. La Sibérie arctique est aussi la partie de la zone arctique dont la flore est la plus pauvre.

La zone arctique possède plusieurs espèces endémiques : notons les nombreuses Cassiope, Andromeda de l'Amérique arctique. Nul doute que ces dernières ne soient originaires de la zone arctique exclusivement, car si elles s'étaient développées aussi ailleurs, n'auraient-elles pas eu plus de chances pour se maintenir que dans la région arctique où les conditions d'existence depuis les temps tertiaires sont devenues plus particulièrement défavorables.

Plusieurs espèces répandues dans les territoires arctiques, comme : *Empetrum nigrum* L., *Betula nana* L., *Ledum palustre* L., *Rubus chamaemorus* L., etc., sont extrêmement rares hors de ceux-ci, en particulier dans l'Europe centrale, et ne se maintiennent qu'à la faveur de conditions biologiques toutes spéciales. Dans les Alpes, elles sont rares<sup>1</sup> ou font totalement défaut ; évidemment, elles sont originaires de la zone arctique.

#### b) MONTAGNES DE L'ASIE CENTRALE.

Les chaînes de l'Asie centrale, Altaï et autres, puis l'Himalaya, constituent un massif montagneux colossal dont les conditions biologiques sont évidemment fort variées, suivant les propriétés physiques du sol, l'exposition, etc., les stations en un mot, et il est certain qu'elles ont été et sont encore le centre

<sup>1</sup> *Empetrum* n'est pas rare dans les Alpes.

d'évolution d'une foule d'espèces. A côté de nombreuses formes endémiques (espèces de *Saxifraga*, *Pedicularis*, *Potentilla*, etc.), la flore de l'Altaï comprend maintes espèces répandues aussi en Europe, mais dont l'origine altaïenne ou tout au moins asiatique paraît manifeste. Prenons un exemple : *Leontopodium alpinum* Cass. est une espèce très répandue dans les Alpes calcaires. A l'inverse des espèces alpines en général, elle se laisse très bien cultiver dans la plaine et dans ce cas acquiert une taille et une robustesse qui contrastent singulièrement avec l'aspect de certaines espèces sûrement alpines d'origine qui, dans la règle, végètent bien misérablement dans les jardins botaniques des villes. *L. alpinum* Cass. apparaît en outre dans les Pyrénées, l'Apennin, les Carpathes, l'Afghanistan, l'Altaï, l'Himalaya ; en Asie, c'est plutôt une espèce des régions inférieures, de la steppe que des hautes altitudes ; elle est seule du genre en Europe, mais possède une forme parente, *L. sibiricum* dans l'Asie centrale et orientale. Dans les Alpes, *L. alpinum* habite de préférence les rochers, les pentes gazonnées très raides et ne dépasse pas 2000-2500 m. Si nous ne l'observons pas dans la région moyenne ou montagneuse, ce n'est pas à cause du manque de stations appropriées, mais bien plutôt par le fait de la concurrence de la part d'espèces triviales. *Leontopodium alpinum* Cass. ne doit pas être une espèce alpine ; en vertu de son habitus, de son area, de ses affinités, elle paraît plutôt d'origine asiatique.

Ce que nous disons de cette espèce peut s'appliquer à d'autres, rares et systématiquement isolées en Europe, mais au contraire répandues dans l'Asie centrale et y possédant de nombreuses formes affines ; par exemple : *Aconitum Anthora* L., *Allium victorialis* L., *Androsace villosa* L., etc.

En résumé, nous estimons que la flore européenne a reçu de nombreux éléments des montagnes de l'Asie centrale. Nous reparlerons de plusieurs parmi ces espèces lorsqu'il s'agira de discuter l'origine de certains composants de la flore de la Vallée de Joux.

Quoique d'une manière moins considérable, l'Himalaya a aussi contribué à enrichir la flore européenne. Prenons encore un exemple ; *Saxifraga Hirculus* L. se rencontre dans les tourbières et marais de l'Europe centrale et septentrionale (manque aux Alpes), puis dans le Caucase, la Sibérie altaïenne, Baïkalie, la Sibérie orientale, septentrionale et arctique (embouchure de la Léna), Dahurie, Kamtchatka, Thibet occidental, Himalaya orien-

tal (de 4200-5000 m.), Islande, Spitzberg; en Amérique, du lac Saskatchewan jusqu'à la côte arctique, Kotzebue, Behring.

Par le fait de sa dispersion en général et de sa distribution dans les marais et tourbières du centre de l'Europe, en particulier, *S. Hirculus* L. pourrait passer pour une espèce d'origine arctique, mais *S. Hirculus*<sup>1</sup> appartient à la section *Hirculus* du genre qui comprend onze espèces toutes endémiques à l'Himalaya, sauf *S. Hirculus* L.; sept n'apparaissent dans ce massif qu'au-dessus de 4000 m., dont *S. Hirculus* L.; deux au-dessous de 3000 m. et deux pas au-dessous de 2500 m. La section *Hirculus* appartient aussi à la région subalpine et alpine de l'Himalaya et *S. Hirculus* L. est une espèce franchement alpine de l'Himalaya puisqu'elle n'apparaît pas au-dessous de 4200 m. *S. Hirculus* manque totalement aux Alpes et c'est là un fait très important; dans toute l'Europe centrale, l'espèce n'apparaît qu'en des stations isolées en compagnie d'autres types intéressants, tels que *Betula nana* L., *Empetrum*, etc.

Les régions arctiques sont relativement pauvres en *Saxifraga*; on compte dix espèces au Grönland, onze en Islande, seize dans le N.-E. de l'Amérique, dix au Spitzberg, seize en Laponie, huit dans l'Oural et la Nouvelle-Zemble, dix dans la Sibérie arctique, quinze au Kamtchatka. La zone arctique comprend douze espèces endémiques, toutes limitées au territoire nord-ouest américain et asiatique oriental; le Grönland, le Spitzberg, la Nouvelle-Zemble, la Sibérie arctique, n'en possèdent aucune. De ces douze espèces endémiques au territoire arctique, aucune n'appartient à la section *Hirculus*. Aussi il est infiniment probable que *S. Hirculus* est d'origine himalayenne; elle n'est évidemment pas la seule dans la flore de l'Europe, mais il ne peut entrer dans le cadre de ce travail d'esquisser une monographie de la flore européenne.

#### c) TERRITOIRE NORD-UEST AMÉRICAIN, EST ASIATIQUE

Au sens botanique, l'Amérique nord-ouest et l'Asie nord-est forment un tout indivisible (Engler. *Entwick. ges.*, I, chap. 6). Ce vaste territoire a donné naissance à une série d'espèces dont plusieurs ont atteint l'Europe et les Alpes. Il est la patrie des *Andromeda*, *Cassiope*, *Vaccinium*, des *Solidago*, de nombreux *Aster*, *Erigeron*, *Gnaphalium*, *Antennaria*.

Le genre *Andromeda* L. comprend en Amérique trois espèces

<sup>1</sup> Engler, *Monographie der Gattung Saxifraga*.



dont deux endémiques ; la troisième. *A. polyfolia*, est circumpolaire. En Asie, le genre voisin *Cassiope* (y compris *Cassandra*) compte six espèces ; toutes se retrouvent dans l'Amérique arctique, sauf *C. Redowskii* Don et *ericoides* Don spéciales à la Sibérie orientale. L'Amérique arctique possède deux *Cassiope* endémiques : *C. Mertensiana* Don et *C. Stelleriana* Don. En fait de *Cassiope* circumpolaires, on ne peut citer que *Cassandra calyculata*, *Cassiope tetragona* Don et *hypnoïdes* Don. Le centre d'évolution des genres *Andromeda* et *Cassiope* est, selon toute évidence, la zone septentrionale est-asiatique nord-ouest américaine. Il en est très probablement de même des espèces du genre *Vaccinium*. Ce dernier (y compris *Oxycoccus*) d'après Macoun, est représenté dans l'Amérique arctique par seize espèces ; l'Asie, d'après Ledebour, ne compte aucune espèce endémique. De toutes les espèces énumérées ci-dessus, des genres *Andromeda*, *Cassiope* et *Vaccinium*, la flore de l'Europe centrale ne comprend que *Andromeda polyfolia* L., *Vaccinium uliginosum* L., *Vitis Idaea* L., *myrtillus* L., *Oxycoccus palustris* Per. Toutes se retrouvent dans cette zone américaine-asiatique, et vraisemblablement elles en sont originaires.

#### d) BASSIN MÉDITERRANÉEN

Le nombre des genres exclusivement montagnards méditerranéens est peu considérable ; on peut citer entre autres : *Soldanella*, *Erinus*, *Tozzia*. Les espèces montagnardes méditerranéennes appartiennent, en règle générale, aux mêmes genres que ceux qui constituent la flore des régions moyenne et basse. Aussi est-il possible de se représenter de quelle manière s'est développée la flore alpine du bassin méditerranéen. Lorsque les Alpes et les chaînes voisines se soulevèrent pendant le miocène, un terrain libre s'offrit ainsi peu à peu aux espèces des plaines ambiantes ; elles s'élevèrent sur les pentes des montagnes en voie de formation, et donnèrent naissance à des variétés par adaptation aux conditions nouvelles résultant de l'altitude. Ces variétés se reproduisirent, semblables à elles-mêmes, grâce à la persistance des facteurs, causes de leur évolution ; elles devinrent les types que nous nommons aujourd'hui espèces alpines.

Les montagnes méditerranéennes et de l'Europe centrale possèdent une flore alpine caractérisée par une certaine uniformité. Dans les unes et les autres, ce sont les mêmes genres ou les mêmes sections de genre qui ont développé des formes monta-

gnardes. Ce fait provient sans contredit de ce qu'avant le soulèvement tertiaire, la flore du bassin méditerranéen possédait une certaine uniformité et que des migrations y étaient possibles. Certains genres sont particuliers aux chaînes méditerranéennes, ainsi : *Sideritis*, *Hippocrepis*, *Soldanella*, *Crocus*, *Salvia* (les Labiées surtout), *Erinus*, *Tozzia*, etc. Ces genres proviennent de types ancestraux limités au bassin méditerranéen ou ayant vécu autrefois dans d'autres parties du globe, mais d'où ils ont disparu, faute d'avoir rencontré les conditions nécessaires à une évolution subséquente.

Chez d'autres genres, il s'est manifesté une évolution dans un sens déterminé qui a donné lieu à des espèces ou groupes d'espèces méditerranéennes endémiques ; exemples, sections des genres : *Dianthus*, *Potentilla*, *Saxifraga*, *Campanula*, *Gentiana*, *Pedicularis*, *Primula*, etc.

Quelques espèces apparaissent sans modifications en des points plus ou moins distants du territoire méditerranéen et représentent des variétés identiques nées en des lieux différents par suite de conditions biologiques semblables, aux dépens de types ancestraux dès lors disparus. Ainsi s'expliquerait, selon Engler (*Entwick. ges.* I, p. 100-101), la présence de *Gregoria Vitaliana* Duby dans la Sierra Nevada, au Mont Ventoux, etc. La plus grande partie des genres répandus dans le bassin méditerranéen possèdent à côté d'espèces apparaissant sur la plus grande partie de celui-ci, d'autres espèces limitées à la partie occidentale ou à la partie orientale du territoire méditerranéen, mais dont les caractères sont si voisins, cependant pas identiques, de ceux d'une espèce uniformément répandue qu'on peut les considérer comme des variétés du type commun répandu dans tout le territoire ; elles ont reçu le nom d'espèces *vicariées*. Engler (*Entwick. ges.*, I, p. 61-62) cite quelques espèces vicariées, ainsi :

*Hypericum Burseri*, Spach, des Pyrénées correspond à *Hypericum Transsilvanicum* Celak, de Siebenbürgen, *Arenaria Nevadensis* Buss. de la Sierra Nevada à *A. Conferta* Buss. de l'Olympe en Thessalie ; etc. Quel enseignement tirer de là ? Ces espèces vicariées sont relativement jeunes ; elles nous montrent que depuis la période glaciaire, l'évolution du monde végétal ne s'est pas arrêtée et que la diversité des facteurs biologiques en deux stations éloignées engendre des variétés différentes. Est-ce à dire que les espèces précitées ne puissent exister que dans la

chaîne qui est leur centre d'origine ? Non, ces espèces jeunes sont plastiques, et il est certain qu'elles peuvent, les facteurs de migration étant donnés, s'avancer dans d'autres districts et s'adapter à l'existence dans ceux-ci.

A côté d'espèces communes à la plupart des chaînes du bassin méditerranéen, on remarque pour chacune de celles-ci des espèces endémiques, ne s'écartant pas de certaines limites. Les Alpes, les Pyrénées, les Carpathes, le Caucase, la Sierra Nevada, l'Apennin, les montagnes de la Grèce, les Balkans, ont leur flore endémique à côté d'espèces communes. On constate souvent des empiétements d'un district sur un autre. Ainsi certaines espèces particulièrement répandues dans les Pyrénées et appartenant à des genres richement développés dans cette chaîne de montagnes s'avancent jusque dans les Alpes occidentales et centrales : *Sideritis hyssopifolia* L., par exemple, est sans contre-dit une espèce espagnole qui a atteint par voie migrative les Alpes occidentales et le Jura. De même nous rencontrons dans les chaînes suisses des émanations de la flore des Alpes orientales sous la forme de *Androsace lactea* L., *Gentiana pannonica* Scop., etc. Les chaînes sud-européennes (espagnoles, versant sud des Alpes, chaînes balkaniques) possèdent aussi leur flore alpine qui dans la règle appartient aux mêmes genres que ceux qui ont donné naissance à la flore des Alpes, etc., seulement les conditions d'évolution n'ayant pas été les mêmes, ces genres ont développé d'autres espèces ou d'autres groupes d'espèces : genre *Ranunculus*, *Arabis*, *Saxifraga*, *Silene*, *Hieracium*, etc. La flore de certains districts des Alpes et du Jura méridional en particulier, grâce à la siccité du sol, à l'exposition et à l'absence de massifs neigeux supérieurs, agissant comme réfrigérants sur les régions plus inférieures, a reçu plusieurs espèces du sud de l'Europe et par cela se trouve placée dans une certaine dépendance vis-à-vis de ce dernier. Les espèces : *Erysimum ochroleucum* D. C., *Anthyllis montana* L., *Ligusticum ferula-ceum* All. *Sideritis hyssopifolia* L., *Daphne cnenorum* L., etc., présentes dans le Jura méridional, très rares ou nulles dans les Alpes centrales, mais répandues dans la zone méditerranéenne et transalpine, sont d'origine sud-européenne; c'est là que se trouve leur maximum de dispersion, là que vivent leurs formes parentes, et leur présence dans les districts calcaires des Alpes occidentales et le Jura ne saurait être expliquée autrement que par une migration du sud au nord, migration rendue possible

par les conditions biologiques des stations qui séparent leur area principal des localités plus septentrionales.

Les diverses chaînes de montagnes de l'ouest, du centre, du sud et de l'est de l'Europe ont été sûrement le centre d'évolution d'espèces en nombre plus ou moins grand. On peut admettre que les espèces endémiques de tel ou tel district européen sont natives de celui-ci, mais quant aux espèces répandues dans l'ensemble du bassin méditerranéen, il est en général difficile de rechercher le territoire qui leur a servi de point de départ, vu que la flore des régions inférieures a subi de profondes perturbations, et que dans beaucoup de cas les espèces des régions inférieures, qui ont servi de souches à celles des régions supérieures, ont disparu.

En résumé, les chaînes du bassin méditerranéen représentent non seulement un, mais plusieurs centres d'évolution, et considérable a été leur fécondité si l'on fait attention au nombre d'espèces endémiques des montagnes de l'Europe occidentale, centrale, orientale et méridionale. Pour les Alpes seules, Christ évalue à 422 sur 693 le chiffre des espèces d'origine alpine. Parmi les plantes qui ont cette origine (et nous entendons par Alpes les chaînes qui s'étendent des Alpes maritimes jusques et y compris les Carpathes), il en est plusieurs qui ont étendu leur area d'une manière considérable; certaines ne se sont pas avancées au-delà des Pyrénées, de l'Apennin, des Balkans, du Caucase; d'autres ont atteint les basses montagnes de l'Allemagne, puis la Grande-Bretagne, la Scandinavie, l'Oural; d'autres enfin, mais en plus petit nombre, ont acquis une dispersion arctique et asiatique-américaine.

#### e) CONTINENT AFRICAIN.

D'après Christ <sup>1</sup>, un élément de flore d'origine africaine se retrouve dans la flore de l'Europe. En effet, le botaniste bâlois signale l'existence d'une flore xérophile apparaissant d'une façon presque continue sur le périmètre du continent africain et dans les îles qui en dépendent. Quelques types appartenant à cette végétation africaine, dont le centre de développement est situé dans le territoire du Cap, s'observent dans le bassin méditerranéen, la zone atlantique chaude de l'Europe, les Pyrénées, les Alpes et même jusque dans le nord du continent.

<sup>1</sup> *Ueber afrikanische Bestandtheile in der Schweizerflora*, « Bull. Soc. bot. suisse », 1897.



Cette flore africaine, qui comprend essentiellement des espèces *xérophiles* (succulentes, arbres et arbrisseaux toujours verts, conifères à feuilles squamiformes réduites, monocotylédones bulbiiformes, etc.), et qui ne doit pas être confondue avec la flore des Savanes de l'Afrique tropicale, est appelée par Christ *altafrikanische Flora*. Elle est ancienne, parce que « Die Gestalt ihres Areals zeigt, dass sie überall da sich gehalten hat, wo der xerophile Charakter des Landes derselbe blieb, während sie da, wo die Wüste eindrang, und wo feuchte Becken die äquatoriale Waldflora ermöglichten, durch andere Florenbestandtheile unterbrochen wurde. Die xerophile Flora stellt sich durchaus als die erste, die übrigen Floren als die secundären dar ». De plus, elle possède d'intimes rapports avec la flore australienne, la plus ancienne.

Les migrations de la flore africaine ancienne, depuis le Cap jusque dans le bassin méditerranéen, ont été particulièrement favorisées par le caractère *xérophile* du continent africain et les plateaux montagneux de sa partie orientale.

Parmi les espèces auxquelles Christ assigne une parenté étroite avec la flore africaine, nous citerons seulement : *Myrica Gale*, *Erica carnea*, *Polygala Chamaebuxus*, *Tamus communis*, *Ilex aquifolium*, *Buxus sempervirens*, *Thesium* sp., *Impatiens nolitangere*, etc.

### C. Voies de migration.

Dans le commencement de ce chapitre, nous avons admis la théorie des migrations comme pouvant expliquer d'une manière générale la dislocation des espèces, mais il reste à parler encore de façon générale, des voies et chemins suivis par les plantes de l'Europe centrale dont l'origine doit être cherchée à des centaines ou milliers de kilomètres de cette partie du globe.

#### a) ESPÈCES D'ORIGINE ARCTIQUE

On sait que la zone circumpolaire présente dans ses conditions biologiques une uniformité frappante, aussi la proportion d'espèces circumpolaires dans la flore arctique est-elle considérable : les travaux de Heer ont prouvé que la flore arctique tertiaire offrait déjà ce caractère. Cette uniformité laisse supposer des migrations d'espèces dans la zone circumpolaire, migrations qui s'effectuent aujourd'hui encore et ont lieu sur terre de proche en proche, puis par le vent, les animaux, les oiseaux, sur mer par les courants d'eau et de glace.

Comment comprendre la venue d'espèces arctiques dans le centre de l'Europe jusque dans les Alpes, les Pyrénées, les Apennins, etc. La plupart de celles-ci se rencontrent dans la région arctique européenne. Les splendides découvertes faites par Nathorst, Steenstrup, Schröter, etc., d'espèces arctiques comme *Salix reticulata* L., *polaris* L., *Betula nana* L., *Ledum palustre* L., etc., à l'état fossile, dans les terrains glaciaires de la Suède méridionale, de l'Allemagne, de la Suisse, etc., nous donnent, dans une certaine mesure au moins, la clé de l'énigme. Lors du changement progressif de climat qui causa l'extension des glaciers du Nord et des Alpes, les espèces arctiques furent graduellement refoulées vers le sud et pendant le maximum de la glaciation elles habitèrent, dans le centre de l'Europe, le terrain resté libre entre les glaciers septentrionaux et les glaciers alpins, terrains qui, d'après Nathorst et d'autres, dut présenter un aspect assez analogue à celui de la tundra laponnienne. Les unes suivirent les glaciers alpins dans leur retraite, remontèrent avec eux et s'établirent dans les régions supérieures, d'autres demeurèrent dans la plaine en des stations appropriées.

D'autre part, Nathorst admet que la dispersion circumpolaire d'une grande partie de la « flore glaciaire » est en rapport avec une communication par terre entre l'Europe et le Grönland avant et au commencement de l'époque glaciaire et que de nombreux éléments de végétation ont pu atteindre l'Europe par cette voie (Nathorst, « Kritische Bemerkungen », etc.). Citons à ce sujet l'auteur (p. 216 et suiv.): « Als die Temperaturerniedrigung durch welche die Eiszeit verursacht wurde, einzutreten begann, und die alpine Pliocenflora Grönlands von den Gebirgen in die Tiefebene gedrängt wurde, geschah dieses alles zuerst unter höheren Breitengraden. In demselben Maasse, wie die Ausbreitung des Eises zunahm, wurde dann diese Flora gegen Süd gedrängt. In jener Zeit, als sich das grönlandische Inlandeis noch nicht bis südlich von 69° erstreckte, musste eine Wanderung der Pflanzen nach und von Island in hohem Grade erleichtert werden, falls gleichzeitig eine Landverbindung mit diesem Lande existierte oder falls die Küsten einander so genähert waren, wie z. Beisp. die jetzigen Tiefencurven für 380 m. andeuten. Island hatte dann eine grössere Ausdehnung und hatte sich mit Europa über die Faroer verbunden. Infolge der zunehmenden Ausbreitung des skandinavischen Inlandeises war die ehemalige alpine Flora Skandinaviens gegen südwest (Schottlandinseln, etc.)

gewandert und hatte sich mit der alpinen Flora von den Gebirgen Grossbritannien gemischt. Eine Wanderung der Pflanzen über Island und die Faroer, von Grönland nach Europa und vice-versa konnte dann leicht stattfinden und ebenso konnten sich sowohl die europäischen wie die amerikanischen Pflanzen quer über das dann im Süden von 69° vom Inlandeise nicht bedeckte Grönland verbreiten, so dass ein Austausch der Pflanzen zwischen den beiden Welttheilen leicht stattfinden konnte, wie übrigens schon früher über Smith Sound. Andererseits hatten die skandinavischen Glazialpflanzen schon früh ihre Wanderung gegen Osten über das nördliche Asien begonnen und konnten möglicherweise auch auf diesem Wege sogar Grönland erreichen. Von Grönland hatten ihrerseits die dortigen Glazialpflanzen eine ähnliche circumpolare Verbreitung auf denselben Wanderstrassen erreichen können. Dieses muss insbesondere der Fall sein, falls das nordamerikanische Inlandeis sein Centrum im Süden des Polarkreises hatte. Die Angaben hierüber sind leider nur sehr dürftig. Heim spricht sich nur auf folgende Weise aus (« Gletscherkunde », p. 556): « Im hocharktischen Nordamerika, konnten so wenig wie im arktischen Asien, Spuren einer wesentlichen grösseren Verbreitung entdeckt werden. » Dawson aber kommt in Folge des Blocktransportes auf die nördlichen Inseln und der gegen Norden und Nordwesten gerichteten Eisbewegung im nördlichen Teile von Hudson Bay sowie in Folge der Bewegung gegen Osten längs den Hudson Strait zu dem Schluss dass sich das Eis strahlenförmig nach allen Richtungen von der grossen laurentischen Hochfläche « welche von Labrador rings um das südlichste Ende von Hudson bis zum Polarmeer sich erstreckt » und nicht von äussersten Norden gegen Süden bewegt hat. Dieses steht allerdings in vollständigem Einklang mit der Dürre des Klimas in höchsten Norden und mit der Annahme, dass die Niederschläge durch welche das amerikanische Inlandeis gespeist wurde, grösstentheils vom atlantischen Meer herühren mussten. Ist dem aber so, dann würde die Wanderung der besprochenen Pflanzen sowohl vor der höchsten Vereisung wie nach derselben längs der Nordküste Amerikas und über die nördlichen Inseln stattgefunden haben können, und zwar noch zu einer Zeit, als das canadische Inlandeis ein Hinderniss für einen südlicheren Weg bildete.

Nach all diesem will es mir scheinen, dass die circumpolare arktische Flora grösstentheils ihren Ursprung in Skandinavien,

— Schottland, Island und Grönland — möglicherweise auch in nördlichsten Amerika — gehabt hat und dass die circumpolare Verbreitung derselben davon herrührt, dass sie sich schon vor der Eiszeit in der Richtung der Breitengrade hat ausbreiten können. Wir sind daher durch unsere Untersuchung über Grönland's Vegetation zu etwa denselben Schlussfolgerungen wie Hooker und Darwin gekommen: « Dass die jetzige skandinavische Flora von sehr hohem Alter sein muss, und dass dieselbe schon vor der Eiszeit mehr gleichmässig über die Polarrégion als jetzt verbreitet war », nur dass wir « circumpolar » statt « skandinavische » schreiben.

Diese Flora hat demnach ihren Ursprung in verhältnissmässig hohen Breitengraden gehabt. Dagegen dürften die Alpen, Altaï, etc. später als Skandinavien und Grönland, nämlich erst nachdem das skandinavische Inlandeis seine grösste Ausbreitung erreicht hatte, ihre Beiträge zur arktischen Flora geliefert haben, und was die Rocky Mountains (und Sierra Nevada) betrifft, so konnte dieses erst dann geschehen, als das amerikanische Inlandeis das Maximum seiner Verbreitung erreicht hatte. Da aber dieses Eis sich am weitesten gegen Süden erstreckte und es lange dauern musste bevor es geschmolzen war, konnten die amerikanischen Pflanzen nicht eine so grösste Verbreitung, wie die übrigen erreichen.

Jene Pflanzen, welche ursprünglich von Grönland und Skandinavien stammen, würden den hierausgesprochenen Ansichten gemäss mit Rücksicht auf ihren Eintritt in die jetzige arktische Vegetation. Die erstgenannten Elemente haben ihrem höherem Alter, zufolge die grösste Verbreitung erreichen können und sind demgemäss circumpolar geworden; ihnen folgen die Pflanzen des Altaï, während die Flora der Rocky Mountains infolge ihrer späteren Ankunft im Polargebiet dort selbst die geringste Verbreitung erreicht hat. »

#### b). ESPÈCES ORIGINAIRES DU CENTRE DE L'ASIE

A propos de celles-ci, nous résumerons en substance les idées de Engler, telles qu'elles sont exprimées au chapitre 14 de « Entwicklungsgesch., etc., » p. 40 :

« Les espèces originaires des montagnes sibériennes et apparaissant dans les Alpes, se rencontrent pour la plupart dans la Sibérie arctique et la Scandinavie.

« Elles ont encore dans les conditions climatiques actuelles,



la possibilité d'émigrer de la Sibérie arctique en Scandinavie, mais il serait impossible à celles qui sont confinées dans la région alpine de l'Altaï, d'atteindre aujourd'hui la Sibérie arctique. Aussi ces migrations d'espèces altaïennes jusque dans la zone arctique doivent s'être effectuées en un temps où les conditions biologiques au pied nord de l'Altaï étaient celles que l'on observe aujourd'hui dans les monts Stanovoï, près de la mer d'Ochotzks, où une différence entre la flore des montagnes et de la plaine n'existe pas. On sait que pendant la période tertiaire, l'Océan arctique s'étendait sur la plus grande partie de l'Asie centrale et occidentale et s'avancait même jusqu'au pied des chaînes altaïennes, etc. Postérieurement au tertiaire, il existait encore une profonde baie de la mer arctique entre l'Oural et la Ieniseï. Lorsque survint, dans la zone arctique, le changement de climat qui provoqua la glaciation de cette dernière, l'effet s'en fit sentir jusque sur le versant nord des montagnes de l'Asie centrale. De là un abaissement des régions et une pénétration de la flore alpine dans les régions inférieures; de celles-ci, les espèces les plus appropriées à un régime climatique froid et humide purent, par migration passive, atteindre la région arctique, de là se répandre dans la zone circumpolaire ». Ces espèces n'ont évidemment pu atteindre les Alpes que sous l'influence du climat glaciaire contemporain de l'extension des glaciers du nord jusque dans le centre de l'Europe; il faut donc qu'au moment de l'exode des glaciers scandinaves elles eussent déjà atteint le nord de l'Europe.

Mais la flore des montagnes de l'Europe possède un certain nombre d'espèces d'origine asiatique qui manquent par contre absolument à la zone arctique et en Scandinavie. Comment expliquer leur immigration en Europe? D'après Engler (*Entwinkl. gesch.*, ch. 14, p. 140-141) « la mer Sibérienne tertiaire était en communication directe avec le bassin danubien-caspien tertiaire. C'est sur les rives méridionales de cette mer asiatico-européenne qu'eurent lieu des migrations d'espèces entre l'Europe d'un côté, et l'Himalaya et l'Asie orientale d'un autre côté. Peu à peu cette mer tertiaire se divisa et donna naissance aux différents bassins, viennois et hongrois, du Danube inférieur, de la Mer Noire, de l'archipel grec, aralo-caspien. Ce dernier se détacha comme une immense mer intérieure de la mer arctique, de laquelle il était précédemment un golfe. La mer arctique tertiaire se retira également du sud au nord, mais longtemps une

baie profonde ressemblant à la baie d'Hudson, persista entre l'Oural et la Ieniseï. Le refroidissement posttertiaire qui provoqua l'extension des glaciers dans le nord, les Alpes, etc., causa évidemment de profondes perturbations dans le climat des montagnes de l'Asie centrale, occidentale, et jusque dans les Carpathes; de tempéré qu'il était, le climat devint froid et les espèces tempérées du bassin sibérien-danubien furent refoulées vers le sud et le sud-ouest; par contre elles furent remplacées par des espèces subalpines et alpines des montagnes de l'Asie centrale, (Altaï, en particulier) que l'abaissement des régions d'altitude avait forcées à descendre dans la plaine ».

Il est ainsi à présumer que lors des temps glaciaires, des migrations d'espèces subalpines et alpines de l'Altaï, etc., se produisirent entre l'Asie et l'Europe, le long des terrains laissés à découvert par le retrait antérieur de la mer tertiaire. Selon toutes probabilités, ces migrations d'est à ouest s'effectuèrent au moment de la glaciation de l'Europe centrale et de la zone arctique.

Les espèces suivantes originaires de l'Asie: *Aconitum Anthora* L., *Lathyrus luteus* Peterm., *Leontopodium alpinum* Cass., *Androsace villosa* L., répandues dans les chaînes méditerranéennes, mais faisant défaut dans la zone arctique, sont principalement répandues dans la steppe des basses régions de la Sibérie; il semble donc impossible qu'elles aient atteint l'Europe par le même chemin que celles dont il vient d'être question.

Engler (*Entwik. gesch.*, I, ch. 14, p. 142) admet « que pendant la période glaciaire une flore alpine pouvait exister entre les 50° et 45° de latitude nord dans la zone comprise entre l'Altaï et les Carpathes et qu'en même temps le développement des steppes pouvait commencer au sud du 46° ».

C'est assez sûrement par cette zone steppique que les espèces signalées ont pu atteindre l'Europe.

Les flores alpines de l'Himalaya et de l'Altaï possèdent quelques espèces en commun: le nombre en est relativement restreint. Cependant on peut croire que dans une certaine mesure il s'est effectué des migrations d'espèces entre ces deux chaînes asiatiques. Ainsi *Saxifraga Hirculus* L., qui est d'origine himalayenne, aura atteint l'Altaï d'abord, puis, pendant la période glaciaire, la zone arctique et circumpolaire.

## c.) ESPÈCES D'ORIGINE AMÉRICAINE

Nous avons transcrit plus haut les idées de Nathorst, soutenant l'hypothèse que pendant la période glaciaire des espèces glaciales ont pu atteindre l'Europe, depuis le Grönland par l'Islande et les Faroër, et d'autre part la possibilité de migration d'espèces glaciales arctiques dans toute la zone circumpolaire déjà avant la période glaciaire. On peut donc assez sûrement admettre que les espèces d'origine américaine-arctique présentes en Europe ont été refoulées jusque dans le centre de ce continent par l'extension des glaciers scandinaves, particulièrement.

La flore européenne comprend un certain nombre d'espèces d'origine américaine non arctique, comme par exemple : *Monotropa hirsuta* Roth., et pour lesquelles des migrations le long des régions glacées du nord-ouest de l'Amérique (Alaska, Aleoutes) en Asie, ne paraissent pas possibles dans les conditions climatiques actuelles (Engler, *Entwik. ges.*, I, ch. 6, p. 25). Il est donc nécessaire que ces espèces aient atteint l'Asie avant la période glaciaire, et selon toutes probabilités, elles sont de même arrivées en Europe, antérieurement à l'époque glaciaire, par une voie méridionale, alors que le voisinage de la mer arctique tertiaire permettait encore les migrations d'espèces adaptées à un climat tempéré et humide dans l'Asie centrale et sud-occidentale.

Actuellement des migrations doivent être possible entre l'Europe et l'Amérique, par le nord de l'Asie. On sait que des formes telles que *Caltha palustris* L., *Cardamine pratensis* L., *Poa pratensis* L., etc., s'avancent très loin vers le nord et supportent très bien le climat polaire. Et des espèces du genre de ces dernières pourraient sans contredit passer de l'Amérique en Asie, aujourd'hui, et de là à travers la zone forestière de la Sibérie et de la Russie, atteindre le centre de l'Europe, ou vice-versa. Le nombre d'espèces communes à l'Europe centrale, à la Sibérie et à l'Amérique du Nord est considérable. Que l'on pense seulement aux nombreuses graminées, Cypéracées, Juncacées, etc., répandues dans tout le territoire. Nul doute que pareil fait ne soit dû à la possibilité de migrations dans les circonstances climatiques actuelles au travers de ce que l'on a coutume d'appeler le district forestier européen-asiatique-américain.

Nous n'en dirons pas davantage sur ces questions générales d'origine et de migrations; dans la partie spéciale qui va suivre, nous reprendrons plus en détail certains points que volontairement nous avons laissé de côté pour rester dans les généralités.

#### **D. Etude de l'origine géographique de quelques espèces de la flore de la Vallée de Joux.**

On ne peut nous demander ici de rechercher l'origine des 900 phanérogames qui composent la flore de cette petite partie du territoire vaudois. En effet, les problèmes touchant la recherche de l'origine des espèces sont d'une complication extraordinaire et les matériaux nécessaires à un travail d'une envergure aussi considérable ne sont pas à notre disposition ou manquent encore actuellement. La connaissance même exacte de l'aire géographique d'une espèce ne suffit pas pour déterminer son origine d'une manière plus ou moins certaine; il est nécessaire d'étudier ses formes affines et leur dispersion géographique.

Or, pour cela, des monographies de genres et de familles sont indispensables, mais combien de genres ne connaissent encore aucun monographe? Aussi, dans ce paragraphe, nous nous bornerons à étudier l'origine des espèces les plus intéressantes, de celles dont la dispersion permet justement de poser les problèmes d'origine des espèces.

Différents facteurs sont à considérer pour l'étude de l'origine géographique d'une espèce ou d'un groupe d'espèces:

1° Le degré de fréquence des individus. Dans la règle, il est logique d'admettre que là où une espèce apparaît en un chiffre maximum d'individus, c'est-à-dire là où elle rencontre la somme maximale des conditions favorables à son développement, là doit se trouver son centre d'évolution. Cependant, on ne peut oublier qu'ensuite de changements survenus dans le climat ou la nature géologique de diverses contrées du globe, des espèces peuvent avoir disparu de leur centre d'évolution et apparaître exclusivement en des localités qu'elles n'ont atteint que par le fait de migrations.

2° La considération de l'aire géographique est d'une importance capitale. Si, par exemple, on marque sur une carte tous les points où se rencontre une espèce, on peut parfois reconnaître les voies et chemins suivis dans ses migrations et peut-être



aussi son point de départ, d'où elle a rayonné dans diverses directions.

Evidemment ces deux facteurs doivent toujours être considérés simultanément.

3° C'est surtout à la dispersion des formes affines d'un type que nous devons demander des éclaircissements au sujet de l'origine de celui-ci.

En effet, les formes nombreuses, parfois très rapprochées phylogénétiquement, constituant une espèce, dérivent d'un type ancestral commun répandu sur un territoire plus ou moins grand, par adaptation à des conditions biologiques diverses. Aussi, là où une espèce ou variété possède des formes proches parentes endémiques, là doit être cherché son centre d'évolution.

Certainement, une *variété* peut prendre naissance en des points éloignés d'un même territoire, aux dépens d'un type commun répandu dans celui-ci et moyennant les mêmes conditions biologiques. Mais ce phénomène ne doit pouvoir se produire que dans les limites d'un même territoire et non pas dans deux territoires très distants l'un de l'autre, comme les Alpes et l'Altaï, à cause de la diversité des différentes stations qui ne peut manquer d'exister entre l'un et l'autre. Certaines espèces vivent bien dans l'Altaï et les Alpes, mais elles sont originaires de l'un et ont atteint l'autre par migration ou encore elles proviennent d'un tiers territoire. Quoiqu'il en soit de son origine, une espèce commune à l'Altaï et aux Alpes doit présenter des différences dans ses caractères externes et internes par le fait de la diversité des stations dans les deux chaînes, qui a déterminé une adaptation différente.

N'est-il pas plus logique de rechercher l'origine de *Saxifraga Hirculus* L. dans l'Himalaya où la section *Hirculus* est représentée par plusieurs espèces endémiques que par exemple dans la zone arctique où cette section ne compte pas d'autres représentants que *S. Hirculus*.

4° Les fossiles. En règle générale, les restes fossiles d'une espèce découverts dans un territoire donné n'infirmement que celui-ci soit le centre d'origine de cette espèce; ils permettent plutôt la détermination de son ancien area. Personne ne s'aviserait de placer l'origine de *Salix reticulata* L., *Betula nana* L., etc., dans l'Europe centrale, parce que ces espèces y ont été retrouvées à l'état fossile. Non, ces débris fossiles révè-

lent aux botanistes l'existence d'une flore glaciale dans le centre de l'Europe, disparue aujourd'hui. Mais il en est autrement des fossiles d'un type disparu dont les caractères résument ceux de formes vivantes et phylogénétiquement voisines; de pareils fossiles peuvent nous fournir de précieuses indications sur l'origine de ces dernières. Comme on le sait, il n'y a que peu de formes vivantes qui laissent reconnaître dans les types miocènes retrouvés leurs ancêtres directs, et le monde végétal actuel ne peut pas être regardé comme la dérivée directe de la flore miocène. Entre eux se place la végétation du pliocène caractérisée par la juxtaposition d'éléments les uns miocènes, les autres rappelant tout à fait les formes actuelles. Dans la majorité de ses composants, la flore actuelle dérive de la flore pliocène et il est certain que les fossiles pliocènes pourront dans la plupart des cas contribuer à la solution des problèmes d'origine spécifique. Mais cette flore du pliocène est peu connue encore, surtout dans les territoires asiatiques et américains qui, vu la glaciation minime qu'ils ont subie, les premiers surtout, doivent avoir été le point de départ de quantités d'espèces des zones tempérées-froides de l'hémisphère boréal.

5° La station et ses conditions biologiques. L'étude de celles-ci peut donner quelque lumière aussi dans les problèmes complexes de l'origine des espèces. Christ (*Über die Verbreitung der Alpenpflanzen*) a déjà appelé l'attention des botanistes sur le fait que les espèces du nord — *species udae* — affectionnent plus particulièrement les stations humides et fraîches, les marais et tourbières, tandis que les types d'origine alpine apparaissent plus rarement dans ces dernières et se tiennent, en général sur les pentes, les rochers, etc. D'une manière générale, rien n'est plus juste. Etudions quelques cas. Des espèces telles que: *Scheuchzeria palustris* L., *Empetrum nigrum* L., *Oxycoccus palustris* Pers., *Betula nana* L., etc., apparaissent dans l'Europe centrale, en particulier dans le Jura et sur le plateau suisse, exclusivement sur le *Sphagnetum* des tourbières émergées. Mais sitôt que l'exploitation de la tourbe ou le drainage enlèvent au *Sphagnetum* son humidité naturelle, ces espèces disparaissent rapidement. *Carex chordorhiza* Ehrh. et *Alsine stricta* (L.) Bartl. doivent avoir disparu de la tourbière du Sentier ensuite de cela. En somme, les espèces signalées ne se maintiennent dans nos limites et dans le centre de l'Europe que sous réserve de conditions expresses bien définies, elles

sont dépayssées, étrangères, et il semble bien évident qu'elles ne sont pas d'origine alpine, mais bien plutôt arctique, car dans la zone circumpolaire elles sont communément répandues.

Au contraire, prenons l'exemple de *Ranunculus aconitifolius* L.; elle habite ordinairement dans les Alpes et le Jura, les prés humides, le voisinage des ruisseaux et des sources; mais fréquemment nous la rencontrons, sous des formes quelque peu modifiées il est vrai, au milieu des pâturages montagneux, à sol sec, au Mont-Tendre par exemple. Il en est de même de *Trollius europæus* L., *Astrantia major* L., *Orchis globosa* L. Ces plantes ont une station de prédilection; mais, dans certaines limites, elles peuvent s'accommoder d'autres stations, ce que nous n'observons pas pour les types des tourbières.

Ces espèces sont bien chez elles dans les montagnes de l'Europe centrale et là doit être cherchée leur origine.

#### a) ÉLÉMENT ARCTICO-ALPIN

Les espèces de la Vallée de Joux, qui en premier lieu s'offrent à notre étude, sont celles que les botanistes ont coutume d'appeler arctiques-alpines parce qu'elles sont répandues dans la zone arctique d'une part, dans les Alpes et autres chaînes de l'hémisphère boréal d'autre part.

Un des premiers, Hooker, a placé l'origine de cet élément en Scandinavie, se basant sur le nombre d'espèces que comporte la flore de cette péninsule. Mais Hooker fait entrer en ligne une foule d'espèces cosmopolites et de l'Europe centrale, qui n'ont rien de commun avec la flore arctique-alpine et qui, malgré la latitude, existent en Scandinavie, en vertu des conditions biologiques spéciales à ce pays résultant de l'action bienfaisante du courant du Golfe.

Christ, dans son ouvrage, *Über die Verbreitung der Alpenpflanzen*, après avoir réfuté l'hypothèse de Hooker, regarde les montagnes de l'Asie centrale comme le point de départ de la flore arctique-alpine. Considérant les régions arctiques comme un monde glacé, Christ lui refuse tout pouvoir créateur. Il est certain que plusieurs espèces arctiques-alpines sont d'origine asiatique; mais, plus haut, nous avons parlé des faits qui militent en faveur de l'origine arctique d'une foule d'espèces, aussi nous n'y reviendrons pas. Disons seulement que l'Altaï ne possède que deux espèces du genre *Cassiope*: *C. ericoïdes* et *C. tetragona*.

Don; par contre, l'Amérique et la Sibérie orientale arctique présentent huit espèces de ce même genre.

Plus récemment, O. Heer (*Nivale Flora der Schweiz*) place l'origine de la flore arctique-alpine dans la zone arctique. Il admet que celle-ci s'est avancée ensuite vers le sud, envahissant les diverses chaînes de l'Ancien et du Nouveau-Monde; de ce fait proviendrait la communauté d'espèces qui existe entre les différentes montagnes de l'hémisphère boréal. L'hypothèse de O. Heer est vraie pour un grand nombre d'espèces, qui apparaissent effectivement dans toutes les chaînes septentrionales de l'hémisphère nord; mais, à côté d'espèces d'origine arctique, l'élément arctico-alpin en renferme plus d'une dont l'origine est tout autre, par le fait de sa parenté ou de sa dispersion. Ainsi nous rencontrons au Labrador, dans le Grönland ou encore dans la zone arctique européenne des espèces telles que: *Gentiana nivalis* L., *Potentilla aurea* L., *P. villosa*, Crantz, *Hieracium prenanthoides* L., qui manquent à l'Amérique septentrionale-occidentale, et à la Sibérie arctique; elles ne peuvent être d'origine arctique et, vu leur dispersion en Scandinavie, Grande-Bretagne, Islande, il est plus logique d'admettre que leur origine est alpine et qu'elles ont atteint l'Europe septentrionale à la faveur de la période glaciaire.

*Saxifraga oppositifolia* L., quoique circumpolaire et se retrouvant en plus dans l'Altaï et l'Himalaya, est d'origine alpine d'après Engler (*Entw. ges.*, I, p. 443).

En somme, les espèces arctico-alpines ont une origine diverse; les unes sont arctiques, d'autres alpines. Nous allons maintenant étudier quelle est, pour les espèces de l'élément arctico-alpin de la Vallée de Joux, l'origine la plus vraisemblable.

Les espèces que nous rangeons dans l'élément arctico-alpin sont :

#### 1. Circumpolaires.

*Aconitum napellus* L. Côte Behring, Kotzbue, Youkon, Montagnes Rocheuses, Sibérie entière, Himalaya, Caucase, Europe centrale, limite nord en Allemagne, manque au sud de l'Europe. En Asie, l'espèce est répandue de l'Himalaya jusqu'à la Sibérie arctique; en Europe, l'area se rétrécit pour n'occuper que le centre de ce continent.

Il semble donc qu'elle soit venue de l'est et que son origine soit asiatique, car Ledebour indique dans le centre et l'est de la Sibérie douze espèces de la section à laquelle elle appartient,



tandis qu'on n'en rencontre qu'une dans le NW. de l'Amérique (Hooker, Macoun).

*Arabis alpina* L., Labrador, Grönland, Nouvelle-Zemble, Asie septentrionale et arctique, Kamtchatka, Baïkalie; très circumpolaire; manque aux chaînes de l'Altaï (Engler); peu d'espèces parentes au sein de la flore américaine; origine alpine probable.

*Viola palustris* L. circumpolaire; Amérique anglaise jusqu'au 56°; manque au Caucase et chaînes de l'Orient, aux régions alpines de l'Altaï et de l'Himalaya; apparaît dans l'Oural; position systématique en Europe isolée, origine arctique plus probable qu'origine alpine.

*Viola biflora* L. En Amérique: reparted from the Arctic Coats (Macoun); Nouv.-Zemble; Hooker n'en fait pas mention; suivant Engler, manque ainsi que d'autres espèces du genre aux régions alpines des Montagnes Rocheuses et des Montagnes Blanches; manque au Grönland; la région alpine de l'Altaï possède 3 espèces de violettes; seule de sa section en Asie et en Europe; origine incertaine, peut-être asiatique.

*Parnassia palustris* L. Amérique arctique, Sibérie entière, Nouvelle-Zemble, Europe septentrionale et centrale; isolée en Europe, ses parentes habitent l'Asie orientale et l'Amérique du Nord; origine probable: territoire est-asiatique, ouest-américain.

*Dryas octopetala* L. Dispersion circumpolaire et montagnes de l'hémisphère nord; isolée en Europe, mais possède 2 espèces parentes: *D. integrifolia*, Amérique arctique, et *D. Drummondii*, Amérique occidentale, Montagnes Rocheuses, Sibérie orientale; origine arctique probable.

*Comarum palustre* L. = *Potentilla palustris* Scop. Amérique arctique, Sibérie arctique, Nouvelle-Zemble, Laponie, Islande, Europe centrale (rare). *Comarum* se rapproche des *Potentilles*, mais n'a dans la flore actuelle aucun proche parent, si ce n'est *C. Salessowii* (Ledebour) dans l'Altaï. Son origine est ancienne, arctique peut-être.

*Sibbaldia procumbens* L. Amérique: Labrador; Amérique ouest, Montagnes Rocheuses, Grönland (Macoun), Nouvelle-Zemble; seule du genre en Amérique et en Europe; en Asie, 2 parentes: *S. adpressa*, Altaï, et *S. parviflora*, Caucase; origine asiatique probable.

*Epilobium alsinifolium* Vill. et *E. anagallidifolium* Link. Dans la « Revue générale de botanique », n° 85, p. 35, M. Par-

mentier écrit : « ... les auteurs ont commis une exagération en faisant de ces deux épilobes deux espèces distinctes : *E. alpinum* L. = *E. anag.* Link n'est qu'une race montagnarde du premier. » Aussi l'origine de *E. alsinefolium* seule nous importe. Le genre comprend 22 espèces en Europe, dont 3 seulement dans le SW. Suivant Hooker, la section *Lysimachion* contient 10 espèces dans l'Amérique du Nord ; parmi les espèces européennes, nous trouvons, outre les deux espèces précédentes, *E. tetragonum* L. et *E. palustre* L. La plupart des espèces américaines sont propres à la zone NW. *E. alsinefolium* et *anagallidifolium* apparaissent dans le NE. de la Sibérie mais manquent à l'Altaï et à l'Himalaya. L'Orient (Boissier) ne compte que deux espèces endémiques ; par contre, la plupart des espèces européennes et sibériennes s'y retrouvent. Une origine asiatique-américaine est assez certaine pour *E. alsinefolium*.

*Saxifraga oppositifolia* L. Toute la zone circumpolaire sauf la Sibérie arctique ; apparaît également dans la plupart des montagnes de l'Europe et de l'Asie ; la section *Porphyron* à laquelle elle appartient, comprend en outre : *S. biflora* All., Alpes, etc., nord de l'Europe ; *S. macropetala* Kerner et *S. retusa* Gouan Alpes, etc. (Engler, « *Monographie der Gattung Saxifraga* ») ; en vertu des affinités de *S. oppositifolia*, et malgré sa dispersion circumpolaire très étendue, Engler regarde cette espèce comme d'origine alpine.

*Saxifraga Hirculus* L. Nous avons dit plus haut (p. 490) les raisons qui militent en faveur d'une origine himalayenne.

*Chrysosplenium alternifolium* L. Nouvelle-Zemble, Spitzberg, Amérique septentrionale, Kamtchatka, Sibérie arctique et orientale, Baïkal, Altaï, Himalaya, Europe nord et centre ; espèce isolée en Europe, a ses parents dans l'Asie et l'Amérique du Nord ; origine : territoire est-asiatique, ouest-américain.

*Lonicera coerulea* L. Très circumpolaire, en Amérique : Labrador, Terre-Neuve, montagnes de l'ouest, 4 espèces de la même section dans l'Amérique du Nord ; la plupart de ses formes parentes habitent l'Orient, l'Asie centrale, la Chine. *L. coerulea* L. et *alpigena* L. sont les seuls représentants de la section *Isica* en Espagne. L'origine asiatique est probable.

*Aster alpinus* L. Amérique : côte arctique, Montagnes Rocheuses, Unalaska, Kamtchatka, Sibérie entière, Himalaya, Perse, Caucase, Carpathes, Oural, Turquie, Grèce, Alpes, Apennins, Pyrénées ; encore une espèce dont le maximum de dispersion est

situé à l'est et dont l'area s'amincit considérablement en Europe; le genre *Aster* est richement développé dans l'Himalaya, l'Altaï et surtout l'Amérique du Nord. Rappelons que dans la Sibérie surtout, *A. alpinus* L. est plutôt une plante steppique que montagnarde. Dans les Alpes, le Caucase, etc., c'est une espèce de la région alpine, mais qui réussit aussi très bien dans les régions inférieures. Elle se laisse cultiver à merveille dans les jardins. En résumé, *A. alpinus* L. est certainement d'origine orientale et sera venue en Europe par une voie méridionale, car elle fait défaut dans le nord de ce continent.

*Erigeron alpinus* L. Manque au massif de l'Altaï ainsi qu'à l'Amérique est. Les Alpes ne renferment qu'un petit nombre d'espèces indigènes en regard des Montagnes Rocheuses où se trouve le centre de développement du genre. L'origine américaine est probable.

*Solidago virga-aurea* L. Amérique arctique, Montagnes Rocheuses, Sibérie entière, Japon, Himalaya, Indes septentrionales, Caucase, Europe centre et nord. Cette espèce est seule du genre en Europe et même dans le Caucase; par contre, elle possède de nombreuses espèces parentes dans l'Amérique du Nord et il semble logique de placer là son origine.

Dans ce qui précède, nous avons eu plus spécialement en vue la var. *alpestris* W. K. de *S. virga aurea*. Or le type *S. virga aurea* n'est point une espèce montagnarde, elle se rencontre surtout dans les forêts, les lieux buissonnants des régions inférieures.

Dans nombre de chaînes de montagnes, les botanistes signalent une var. *alpina* de *S. virga aurea* (Alpes, Montagnes Rocheuses, Sierra Nevada, Sierra Nevada (Esp.)). Il faudrait savoir si partout on a affaire exactement à la même variété et si les divers *S. virga aurea* var. *alpina* ne représentent peut-être pas des formes stationnelles du type. *S. virga aurea* L., d'origine plus ancienne, américaine probablement et ayant atteint l'Europe par l'Asie centrale et sud-occidentale avant la période glaciaire.

*Antennaria dioïca* (L.), Gärtn. Circumpolaire, Montagnes Rocheuses, Sibérie entière, Caucase; seule du genre en Europe, mais nombreuses espèces parentes dans les Montagnes Rocheuses, l'Amérique arctique et l'Asie; origine américaine ou arctique.

*Vaccinium uliginosum* L. Zone circumpolaire et Amérique arctique entières; pas de parents dans la flore alpine ou méditerranéenne. L'Europe ne comprend que les *V. uliginosum*,

myrtillus, *Vitis idaea* et *oxycoccus*, tandis que l'Amérique du Nord et l'Asie orientale possèdent 17 espèces du genre; origine arctique américaine probable, de même pour les trois précédentes.

*Arctostaphylos uva ursi* (L.), Spreng. et *A. alpina* (L.), Spreng. Zone circumpolaire, montagnes de l'Asie et de l'Europe. Dans ces deux continents, le genre ne comprend que ces deux espèces; de plus : *A. tomentosa*. Nos deux espèces sont extrêmement répandues dans la zone arctique; dans l'Europe centrale, nous les rencontrons de préférence contre les rochers frais à exposition septentrionale; origine arctique-tertiaire probable, en tout cas origine non alpine.

*Andromeda polyfolia* L. Hooker ne mentionne pas moins de 9 espèces américaines du genre (inclus. *Cassiope*), savoir :

+ o <i>A. calyculata</i> L. = <i>Cassandra calyculata</i> L.	}	<i>Cassiope.</i>
+ o <i>A. hypnoides</i> L.		
<i>A. Stelleriana</i> Pall.		
<i>A. cupressina</i> Hook.		
+ <i>A. lycopodioides</i> Pall.	}	<i>Andromeda.</i>
+ o <i>A. tetragona</i> L.		
<i>A. polyfolia</i> L.		
<i>A. racemosa</i> L.		
<i>A. ligustrina</i> L.		

4 (+) apparaissent en Sibérie et 3 (o) jusque dans le nord de l'Europe; l'Asie possède en propre : *Cassiope Redowski* Don. : Sibérie orientale, et *C. ericoïdes*, Baïkalie, Dahurie, Sibérie orientale, Kamtchatka, plus *A. polyfolia*. Toutes ces *Cassiope* et *Andromeda* se retrouvent dans la plus grande partie de l'Amérique arctique, surtout dans le NW.; *A. cupressina* Hook. = *C. Mertensiana* Pall. apparaissent dans la région alpine des Montagnes Rocheuses; la même région de la Baïkalie et Dahurie comprend *C. ericoïdes* et *tetragona*, tandis que celle de l'Altaï n'en renferme aucune. *A. polyfolia* n'a aucun parent dans la flore des Alpes ou du Caucase; son origine arctique est évidente.

*Menyanthes trifoliata* L. Très répandue dans l'Amérique arctique, la Sibérie orientale et arctique, Baïkalie, Altaï, Oural, Hymalaya, Russie arctique, Islande, Europe nord et centre. D'origine ancienne, retrouvée dans l'interglaciaire de Dürnten par O. Heer; d'après M. Magnin, elle correspond au *M. arctica* Heer du Miocène grönlandais. *M. trifoliata* semble donc d'origine arctique; son area montre bien que son maximum de dis-



persion existe dans la zone polaire et qu'elle s'est avancée de là vers des climats plus tempérés. Elle est seule du genre en Europe et en Asie mais dans le NW. de l'Amérique (Colombie, Alaska) on rencontre encore *M. Crista-galli*.

*Veronica alpina* L. Manque à l'Altaï et à l'Himalaya ; apparaît dans la zone circumpolaire, Amérique : Unalaska, Colombie, Montagnes Rocheuses, Labrador, Grönland. Les Montagnes Rocheuses sont pauvres en Véroniques alpines : les chaînes de l'Asie centrale aussi ; les parentes de notre espèce habitent l'Europe ; il semblerait donc qu'elle soit d'origine alpine.

*Pedicularis palustris* L. Peut être placée dans l'élément arctico-alpin, lors même que dans l'Europe centrale elle se rencontre aussi bien dans la plaine qu'à la montagne, car ce n'est point une de ces cosmopolites qui s'adaptent à tous les régimes biologiques. Cette espèce apparaît dans toute l'Amérique arctique jusqu'à l'Océan glacial, puis la Sibérie orientale, Baïkalie, Altaï, Sibérie et Russie arctique, Islande ; elle appartient à la section des Bidentatae dont le centre d'évolution d'après Engler (« *Entw. ges.* », I, p. 137). doit être cherché dans les montagnes sibériennes depuis l'Altaï jusque dans la Dahurie ; l'origine asiatique de *P. palustris* L. est donc probable.

*Bartsia alpina* L. Manque au centre de l'Asie, à l'Himalaya et en Orient. Seule du genre en Europe, ses parents se rencontrent exclusivement dans le NE. de l'Asie et l'Amérique arctique ; origine arctique probable.

*Pinguicula vulgaris* L. et *P. alpina* L., répandues toutes deux dans l'Europe et l'Asie arctiques, l'Islande, les montagnes de l'Asie centrale et de l'Europe. *P. vulg.* apparaît encore au Grönland, dans l'Amérique arctique, *P. alpina* L. dans l'Himalaya et au Labrador.

Les Alpes ne comprennent que ces deux espèces, plus *P. grandiflora* Lam., tandis que l'Asie, y compris les deux premières, possède sept espèces du genre. L'origine de *P. vulg.* et alp. est incertaine, dans tous les cas pas alpine.

*Primula farinosa* L., circumpolaire, du Canada aux Montagnes Rocheuses ; le genre comprend seulement six espèces américaines ; trois endémiques aux Montagnes Rocheuses. *P. farinosa* L. est seule de la section des Farinosae en Europe ; par contre celle-ci possède la plupart de ses représentants dans l'Asie NE. et l'Amérique NW. ; d'après Pax (*Monographie der Gattung Primula* Engler's Bot. Jahrb. n° 10, 1889), le centre de

développement de cette section des Farinosae doit être cherché dans le territoire est-asiatique, ouest-américain. C'est donc là que nous plaçons l'origine de *P. farinosa*.

La présence de *P. magellanica* forme parallèle de cette dernière en Patagonie, parle en faveur de cette hypothèse.

*Polygonum viviparum* L. et *Bistorta* L. seules de la section Bistorta en Europe, Asie, Amérique, probablement d'origine arctique.

*Empetrum nigrum* L., dispersion essentiellement circumpolaire, rare dans l'Europe centrale. Seule du genre et de la famille en Europe, Asie, Amérique; origine arctique certaine.

*Salix arbuscula* Wahlenb., pas en Asie (Hooker, Macoun), se retrouve en Grönland, Islande, Europe et Asie arctique, montagnes de l'Europe et d'Asie: beaucoup d'espèces parentes en Sibérie, d'après Ledebour; origine asiatique probable.

*Salix reticulata* L. se distingue bien nettement de tous les *Salix* européens par la conformation de l'organe nectarial qui est semblable à celle de la cupule infundibuliforme de *Populus*; aussi se fondant sur ce caractère, Kerner n'a-t-il pas hésité à faire de *S. reticulata* un troisième genre de la famille des Salicinées: Chamitea. Si l'on s'en tient à ce même caractère, on s'aperçoit facilement que *S. reticulata* présente plus d'affinité avec certains saules des tropiques qu'avec ceux des zones tempérées et froides de l'hémisphère nord. Aussi, comme l'affirme Engler (*Entw. ges.*, I, p. 145) *S. reticulata* est évidemment une espèce tertiaire arctique qui a pris naissance sur les montagnes de la zone arctique aux dépens d'une forme miocène des régions inférieures, aujourd'hui disparue.

*Salix retusa* L. se rencontrerait aussi, d'après O. Herr, dans l'Asie arctique, l'Altaï, l'Amérique arctique et la Scandinavie. Hooker le mentionne à Kotzebue, dans le NW. de l'Amérique. Plusieurs botanistes, au contraire, croient que ce sont là des formes non identiques au *S. retusa* des montagnes de l'Europe. Il règne donc au sujet de cette espèce une incertitude qui oblige à laisser de côté la question d'origine.

*Betula nana* L., dispersion essentiellement circumpolaire; position systématique isolée; origine arctique ancienne probable.

*Scheuchzeria palustris* L. manque à l'extrême nord: Grönland, Spitzberg, Islande, ainsi qu'à la Sibérie arctique et au Caucase; seule du genre en Europe, Asie, Amérique; ses plus

proches parents sont les espèces du genre *Triglochin*; origine européenne ou américaine peu probable; si elle s'était développée dans les montagnes de l'Asie centrale, nous devrions la retrouver dans le Caucase, car la plupart des espèces de l'Altaï, communes aux Alpes, apparaissent dans le Caucase et dans la Sibérie arctique. L'origine de notre espèce est sans doute arctique ancienne.

*Corallorhiza inata* R. Br.: circumpolaire, Amérique, Kotzebue, côte arctique, Unalaska, Grönland; la plus grande partie de la Sibérie, etc. Le genre comprend uniquement cette espèce en Europe; par contre nous en observons six autres dans l'Amérique septentrionale. La Sibérie possède: *C. inata*, puis *C. patens*, endémique. En vertu de sa parenté et de sa dispersion, cette espèce semblerait donc d'origine américaine. Dans l'Europe centrale *C. inata* habite exclusivement les forêts épaisses d'épicéas; cependant, nous avons rencontré un individu en plein pâturage, sur le versant NW. du Mont-Tendre, à 1600 m., dans un sol plutôt frais. A Kotzebue et ailleurs, dans l'Amérique arctique où elle est signalée par Macoun, notre espèce apparaît évidemment hors de la forêt.

Sa station habituelle paraît être la forêt, et elle ne la quitte, à présumer, que lorsqu'elle rencontre des stations découvertes dont l'humidité compense l'ombre et la fraîcheur du sol de la forêt. Ainsi, *C. inata* ne serait pas une espèce arctique dans le vrai sens du mot et elle aurait atteint la zone arctique à partir de la zone forestière et non vice-versa.

*Allium schoenoprasum b. foliosum* Clarion. Amérique, Canada, Terre-Neuve, Montagnes Rocheuses, Kamtchatka, Sibérie, sauf la région arctique, Russie arctique et centre de l'Europe; sa limite nord passe en Allemagne. Hooker ne cite que huit espèces du genre en Amérique; par contre, la Sibérie en compte un très grand nombre: 73 (Ledebour) et la seule section *Schoenoprasum*: 13; origine asiatique probable, mais non arctique.

*Les Cypéracées.* Parmi celles-ci, il est peu d'espèces qui offrent l'exemple d'une dispersion circumpolaire continue; quelques-uns des *Carex* spéciaux aux tourbières de l'Europe centrale apparaissent dans l'Amérique arctique, le Grönland, le Kamtchatka, ainsi: *C. Heleonastes* Ehrh., *C. limosa* L.; *C. chondrorhiza* ne se rencontre que dans la Sibérie ouralienne, la Scandinavie et l'Europe centrale. Le genre *Carex* est spécialement développé dans la partie septentrionale (non arctique) de

l'hémisphère nord. Les Alpes ne possèdent qu'un petit nombre de *Carex* endémiques ; les montagnes plus méridionales encore moins ; la région alpine de la Sierra Nevada renferme *C. Nevadaensis* Boiss. et Reut. seulement. La zone arctique a aussi ses *Carex* endémiques, entre autres *C. ursina* du Spitzberg. Il est assez certain que l'évolution principale des Cypéracées s'est effectuée dans le nord. O. Heer a découvert dans le miocène du Grönland et du Spitzberg, plusieurs espèces fossiles qu'il rattache aux Cypéracées, quelques-unes même à des *Carex*, ainsi *C. servata*, Alaska, *C. Andersonii* (= *C. vesicaria* L.) Spitzberg.

Quant aux espèces alpines endémiques de *Carex*, comme *C. sempervirens*, *curvula*, *firma*, elles se sont développées dans les Alpes mêmes (s. lato), à la fin de la période tertiaire (pliocène ?) cela aux dépens de formes d'origine septentrionale, et sous l'influence de l'abaissement de température qui précéda la période glaciaire. Le genre *Eriophorum* est manifestement d'origine septentrionale, peut-être même arctique, l'Europe ne possédant aucune espèce endémique du genre ; l'Amérique du Nord, l'Asie arctique et orientale ont deux des espèces américaines dont l'une : *E. chamissonis* apparaît jusque dans l'Europe arctique.

Pour les espèces ou genres suivants, l'origine arctique, ou tout au moins septentrionale, est plus probable que l'origine alpine : *Tofieldia calyculata* (L.) Wahlenb., *Juniperus nana* Willd., *Lycopodium*, *Selaginella* sp.

**2. Espèces dont le maximum de dispersion est situé dans les Alpes et chaînes voisines et ne touchent à la zone arctique que par un petit nombre de points.**

*Anemone narcissiflora* L., Amérique NW, région alpine des Montagnes Rocheuses, Canada, Kamtchatka Sibérie, Altaï, Dahurie, Baïkalie, Perse, Caucase, Carpathes, Alpes, Apennin, Pyrénées ; manque à la Sibérie arctique et à la Scandinavie.

Son area européen apparaît comme le rétrécissement d'un area plus large asiatique-américain ; espèces parentes habitent l'Asie et les Montagnes Rocheuses ; d'origine asiatique ou américaine.

*Saxifraga aizoon* Jaq., Labrador, Saskatchewan, Grönland, Spitzberg, Laponie, Scandinavie, chaînes européennes, Arménie, Caucase.

*S. aizoon* appartient à la section des *Euaizoonia*, qui com-



prend neuf espèces, toutes européennes : aizoon et cotylédon (Islande, Scandinavie, Laponie) seuls apparaissent dans la zone arctique, où tous deux sont rares, tandis qu'ils sont très abondants sur les montagnes de l'Europe; *S. aizoon* Jaq. est donc certainement d'origine alpine et s'est répandu vers l'est, le nord et le nord-ouest.

Pour des raisons analogues, l'origine alpine s'impose aussi pour les espèces suivantes, dont le maximum de dispersion est situé dans les Alpes et chaînes voisines, et qui s'avancent par le nord de l'Europe jusqu'en Islande et même le Grönland et le Labrador.

Potentilla aurea L.	Crepis succisaefolia (All.)
» salisburgensis Hänk,	Tausch.
= P. villosa Crantz.	Veronica fruticulosa L. (Islande)
Alchemilla alpina L.	Euphrasia salisburgensis Funk.
Hieracium prenanthoides L.	Gymnadenia albida (L.) Rich.
Gentiana campestris L.	Listera ovata (L.) R. Br.
» nivalis L.	

*Bupleurum ranunculoïdes* L., d'après Hooker, en Amérique, Behringstrasse, territoire à l'est du Mackensie; Montagnes Rocheuses, d'après Macoun; Engler l'indique dans l'Amérique orientale, pas au Grönland. Elle manque en Asie et au Caucase, ainsi qu'au nord de l'Europe, même en Angleterre. Il y a là un cas de dislocation point facile à élucider. *B. ranunculoïdes* est-il d'origine américaine ou alpine? Son habitus parle déjà contre une origine arctique. Les Montagnes Rocheuses et la Sierra Nevada ne renferment aucun autre *Bupleurum*: mais ce genre est richement représenté dans le bassin méditerranéen, le Caucase; moins déjà en Sibérie; la région alpine de l'Himalaya ne possède aucun *Bupleurum*; la Baïkalie et la Dahurie ont une seule espèce endémique, *B. triradiatum* Adams. Il semblerait donc que *B. ranunculoïdes* fût d'origine alpine, mais sa dispersion n'en est pas moins étonnante.

*Calluna vulgaris* (L.) Salisb.: côte orientale de l'Amérique du Nord (Terre-Neuve), Grönland, Islande, Scandinavie, Oural, Europe centrale et occidentale; cette espèce est la seule du genre en Europe et en Amérique, mais elle se rapproche du genre *Erica* si richement représenté en Afrique et dans le bassin méditerranéen; aussi est-elle certainement d'origine européenne; elle se sera avancée jusqu'en Amérique par le nord de l'Europe et l'Islande.

*Sweetia perennis* L.: côte NW. de l'Amérique (Kodiak, Alaska) Asie orientale, Russie centre et sud, Oural, Carpathes, Forêt-Noire, Vosges, Alpes, Pyrénées. *S. perennis* L. ne possède pas de parenté en Europe, si ce n'est *Pleurogyne carinthiaca* qui est elle-même une espèce d'origine étrangère ; ses formes affines habitent l'Asie orientale et l'Amérique du Nord. Son origine est sans aucun doute extraeuropéenne. Répandue dans l'Asie orientale et l'Alaska, elle n'apparaît nulle part ailleurs dans la zone arctique ; elle manque à l'Asie et à l'Europe arctique, même à la Scandinavie, ainsi qu'au Labrador, Grönland, Islande ; la limite nord de son area passe dans l'Europe centrale. *S. perennis* n'est ainsi pas une espèce arctique et son origine doit être cherchée soit dans le NE. de l'Asie, soit dans le NW. de l'Amérique (Montagnes Rocheuses).

L'origine asiatique semble plus probable, car sans cela l'espèce ne se serait-elle pas répandue vers l'est dans l'Amérique du Nord ; d'autre part, bien qu'elle possède trois espèces parentes dans la Sibérie altaïenne, elle manque à cette partie de la Sibérie et se retrouve en Asie exclusivement dans la Sibérie orientale. Quelle que soit son origine, américaine ou asiatique, il est bien certain que l'espèce a atteint l'Europe par une voie est-ouest. La discontinuité de son area est peu compréhensible, Comment se fait-il qu'une espèce spéciale aux tourbières et aux sols constamment imprégnés, apparaissant dans l'Europe centrale et orientale, puis dans la Sibérie orientale et le NW. de l'Amérique, manque au nord de la Sibérie ? Il doit exister dans la partie septentrionale de ce pays une foule de localités dont les conditions biologiques rappellent celles de nos tourbières.

Certaines espèces qui dans l'Europe centrale accompagnent volontiers *S. perennis* dans ses stations, *Primula farinosa*, *Pinguicula vulgaris*, se retrouvent dans toute la Sibérie septentrionale. Mais la dispersion des espèces, bien que dépendante dans une large mesure de la station, ne saurait s'expliquer complètement par ce facteur.

L'aire d'extension d'une espèce est la résultante de plusieurs facteurs, desquels plus d'un échappe parfois à la connaissance des botanistes ; tel est le cas chez *S. perennis*, *Bupleurum ranunculoides*, etc.

*Veronica aphylla* L. : Amérique du Nord (Engler, *Entw. ges.*, p. 132), Amérique ouest (Christ), Kamtchatka (Ledeb.) ; manque à l'Altaï. En Europe, cette plante est alpine, sensus lato.

Son origine ne se laisse pas facilement déduire du fait de sa dispersion ; peut-être alpine ?

b) ÉLÉMENT MONTAGNARD-MÉDITERRANÉEN.

Nous rangerons sous cette rubrique les espèces de la flore de la Vallée de Joux répandues seulement dans les chaînes méditerranéennes ou sporadiquement dans les montagnes de l'Allemagne, de la Grande-Bretagne, voire même de la Scandinavie, et dont l'origine méditerranéenne (resp. alpine, etc.) ne saurait être mise en doute.

1. Espèces répandues depuis les Pyrénées jusqu'au Caucase ou seulement jusqu'aux Balkans ou montagnes grecques, mais dont la limite septentrionale passe en Allemagne.

- Ranunculus montanus* Willd., Caucase<sup>1</sup>.
- Polygala alpestris* Rchb., »
- Geranium pyrenaicum* L., »
- Rhamnus alpina* L., »
- Coronilla vaginalis* Lam. Roumelie, Taurus.
- Kernera saxatilis* (L.) Rchb., Grèce.
- Sorbus chamaemespilus* (L.) Crantz, Macédoine.
- Epilobium trigonum* Schrk., Daghestan.
- Sedum dasphyllum* L., Thessalie, Macédoine.
- Saxifraga rotundifolia* L., C.
- Astrantia major* L., Thrace, C., Daghestan.
- Chaerophyllum aureum* L., Daghestan.
- Acer pseudoplatanus* L., C.
- » *platanoïdes* L., Arménie.
- Lonicera alpigena* L., Macédoine.
- Galium anysophyllum* Vill., Macédoine.
- Valeriana montana* L., Serbie.
- Scabiosa Columbaria* L., C.
- Homogyne alpina* (L.) Cass., Roumélie.
- Bellidiastrum Micheli* Cass., Grèce (Palestine).
- Cirsium rivulare* (Jacq.) Lk., Russie SW.
- » *erisithales* (L.) Scop., Russie SW.
- Centaurea montana* L., Asie mineure.
- Prenanthes purpurea* L., Daghestan.
- Hieracium villosum* L., Asie mineure.
- Phyteuma orbiculare* L., C.
- Gentiana lutea* L., Asie mineure.

<sup>1</sup> Le nom géographique suivant celui de la plante indique le lieu jusqu'où elle s'avance vers l'Est ; C. = Caucase.

*Gentiana ciliata* L., Daghestan.

» *acaulis* Jaq. = *G. vulgaris* (Neilr.) Beck., Roumémie.

*Veronica latifolia* Koch Asie mineure.

*Digitalis lutea* L., Turquie.

*Euphrasia minima* Jaq., C, et Perse nord.

*Satureja alpina* Scheele, Asie mineure.

*Stachys alpina* L., C.

*Plantago montana* Lam., Asie mineure.

*Rumex scutatus* L., C., Asie mineure.

» *arifolius* All., Balkans.

*Thesium alpinum* L., C.

*Orchis globosa* L., C.

*Narcissus radiiflorus* Salisb., Grèce.

*Carex sempervirens* Vill., Macédoine.

*Lasiagrostis Calamagrostis* (L.) Link., Thessalie.

*Festuca pumila* Vill., Macédoine.

*Pinus montana* Mill., Roumémie, Grèce, Taurus.

Ce sont là les espèces de la Vallée de Joux répandues dans les chaînes septentrionales du territoire méditerranéen ; bien peu apparaissent dans les chaînes méridionales : Sierra Nevada, Olympe, Parnasse, Afrique. Elles représentent évidemment une création de la chaîne alpine, sensus lato, car leur aire principale est comprise dans l'arc montagneux qui s'étend du sud de la France en Autriche. Leur présence dans les chaînes extrêmes provient de migrations à partir du massif central, lesquelles ont été particulièrement favorisées par l'abaissement des régions pendant la période glaciaire.

**2. Espèces répandues dans les chaînes alpines, depuis les Alpes maritimes jusques et y compris les Carpathes, ayant leur limite nord en Allemagne. Plusieurs se trouvent aussi dans les Pyrénées et les Apennins.**

*Dentaria digitata* Lam.

» *pinnata* Lam.

*Arabis alpestris* Rchb.

*Viola calcarata* L.

*Linum alpinum* L.

*Möhringia muscosa* L.

*Trifolium Thalii* Vill. (Alpes, Pyrénées).

*Athamanta hirsuta* (Lam.) Briq.,  
(Bosnie, Herzégovine.)

*Chaerophyllum Villarsii* Koch.

*Bupleurum longifolium* L.

*Scabiosa lucida* Vill.

*Adenostyles albifrons* (Rchb.)

» *alpina* Bluff. et Fing.

*Gnaphalium Hoppeanum* Koch.

*Senecio Doronicum* L.

*Carduus defloratus* L.

» *personata* Jaq.

*Crepis aurea* (L.) Cass.

» *blattarioïdes* Vill.

» *montana* (L.) Tausch.

*Hieracium humile* Jaq.

» *amplexicaule* L.



Hieracium dentatum Hoppe.	Soldanella alpina L.
Campanula rhomboïdalis L.	Plantago alpina L.
» pusilla Hnke.	Salix grandifolia Ser.
» thyrsoïdea L. (Alpes et Pyrénées.)	Narcissus pseudonarcissus L. (Angleterre)
Rhododendron ferrugineum L.	Gymnadenia odoratissima (L.) Rich. (Gotland).
Tozzia alpina L.	Carex tenuis Host.
Pedicularis foliosa L.	Paradisica liliastrum (L.) Bert.
Orobanche reticulata Wallr.	Poa hybrida Gaud. (Alpes excl.)
» flava Mart.	

Ces espèces sont plus montagnardes que les précédentes ; toutes sont sub- ou alpines ; leur origine doit être cherchée dans les chaînes centrales, c'est-à-dire depuis le Dauphiné en Autriche ; c'est grâce à l'extension ancienne des glaciers qu'elles ont pu atteindre soit les Pyrénées, soit les montagnes du centre de la France, le Jura, l'Allemagne méridionale, les Carpathes, les chaînes NW. de la presqu'île Hellénique et l'Apennin.

**3. Espèces montagnardes ayant leur maximum de dispersion dans les chaînes septentrionales du bassin méditerranéen, mais apparaissant, plus ou moins sporadiques, dans le centre et le nord de l'Europe, la Grande-Bretagne, la Scandinavie.**

Ranunculus aconitifolius L., S <sup>1</sup> .	Cirsium acaule (L.) All., S., B.
» platanifolius L., S.	Serratula monticola Bor., S., B.
Aconitum lycoctonum L., Laponie	Mulgedium alpinum (L.) Less., S., B.
Corydalis cava (L.) Schwygg. et K., S.	Crepis paludosa L. S.
Thlaspi alpestre L., S.	Orchis sambucina L., S.
Lunaria rediviva L., S.	Cephalanthera rubra (L.) Rich., S.
Hypericum quadrangulum L., S.	» ensifolia Rich., S.
Trifolium montanum L., S.	Nigritella angustifolia Rich., S.
Sedum atratum L., S.	Festuca sylvatica Vill., S.
Seseli libanotis (L.) Koch.	Elymus europaeus L., S.
Cirsium eriophorum (L.) Scop.	Aspidium lobatum Sw., S.

Toutes ces espèces ont leur maximum de dispersion dans les Alpes et chaînes voisines ; elles deviennent de plus en plus rares à mesure que l'on s'avance vers le nord ; leur origine est alpine et elles ont atteint l'Europe septentrionale par divers facteurs de migrations. Les suivantes appartiennent au régime des forêts et ne s'éloignent guère de ces dernières.

<sup>1</sup> Le nom géographique suivant le nom d'une espèce indique le point le plus septentrional où elle se rencontre. S. = Scandinavie, B. = Grande-Bretagne.

Ranunculus platanifolius L.	Cephalanthera rubra (L.) Rich.
Thlaspi alpestre L.	» ensifolia Rich.
Mulgedium alpinum (L.) Less.	Festuca sylvatica L.
Crepis paludosa L.	Elymus europaeus L.
Lunaria rediviva L.	Aspidium lobatum Sw.

Il est assez probable qu'elles pourraient, dans les conditions actuelles, accomplir la traversée des Alpes, dans le nord de l'Europe. Pas n'est donc besoin de faire intervenir la période glaciaire pour expliquer leur dispersion.

Hyperic. quadr., Seseli libanotis, les deux Cirsium, descendent bas dans la plaine et peuvent être rangées à côté des précédentes. Quant aux autres, il ne semble guère possible qu'elles puissent, dans les circonstances actuelles, émigrer des Alpes en Scandinavie, et nous pencherions à croire que pour Nigretella angustif. Rich. et Sedum atratum L., l'extension vers le nord n'a pu se produire que grâce au concours du climat glaciaire par l'abaissement des régions d'altitude.

4. Espèces répandues plus particulièrement sur le versant sud des Alpes, les chaînes sud-européennes et ayant un caractère méridional prononcé.

*Ranunculus Thora* L. Alpes occidentales, montagnes de l'Italie, la Grèce, Carpathes, Dalmatie, Croatie, Montenegro, Herzégovine; manque aux Alpes centrales et septentrionales; s'avance dans le Jura jusqu'à la Dôle; en Suisse seulement: Jura (Dôle), Alpes vaudoises et fribourgeoises, Valais, Tessin, Grisons (Tyrol).

*Arabis Turrita* L. Sud de l'Europe jusque dans l'Asie mineure, Syrie, Afrique nord; en Suisse surtout dans le Jura; affectionne les sols secs.

+ *Erysimum ochroleucum* D. C. Portugal, Pyrénées, Alpes occidentales, Jura méridional.

*Arabis brassicaeformis* Walld. = *A. pauciflora* (Grimm.) Garke; id.

*Dianthus sylvestris* Wulf. = *D. inodorus*. Pyrénées, France sud et est, Jura, Alpes calcaires, Tyrol, Carpathes, Balkans.

+ *Saponaria ocymoides* L. Europe sud-ouest.

+ *Hypericum Richeri* Vill. Espagne, Alpes ouest et est, Jura Carpathes, Grèce, Taurus.

*Cytisus alpinus* Vill. France sud-ouest, Alpes, Carpathes, Italie nord.

+ *Anthyllis montana* L. Montagnes du sud de l'Europe, Alpes

ouest, Jura méridional, Dalmatie, Bosnie, Hongrie, Transylvanie, Grèce ; sporadique dans le sud de l'Allemagne ; manque dans les Alpes centrales.

*Cotoneaster tomentosa* (Ait.) Lindl. Sud Europe, Balkans, sud Allemagne, Vosges.

*Laserpitium siler* L. Sud et centre de l'Europe, Espagne, Balkans.

+ *Hieracium scorzonerifolium* Vill. Dauphiné, Jura, Autriche, Italie, Grèce.

*Cerinth alpinus* Kitaibel. Pyrénées, Alpes, Jura, Carpathes.

+ *Scrophularia Hoppeï* Koch. Pyrénées, Alpes est et ouest, Jura, Apennins, Balkans.

*Erinus alpinus* L. Alpes ouest et centre, France centrale, Pyrénées, Espagne, Apennins.

*Globularia cordifolia* L. Espagne, Pyrénées, Alpes, Jura, Bavière, Apennins, Transylvanie, Grèce, Taurus.

+ *Daphne cneorum* L. Sud de l'Europe ; sporadique dans le Jura et la Lorraine.

*Crocus vernus* L. Espagne, Pyrénées, Alpes, Jura, Allemagne sud, Carpathes, Roumémie, Grèce, Chypre, Apennins.

A ces espèces s'ajoutent les suivantes qui apparaissent presque exclusivement dans les Alpes occidentales, le Jura, le centre de la France, les Pyrénées.

+ *Helleborus foetidus* L.

+ *Arabis serpyllifolia* Vill.

+ *Hieracium amplexicaule* L.

+ *Linaria petraea* (Jard.), pas dans les Pyrénées.

+ *Sideritis hyssopifolia* L.

+ *Alsine liniflora* (L.) Hgtschw.

Parmi ces 24 espèces, 13 (marquées +) n'apparaissent, sauf quelques exceptions, que le long du Jura, dans la zone cisalpine, et encore ne sont-elles répandues que dans la partie méridionale de cette chaîne (à part quelques localités sporadiques plus septentrionales). L'area principal de ces espèces est transalpin et pousse une pointe au nord le long des flancs du Jura ; de plus, assez rares dans le Jura méridional, elles deviennent de plus en plus fréquentes, à mesure que l'on s'avance vers le sud, dans le Dauphiné. Leur parenté se rencontre surtout dans le sud de l'Europe, et il paraît évident qu'elles sont originaires de cette partie du continent.

Quant aux autres, cela est moins sûr ; ce sont des espèces montagneuses ou subalpines, préférant les stations sèches. Elles représentent peut-être un élément alpin xérophile qui, en vertu

des conditions biologiques offertes par les montagnes de l'Espagne, de la France, de l'Apennin, du sud de l'Autriche, voire même de la Grèce, s'est étendu pour une bonne partie dans le sud. Ce serait le cas pour :

<i>Arabis Turrita</i> L.	<i>Cotoneaster tomentosa</i> (Ait.)
<i>Dianthus sylvestris</i> Wulf. = <i>D.</i>	Lindl.
<i>inodorus</i> L.	<i>Laserpitium siler</i> L.
<i>Arabis brassicaeformis</i> Wallr. =	<i>Cerintho alpina</i> Kitaibel.
<i>A. pauciflora</i> (Grimm.) Garke.	<i>Erinus alpinus</i> L.
<i>Cytisus alpinus</i> Mill.	<i>Globularia cordifolia</i> L.

auxquelles on pourrait encore joindre *Helianthemum vulgare* Gärtner. et *canum* Dun. dont nous n'avons pas fait mention plus haut.

Il ne faut pas se hâter de conclure lorsqu'il s'agit d'origine d'espèces. L'affinité de chacune de ces dernières devrait être étudiée attentivement dans des monographies de genres, et seulement alors on pourrait préjuger leur origine alpine ou méridionale.

*Crocus vernus* L. est indiquée dans toutes les chaînes depuis l'Espagne jusqu'en Grèce, et dans sa flore de la Suisse, Gremli mentionne cette espèce : Alpes, Préalpes et Jura ; ce n'est donc pas à proprement parler une espèce du sud et si nous la plaçons dans cette rubrique, c'est à cause de sa parenté qui est tout entière dans le sud de l'Europe. Le genre *Crocus* est représenté par un très grand nombre d'espèces sur le littoral méditerranéen, depuis l'Espagne jusqu'au Caucase. *C. vernus* seul est cis-alpin. Le genre *Crocus* est sans contredit d'origine méridionale. Dans les Alpes, *C. vernus* L. se rencontre depuis le pied des montagnes jusqu'aux altitudes supérieures, toujours sur un sol imprégné d'eau glacée, sitôt après la fonte des neiges, et la plante accomplit son cycle annuel en quelques semaines ; cette espèce aura pris naissance par l'évolution d'un type ancestral s'adaptant à un sol froid et humide, évolution qui se sera produite dans la période préglaciaire et dans la région nivale des Alpes.

*Sempervivum tectorum* L., répandue dans les montagnes du sud de l'Europe jusqu'en Perse, puis dans l'Europe centrale et occidentale, et dont la parenté est, sans conteste, dans le sud, est probablement aussi d'origine méridionale.

Grâce à la résistance de ses organes végétatifs, à sa faculté d'adaptation au substratum, elle s'est avancée assez facilement



vers le nord et s'est maintenue partout où elle a rencontré des conditions d'exposition, de siccité du sol, suffisamment favorables.

### c) ELÉMENT ASIATIQUE

Nous arrivons maintenant à un groupe peu nombreux d'espèces, répandues en Europe exclusivement sur les montagnes et dans l'Asie centrale.

Ce sont :

*Aconitum anthora* L.

*Androsace villosa* L.

*Lathyrus luteus* L.

*Allium victorialis* L.

*Leontopodium alpinum* Cass.

Puis :

*Thalictrum aquilegifolium* L.

*Gentiana verna* L.

Les cinq premières se rencontrent dans les chaînes sud-européennes, des Pyrénées au Caucase, puis dans l'Himalaya, où, comme en Europe, elles habitent la région alpine. Dans l'Asie centrale, au contraire, les territoires altaïens, elles sont répandues de préférence dans les régions inférieures, la basse steppe. De plus, elles manquent à la Sibérie arctique et à la Scandinavie.

*Aconitum Anthora* L., *Androsace villosa* L., *Lathyrus luteus* L., se retrouvent dans les steppes de la Russie méridionale (v. Herder : *Die Flora des europ. Russlands* Bot., Engler Jahrb., N° 14, 1892); elles sont rares dans l'Europe centrale, les deux premières surtout; dans les Alpes centrales, par exemple, elles n'apparaissent qu'au SW., zone en relation directe avec les Alpes occidentales et la zone transalpine. *Leontop. alpinum* Cass. manque à la zone steppique européenne. L'area steppique des quatre espèces précédentes est beaucoup plus vaste que leur area montagneux européen; il est donc logique d'admettre que l'area montagneux est secondaire et que ces espèces ont atteint les montagnes de l'Europe depuis la steppe et non vice-versa, et qu'elles s'y sont maintenues parce qu'elles ont rencontré là des stations appropriées.

On pourrait objecter : dans la steppe, les conditions biologiques existent d'une manière plus uniforme; des espèces doivent pouvoir s'y répandre plus facilement et il se pourrait que des espèces d'origine montagnarde, tout en restant rares dans les territoires montagneux, atteignent la steppe et s'y répandent en quantité. Or ceci est contraire aux faits observés. Certaines espèces subalpines ou même alpines se rencontrent dans la région

basse de l'Europe centrale et orientale, mais leurs localités y sont toujours rares. Même des types subalpins d'un caractère éminemment xérophile, comme *Laserpit. siler* L., *Cerinthe alpina* Kit., *Erinus alpinus* L., *Globularia cordif.* L., manquent à la steppe austro-hongroise; il en est de même de *Coronilla vaginalis* Lam., *Athamanta hirsuta* (Lam.) Briq., *Erysimum ochroleucum* D. C., *Anthyllis montana* L.; la plupart de ces espèces vivent dans les Carpathes, les Balkans, au pied desquels s'étend la steppe.

Même *Hippocrepis comosa* L., si commune dans la région des collines et subalpine de l'Europe centrale, dans les Carpathes, fait défaut dans le sud de la Russie; elle n'apparaît qu'en Galicie.

Dans les Alpes, la diversité des stations est considérable; sur un petit espace de terrain, on peut rencontrer les stations les plus humides jusqu'à des stations très sèches où des espèces de caractère et d'origine très divers pourront se maintenir et cohabiter. Au sommet de la Dôle par exemple, nous rencontrons: *Bartsia alpina* L., *Primula farinosa* L., *Saxifraga rotundif.* L., *Pinguicula vulgaris* L., *Ranunc. Thora* L., puis des formes très xérophiles comme *Arabis serpyllifolia* L., *Erinus alpinus* L., *Anthyllis montana* L., *Saxifraga aizoon* Jacq., *Dianthus inodorus* L., *Alsine liniflora* (L.) Hgtschw., enfin *Androsace villosa* L., *Leontopodium alpinum*. Cass. En somme, dans les montagnes, même sur un espace de surface restreinte, le pâturage uniforme et la forêt exceptés, la concurrence des espèces les unes vis-à-vis des autres est relativement faible. Chacune peut trouver facilement une station propice et s'y maintenir.

Dans la plaine, dans la steppe en particulier, il en est tout autrement. Sur des terrains d'étendue considérable, les conditions biologiques sont très uniformes; la composition, la nature du sol sont partout identiques; peu ou pas d'accidents de terrain pour varier l'exposition. Sur un substratum pareil, aucune espèce ne peut préférer une station plutôt qu'une autre, puisqu'il n'y a qu'une station et il s'ensuit que la concurrence entre les habitantes du sol doit être intense; les espèces communément répandues dans la steppe sont là chez elles et parfaitement adaptées aux conditions biologiques de celle-ci. On sait que la steppe possède des formes endémiques qui ne vivent pas ailleurs (*Astragalus* sp.) et que l'on peut qualifier de « produits de la steppe ». Ces formes indigènes proviennent nécessairement de types habitant les districts voisins, dont certaines variétés plus spécialement

xérophiles ont évolué dans une direction déterminée par les conditions biologiques de la steppe et ont développé les formes qui sont particulières à celle-ci.

Or, les quatre espèces dont nous avons parlé plus haut sont répandues dans l'Asie centrale, principalement dans la steppe et non dans les montagnes; elles sont certainement d'origine asiatique et nous serions portés à leur assigner une origine steppique, non de la steppe aride et sablonneuse, mais de la steppe herbeuse, telle que la décrit Kerner (*Pflanzenleben*, p. 576).

Précédemment, nous avons cité l'opinion de Engler, qui admet que « pendant la période glaciaire le développement des steppes pouvait commencer au sud du 40° degré de latitude » et exprimé l'idée que ces espèces, *Lathyrus luteus* L., *Aconitum anthora* L., *Leontopodium alpinum* Cass. et *Androsace villosa* L., ont pu par cette voie gagner l'Europe.

D'autre part, nous savons, par la découverte fossile de représentants de la faune des steppes dans le centre de l'Europe, que celles-ci ont eu jadis, probablement après l'époque glaciaire, un développement considérable dans le sud-est et le centre de l'Europe. Si réellement les choses se sont passées ainsi, la dispersion des espèces précédentes dans le sud du continent européen doit avoir été, de ce fait, singulièrement favorisée.

Quant à *Allium victorialis* L., son origine asiatique est certaine; mais, vu sa dispersion dans toute l'Europe centrale et occidentale montagneuse (Portugal, Asturies, Castille, Arragon, Pyrénées, Cévennes, Auvergne) et la plus grande partie de la Sibérie jusqu'au Kamtchatka, il semblerait plus logique de placer son immigration en Europe dans les mêmes temps et conditions que ceux qui ont permis l'extension des types subalpins et alpins asiatiques.

Les deux autres espèces : *Thalictrum aquilegifolium* L., et *Gentiana verna* L., ont une dispersion toute différente de celle des espèces steppiques précédentes. Dans les Alpes et le Jura, *Th. aquileg.* appartient surtout à la région subalpine. *Gent. verna* s'élève davantage et toutes deux apparaissent en des stations fort différentes les unes des autres. *Th. aquilegif.* n'a pas de parents en Europe, oui bien dans l'Asie orientale où on le retrouve également; l'origine asiatique est assez probable.

Le cas de *Gent. verna* est assez compliqué. La dispersion de cette espèce est considérable; nous la rencontrons dans toutes les chaînes européennes, depuis les Pyrénées jusqu'au Caucase, y

compris l'Apennin, la Thessalie, la Roumélie; elle manque en Scandinavie, mais apparaît en Roumanie, Galicie, Silésie et dans la province russe d'Arkangel (v. Herder). En Asie, région alpine de l'Altaï, du Baïkal et de la Dahurie. Ce qu'il y a de très certain, c'est que la dispersion de *G. verna* a été surtout favorisée par les conditions biologiques créées par la période glaciaire. Le fait qu'elle manque en Scandinavie, où l'on observe cependant tant d'espèces d'origine alpine d'un caractère plutôt subalpin, semblerait confirmer des migrations de l'est à l'ouest et une origine orientale pour cette espèce.

#### d) ÉLÉMENT EST-ASIATIQUE AMÉRICAIN

Il existe dans l'Europe centrale un certain nombre d'espèces appartenant aux régions basse, montagneuse et subalpine, qui se rencontrent aussi dans le nord de l'Asie, surtout le nord-est de ce continent, le Japon même et l'Amérique du Nord, la partie ouest de ce continent surtout.

Presque toutes ces espèces sont systématiquement isolées en Europe, dans l'Asie occidentale et centrale; leurs formes parentes se rencontrent dans l'Asie orientale, le Japon, et le NW. du continent américain.

Selon toutes probabilités, leur origine est asiatique ou américaine.

Parmi ces espèces, nous citerons :

+ — <i>Anemone Hepatica</i> L.	+ <i>Epipogon aphyllum</i> Sw.
o + <i>Actaea spicata</i> L.	o + — <i>Majanthemum bifolium</i>
<i>Sagina Linnaei</i> Presl.	(L.) F. W. Schmidt.
o + <i>Rubus idaeus</i> L.	o + — <i>Convallaria majalis</i> L.
o + — <i>Adoxa moschatellina</i> L.	o <i>Polygonatum officin.</i> All.
o + <i>Viburnum opulus</i> L.	o » <i>multiflorum</i>
— <i>Pirola rotundifolia</i> L.	(L.) All.
— » <i>minor</i> L.	o » <i>verticillatum</i> (L.) All.
— » <i>secunda</i> L.	— <i>Streptopus amplexifolius</i>
o + — <i>Oxalis acetosella</i> L.	(L.) D. C.
<i>Monotropa hirsuta</i> Roth.	o + <i>Paris quadrifolia</i> L.
o + — <i>Hedera Helix</i> L.	<i>Lilium martagon</i> L.
o <i>Gymnadenia conopea</i> (L.)	o — <i>Milium effusum</i> L.
R. Br.	+ <i>Taxus baccata</i> L.
+ <i>Platanthera bifolia</i> (L.)	
Rchb.	

o = espèces qui se trouvent au Japon; + = seules représen-



tantes du genre ou d'une section de genre, en Europe, Asie occidentale et centrale; — = espèces qui sont signalées en Amérique.

Quelques-unes méritent une mention spéciale :

*Anemone Hepatica* L., *Sagina Linnaei* Presl., *Adoxa moschatellina* L. et *Epipogon aphyllum* SW., quoique fort répandues en Europe, Asie centrale et occidentale, sont vraisemblablement d'origine est-asiatique ou américaine, leur parenté se rencontrant exclusivement dans l'un ou l'autre de ces deux districts.

Par le fait de leur isolement en Europe et en Asie, et de leurs espèces parentes qui vivent dans l'Amérique du Nord, Engler place l'origine de *Monotropa hirsuta* Roth et de *Oxalis acetosella* L., dans la partie septentrionale du continent américain. Il fait de même pour les *Pirola* européennes, sauf *P. media* qui est probablement de nature hybride.

L'Amérique du Nord possède trois espèces endémiques du genre (Macoun) : *P. elliptica* Nott, *P. picta* Sm., *P. aphylla* Sm.; cette dernière parente avec *P. subaphylla* Maxim. du Japon.

*Hedera Helix* L. Dans Engler (*Entw. ges.* I, p. 6), on lit que Lesquerreux a signalé, dans le « Dacotagruppe » — formation crétacée de l'Amérique NW. — le *Hedera ovalis* Lesq. correspondant au *Hedera Helix* actuel. Magnin considère ce dernier comme le correspondant direct du *H. Mac-Clurii* Heer, retrouvé fossile dans le miocène du Mackensie, au Grönland. *H. Helix* serait ainsi sûrement une espèce américaine.

Le genre *Polygonatum* possède aussi ses proches parents dans l'Asie orientale et le nord de l'Amérique; la flore européenne compte, en plus des trois espèces citées plus haut :

*P. latifolium*, Autriche Hongrie, Montenegro, Russie, Amérique du Nord.

*P. polyanthemum* Taurie.

C'est dans l'Asie orientale que le genre *Polygonatum* offre son maximum de développement; et c'est là aussi qu'il est naturel de rechercher le point de départ de nos trois espèces.

*Lilium martagon* L., répandu aussi dans l'Europe centrale et orientale, toute la Sibérie jusqu'au Kamtchatka et au Japon, est aussi d'origine est-asiatique. La section *Martagon* du genre possède des représentants dans le sud de l'Europe, le Caucase, l'Asie centrale et surtout l'Asie orientale, le Japon, ainsi que dans l'Amérique du Nord; donc, pendant la période tertiaire, déjà des types de cette section devaient habiter l'Europe. *Lilium martagon* L. s'est-il développé en Europe et de là a-t-il atteint

l'Asie jusqu'à la côte NE. extrême? Le contraire paraît plus vraisemblable, car, en Europe, la distribution de *L. Martagon* correspond plus au terminus de l'area qu'au centre de dispersion. En effet, *L. martagon* manque à la Grande-Bretagne, à la Scandinavie, au SW. de l'Europe; sa limite NW. passe dans le NW. de l'Allemagne. Si *L. martagon* L. était d'origine alpine-méditerranéenne, elle aurait eu évidemment beaucoup plus de chances d'atteindre la Scandinavie que l'Asie orientale.

*Taxus baccata* L. Magnin assigne à ce conifère une origine boréale; il est probablement est-asiatique ou américain, car le genre n'est représenté que par cette seule espèce dans toute l'Europe, le nord de l'Afrique, l'Asie-Mineure, le Caucase, l'Himalaya et la Sibérie; l'Amérique du Nord possède deux espèces: *T. brevifolia* Nutt., dans les Etats du Pacifique, et *T. canadensis* Wild., dans la zone atlantique.

Il y a encore deux ou trois espèces qui, quoique répandues en Europe et dans l'Asie occidentale extrême seulement, se rattachent par leur parenté au territoire asiatico-américain; ce sont: *Amelanchier ovalis* D. C., *Cotoneaster tomentosa* (Ait.), Lindl., et *Asarum europaeum* L. Elles appartiennent à des genres ayant donné lieu à un maximum d'espèces dans l'Asie orientale et l'Amérique du Nord.

*Amelanchier ovalis* D. C. est voisin de *A. canadensis* (L.), Torr. et Gray, du Japon et l'Amérique du Nord, ainsi que de *A. cretica* répandu en Crète. *Asarum europaeum* L., seule du genre en Europe, possède en fait d'espèces affines: *A. himalaicum* Hook. et Thom., dans l'Himalaya; *A. caulescens* Maxim., au Japon; *A. Sieboldii* Miq., dans la Mandchourie et le Japon; d'autres espèces encore habitent le Japon et l'Amérique du Nord.

*A. ovalis* D. C., *Asarum europaeum* L., ainsi que *C. tomentosa* (Ait.), Lindl., dont il ne m'est pas possible d'indiquer les affinités, appartiennent à des genres auxquels Engler assigne une origine extrême orientale, mais ces trois espèces, répandues seulement dans le centre et le sud de l'Europe et l'Asie sud-occidentale, sont sûrement d'origine méditerranéenne; elles ont pris naissance de formes ancestrales, disparues aujourd'hui, mais originaires de l'Extrême-Orient et qui ont atteint l'Europe pendant la période tertiaire, alors que, par suite du climat plus humide et plus régulier de l'Asie centrale, des migrations étaient possibles par cette voie entre l'Asie orientale et l'Europe.

La même théorie s'applique aussi à *Listera ovata* (L.), R. Br.,

dont il a déjà été question à propos des espèces nées dans l'Europe et qui se sont avancées dans le nord de l'Europe, en Islande ou même jusque dans le Grönland et le Labrador. *Listera ovata* est répandue en Europe, à l'est jusqu'à l'Oural, et au nord jusqu'en Islande. Ses formes parentes habitent l'Asie tempérée et l'Amérique du Nord; comme les précédentes, elle dérive d'un type tertiaire d'origine orientale.

Il nous resterait encore à étudier par quelle voie et en quel temps les espèces énumérées dans ce paragraphe sont arrivées de l'Asie orientale en Europe.

Engler (*Entwick. ges.*, I, p. 25), a dressé une longue liste d'espèces desquelles il ne peut pas être généralement admis qu'elles aient franchi le détroit de Behring dans les conditions climatiques actuelles. Pour les espèces énumérées plus haut, se rencontrant en Amérique (marquées —) cette hypothèse nous paraît justifiée. Elles appartiennent au régime forestier, manquent à l'Alaska, c'est-à-dire au delà de la zone forestière septentrionale, sauf les *Pirola*.

Les migrations de ces espèces d'Asie en Amérique ou vice-versa doivent donc s'être effectuées dans un temps où le climat du territoire considéré était plus tempéré qu'aujourd'hui.

Les vingt-cinq espèces précédentes (p. 527) se rencontrent toutes dans l'Asie orientale, c'est-à-dire la province de l'Amour, la Mandchourie, le Japon. Pourraient-elles, dans les conditions actuelles de climat, émigrer de la province de l'Amour ou de la Mandchourie jusque dans l'Europe centrale, au travers de la zone forestière de la Sibérie. Nous examinerons le cas pour chaque espèce séparément; c'est mieux que de vouloir généraliser.

*Anemone Hepatica* L., Asie orientale, Sib., Oural, Bessarabie, Russie centrale, Mohilew, Minsk, Pologne, provinces baltiques, Galicie, Roumanie, Silésie, Posen, Prusse, Pskow, Nowgorod, Ingermanland, Wologda, Finlande, Scandinavie, Macédoine, Europe centrale. Ce n'est pas une espèce des forêts exclusivement, mais plutôt de la lisière des bois clairs et frais; nous ne savons trop si elle pourrait, dans les conditions actuelles, émigrer de l'Asie orientale en Europe; elle manque au centre et à l'ouest de la Sibérie et sa distribution en Europe est celle d'une espèce qui, après la disparition des glaciers, se serait avancée vers le nord; elle aurait donc vécu en Europe préglaciairement.

*Actaea spicata* L., Asie orientale, Thibet, Himalaya, Afghanistan, Caucase, presque toute la Russie jusqu'à Arkangel, Europe centrale; manque à la Sibérie centrale.

Il serait difficile que cette espèce forestière par excellence atteignît aujourd'hui l'Himalaya, le Thibet ou l'Afghanistan, depuis l'Europe ou l'est de l'Asie. Elle rentre dans la catégorie des espèces dont Engler admet déjà la présence en Europe à la fin du tertiaire. L'Oural forme à cette espèce une limite orientale secondaire qui provient de son extension vers le nord après le retrait des glaciers.

*Sagina Linnaei* Presl., Asie orientale, Sibérie entière y compris la zone arctique, Perse, Caucase, Oural, Russie arctique et septentrionale, Europe montagneuse. Elle doit sa dispersion surtout au climat glaciaire, mais il serait très admissible qu'elle pût émigrer à travers la Sibérie septentrionale jusqu'en Europe actuellement.

*Rubus Idaeus* L., Asie orientale, Amour, Sibérie, Altaï, Oural, Caucase, Europe entière sauf le SW. A la rigueur, on pourrait admettre qu'elle est d'immigration postglaciaire, mais il est plus probable qu'elle avait déjà atteint l'Europe à la fin du tertiaire, alors que l'Asie occidentale-sud et centrale n'avait point encore son caractère steppique actuel.

*Adoxa moschatellina* L., Asie orientale, Baïkalie, Altaï, Oural, toute la Russie, Caucase, Europe nord, centre et sud, Indes, Afrique nord, Madère. Cette plante des forêts fraîches pourrait peut-être, dans les conditions actuelles, traverser le nord de la Sibérie pour arriver en Europe; mais sa présence en Inde, en Afrique et dans le sud de l'Europe, laisse plutôt présumer qu'elle était déjà parvenue en Europe avant la période glaciaire.

*Viburnum opulus* L., Asie orientale, toute la Sibérie (sauf arctique), Thibet, Asie-Mineure, Caucase, toute la Russie, Europe (sauf le sud); même conclusion que pour *Rubus idaeus*.

*Pirola rotundifolia* L., Asie orientale, Kamtchatka, Dahurie, Sibérie entière, Himalaya, Caucase, Asie-Mineure, Europe centrale et nord.

*P. secunda* L., Asie orientale, Japon, Sibérie entière, Caucase, Asie-Mineure, Sicile, Europe centrale nord (Islande) et sud. Une grande part à la distribution de ces deux espèces a été fournie par la période glaciaire. Il est assez probable qu'elles pourraient aujourd'hui émigrer de l'Asie orientale en Europe; mais, vu leur présence en Asie-Mineure, dans le Caucase, il est admissible qu'elles vivaient déjà en Europe avant la période glaciaire.

*Oxalis acetosella* L., Asie orientale, Baïkalie, Altaï, Caucase, Asie-Mineure, Russie entière, Europe centre. Comme pour d'autres, il est assez certain que cette espèce pourrait atteindre l'Eu-



rope actuellement au travers de la zone forestière sibérienne; mais le fait qu'elle vit dans l'Asie-Mineure et le Caucase laisse entrevoir une immigration en Europe préglaciaire.

*Monotropa hirsuta* Roth, Asie orientale, Japon, Sibérie entière, Caucase, Russie entière sauf la Chersonèse, Europe nord, centre et sud.

Cette plante vit aussi dans l'Amérique tempérée forestière; il est impossible qu'elle puisse aujourd'hui émigrer d'Amérique en Asie ou vice-versa, et, très probablement, elle est arrivée en Europe par l'Asie centrale à la fin du tertiaire. Du reste, comme pour d'autres, son area européen et sud-ouest asiatique nécessite une telle hypothèse, car *M. hirsuta* Roth ne se rencontre que sous le couvert de la forêt et il serait assez difficile, dans les conditions actuelles, qu'elle émigrât de l'Europe centrale et forestière dans les districts caucasiens.

*Hedera Helix* L., Asie orientale, Indes nord, de l'Afghanistan en Grèce, Iekaterinoslaw, Bessarabie, Russie SW., Pologne, provinces baltiques, Galicie, Posen, Silésie, Scandinavie, Roumanie, Prusse, Europe ouest, centre, sud. Précédemment, nous avons regardé *H. Helix* comme d'origine américaine; dans ces conditions et vu sa dispersion, il est évident qu'il devait exister en Europe à la fin du tertiaire; la preuve en est fournie par la découverte fossile du lierre dans le pliocène du nord de l'Italie (Baltzer).

*Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., Asie orientale, Dahurie, Baïkalie, Altaï, Oural, Perse, Caucase, Asie-Mineure, sud-est de l'Europe, montagnes de ce continent jusqu'en Scandinavie et Russie arctique; espèce montagnaise dont la dispersion laisse supposer une immigration en Europe avant la période glaciaire; pendant le retrait des glaciers, elle s'est avancée dans le nord du continent.

*Platanthera bifolia* (L.) Rchb., Asie orientale, Sibérie (sauf arctique), Russie entière, Caucase, Asie-Mineure, Grèce, Afrique nord, Europe centre et nord.

Là aussi, une migration d'Asie en Europe dans le climat actuel, à travers la zone forestière sibérienne, serait admissible; mais cette hypothèse se concilie mal avec la présence de l'espèce dans l'Afghanistan et les provinces arméno-caucasiques et l'immigration préglaciaire est probable.

*Epipogon aphyllum* Sw., Asie orientale, Baïkalie, Ibérie, Russie centre et nord, Europe centre.

Plus qu'aucune autre, *Epipogon* appartient à la forêt, non à la forêt humide, mais à la forêt touffue et primitive que l'homme n'a point encore éclaircie et dont le sol est particulièrement riche en humus. *Epipogon* manque au sud de l'Europe, probablement à cause du défaut de stations appropriées; en effet, la forêt pauvre en végétation herbacée est nécessaire à son développement. *Epipogon* est une fidèle accompagnatrice de l'épaisse forêt de conifères et il semble impossible qu'elle puisse se propager autrement qu'au travers d'une forêt.

Nous l'observons dans l'Asie orientale et la Baïkalie, puis, après un saut immense, dans l'Ibérie, province caucasique, et dans le centre de l'Europe. L'origine paraît être orientale, comme celle de beaucoup d'autres orchidées; en tous cas, *Epipogon* n'a pu parvenir en Europe que par une lente migration de proche en proche et cela probablement avant la période glaciaire; la plante ne se sera pas maintenue dans l'Asie centrale, à cause de la siccité croissante du climat.

*Majanthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, Asie orientale, Sibérie (sauf arctique), toute la Russie, Europe centre et nord, manque au sud de l'Europe (Espagne, etc.).

Puisqu'elle fait défaut dans le sud de l'Europe et les provinces arméno-caucasiques, cette plante paraît d'immigration récente.

*Convallaria majalis* L., Asie orientale, Sibérie (sauf arctique), Caucase, Transcaucasie, Taurie, Russie entière, Europe nord, centre, sud; immigration préglaciaire probable.

*Polygonatum All sp.*, même conclusion.

*Paris quadrifolia* L., Asie orientale, Altaï, Oural, Caucase, toute la Russie, Europe centre et nord, Italie, Espagne, pourrait être d'immigration récente.

*Streptopus amplexifolius* (L.) DC., Asie orientale, Kamtchatka, Europe centrale montagneuse; manque en Russie et dans les districts arméno-caucasiques. L'area de cette espèce est extrêmement intéressante; elle manque à l'Europe orientale, à l'Asie centrale, pour reparaître à l'est de ce continent, et dans l'Amérique du Nord.

Elle est probablement originaire de l'Asie orientale, car sa présence en Europe ne peut s'expliquer autrement que par une migration préglaciaire d'Asie en Europe, le long des chaînes de montagnes du centre et de l'ouest de ce premier continent. Or ces dernières ayant acquis dès lors un caractère de siccité de plus en plus prononcé, et *Streptopus* étant une plante des parties

les plus ombragées des forêts de montagnes, il n'est pas étonnant qu'en dehors de son territoire origine, elle ne se soit maintenue qu'en Europe et en Amérique.

*Lilium martagon* L., Asie orientale, Dahurie, Baïkalie, Altaï, Oural, Transcaucasie occidentale; en Russie : Kazan, Samara, Ufa, Orenbourg, Don, Kursk, Chersonèse, Bessarabie, Moscou, Russie moyenne et SW., Pologne, provinces baltiques, Galicie, Perm; Scandinavie; centre et sud de l'Europe; limite NW. en Allemagne (Gerndt.). Dans l'est de l'Europe et le centre de l'Asie, cette espèce se rencontre surtout dans la zone des steppes herbeuses (Gras-steppe); elle n'est sûrement pas arrivée en Europe par la zone forestière sibérienne.

Vu qu'elle manque à l'Asie-Mineure, au Caucase et qu'elle se retrouve dans toute la Russie méridionale, nous serions amené à croire qu'elle a accompli ses migrations le long de la zone stepmique qui s'étend au sud de l'Oural, et cela dans les temps préglaciaires.

*Milium effusum* L. Asie orientale, presque toute la Sibérie, Himalaya, provinces caucasiques, Europe entière. Sa présence dans l'Himalaya permet de lui attribuer une existence préglaciaire et il est aussi probable que son arrivée en Europe est antérieure à la période glaciaire.

*Taxus baccata* L. Asie orientale, Amour, Himalaya, Perse, Caucase, Asie mineure, Crimée, Russie SW., Roumanie, Galicie, Pologne, provinces baltiques, Silésie, Prusse, île d'Aland, Europe centre et sud. *Taxus* manque à la Sibérie forestière centrale et occidentale, tandis que nous le retrouvons dans tout le bassin méditerranéen. Cette dispersion est celle d'une espèce qui, réfugiée dans le sud et l'ouest pendant la période glaciaire, s'est ensuite avancée vers le nord et l'est. Évidemment *Taxus* vivait dans le bassin méditerranéen avant l'exode des glaciers.

Ainsi, pour la presque totalité des espèces précédentes, et particulièrement pour celles à qui l'Oural forme une limite orientale avec réapparition soit dans l'Himalaya, soit dans la Sibérie baïkalienne ou orientale, une immigration préglaciaire paraît infiniment probable.

Cela n'empêche pas d'admettre, pour quelques-unes — les plus intimement liées au régime forestier — la possibilité de se propager dans les temps présents à travers la zone forestière sibérienne, depuis l'Asie orientale jusqu'en Europe.

En effet, jetant un coup d'œil sur la « Florenkarte von Asien und Europa » n° 48 de l'Atlas de Berghaus, nous voyons qu'une zone de forêts s'étend sans discontinuité, de la province de l'Amour et de la Sibérie orientale jusqu'en Europe par une latitude minimum de 50° dans l'Asie orientale et centrale et 56-57° dans la Sibérie occidentale.

### e) ELÉMENT EUROPÉEN

*(formé des espèces dont l'origine ne peut être recherchée ailleurs que dans les divers territoires du continent européen).*

Dans les paragraphes précédents nous nous sommes occupé surtout des espèces rares, des types alpins, subalpins, montagneux, de la flore de la Vallée de Joux ; il nous reste à parler du nombre considérable d'espèces qui constituent le fonds de la végétation des pâturages, prairies, marais, formations aquatiques, etc. D'abord, nous prendrons celles qui sont limitées au continent européen et n'apparaissent pas au delà de l'Oural et des provinces caucasiennes. Le nombre des espèces appartenant à cet élément est considérable et il serait superflu de les énumérer à cette place ; selon toute évidence, n'apparaissant pas en dehors du continent européen, elles sont une création de celui-ci, et pour la plupart cette dernière est antérieure à la période glaciaire. Cependant parmi toutes ces espèces d'origine européenne, quelques-unes méritent une mention à part. En voici d'abord plusieurs qui, par leurs caractères morphologiques et biologiques, leurs affinités, trahissent sans conteste une descendance de types méridionaux :

#### 1. Espèces européennes d'origine méridionale.

Berberis vulgaris L.	Scrophularia canina L.
Genista sagittalis L. = Cytisus	Salvia pratensis L.
sagittalis (L.) Koch.	Ligustrum vulgare L.
» pilosa L.	Primula acaulis L.
Coronilla emerus L.	Colchicum autumnale L.
Hippocrepis comosa L.	Knautia sylvatica Dub.
Laserpitium latifolium L.	Leucojum vernal L.
Vinca minor L.	Anthericum ramosum L.
Echium vulgare L.	Prunus spinosa L.
Atropa Belladonna L.	



## 2. Espèces du sud et sud-ouest de l'Europe.

*Braya supina* Koch.

*Euphrasia nitidula* Reut.

*Ilex aquifolium* L.<sup>1</sup>

*Braya supina* Koch. Espagne, France, Belgique, Hollande, îles Baltiques, Allemagne, provinces baltiques russes et Russie occidentale; sa limite orientale passe par la Vallée de Joux. C'est une espèce originaire de l'Europe occidentale; on retrouve dans le sud et le sud-ouest deux espèces parentes:

1° *B. lagascae*, Espagne, Algérie.

2° *B. polyceratium*, sud de l'Europe jusqu'en Asie mineure.

*Ilex aquifolium* L.<sup>1</sup> Europe occidentale, Italie, ouest de l'Allemagne, sud de la Norvège, Rügen, Balkans. *I. aquif.* se rattache intimement au *I. Studeri* de la molasse.

*Euphrasia nitidula* Reut. appartient à l'ouest et au centre de l'Europe; vers l'est elle s'avance jusqu'en Bohême et sa limite sud-est passe dans le Jura.

## 3. Espèces de l'Europe septentrionale.

*Arenaria gothica* Fr. Scandinavie, lac de Joux.

*Sorbus scandica* Fries. Scandinavie, Grande-Bretagne, Sudètes, Vosges, Jura, Préalpes, Russie nord et centre.

*Potamogeton nitens* Nolte. D'après M. Magnin (*Note sur quelques Potamots rares*), l'area est le suivant: Grande-Bretagne, Islande, Suède, Norvège, Danemark, Holstein, Sleswig, Mecklembourg, Prusse, Russie septentrionale, moyenne et méridionale, France est, centre, nord-ouest (Berry, Limousin, Normandie, Jura).

*Carex chordorhiza* Ehrh., quoique appartenant à la flore spéciale des tourbières, trouve aussi sa place dans ce paragraphe, car cette plante est répandue: Scandinavie, Sibérie ouraliennne, Russie (sauf le sud), Sudètes, Allemagne, Alpes orientales et centrales, France occidentale, Jura, toujours rare dans le centre du continent.

Sans contredit, ces quatre espèces, dont l'aire de dispersion est située principalement dans le nord de l'Europe, et dont la première et les deux dernières ne possèdent dans le centre du continent que de rares stations, sont originaires du nord. On peut y ajouter: *Schoenus ferrugineus*, qui n'est signalé ni en Asie, ni en Amérique, et dont l'aire européenne est la suivante:

<sup>1</sup> Selon Christ, l'origine serait africaine.

Europe centrale, France, manque au Portugal et à l'Espagne, Allemagne (manque à l'ouest), nord de l'Italie, Autriche, Trau-sylvanie, Macédoine, Russie SW., Samara, Pologne, provinces baltiques, Posen, Ingermauland, Olonetz, Onegaland, Scandinavie ; manque en Grande-Bretagne.

*f.*) ELÉMENT ASIATIQUE

Nous rangerions ici les nombreuses espèces de notre flore qui se retrouvent en abondance dans l'Europe centrale, septentrionale et orientale, la plus grande partie de l'Asie septentrionale et dont beaucoup aussi apparaissent dans le nord du continent américain. La dispersion de ce groupe d'espèces dont l'énumération nous paraît superflue ici, correspond au régime forestier de l'hémisphère boréal. Vouloir rechercher l'origine de chacun de ses composants serait un travail fastidieux et pour lequel nous manquons de données sûres ; aussi nous nous bornerons à émettre quelques idées générales.

L'origine des espèces qui constituent cet élément européen-asiatique-américain doit être cherchée à l'est, c'est-à-dire dans le centre et l'est de l'Asie, et le nord de l'Amérique. Comme considérations à l'appui, on peut évoquer : 1° l'étendue considérable des territoires ci-dessus énoncés ; 2° l'évolution ininterrompue du règne végétal qui s'est produite dans le centre et l'est de l'Asie, à partir de la période tertiaire, par l'absence d'une glaciation de quelque importance ; 3° l'affinité de nombreuses espèces systématiquement isolées dans la flore européenne, avec des types de l'Asie orientale (Japon) ou de l'Amérique du Nord ; exemples : *Caltha palustris* L., *Asperula odorata* L., *Campanula rotundifolia* L.

En règle générale, les espèces qui nous occupent sont d'âge pliocénique ou mieux préglaciaire ; elles ont pris naissance par adaptation de types ancestraux tertiaires aux conditions biologiques nouvelles, créées par le refroidissement posttertiaire qui provoqua la glaciation de la zone arctique de l'Europe montagnieuse et du nord de l'Amérique.

Il est certain que plusieurs parmi ces espèces sont d'origine américaine, et comme presque toutes sont américaines-asiatiques-européennes et non pas simplement américaines-européennes, on peut croire que la majorité de celles qui sont d'origine américaine ont atteint l'Europe par une voie occidentale-asiatique. Plusieurs qui sont d'un caractère tempéré ont dû

passer d'Amérique en Asie dans une époque antérieure, alors que le climat n'était pas si rigoureux qu'aujourd'hui.

Mais d'autres qui, actuellement, s'avancent très loin dans la zone arctique, pourraient évidemment, dans les conditions climatiques actuelles, passer de l'Amérique dans le nord de l'Asie, par les îles Aléoutes, ou vice-versa; exemples : *Carex* sp., *Cardamine pratensis*, *Poa pratensis*, etc.

Un fort contingent d'espèces de notre élément américain-asiatique-européen s'est développé dans l'Asie orientale et centrale, où, comme nous l'avons dit plus haut, l'évolution du règne végétal n'a pas été interrompue depuis l'époque tertiaire, par la glaciation. Bon nombre d'entre elles auront déjà atteint l'Europe avant l'extension des glaciers par une voie méridionale; d'autres, d'un caractère glacial et s'avancant très loin vers le nord, auront vu leurs migrations singulièrement favorisées par le climat glaciaire, alors que les territoires abandonnés par la mer arctique de la Sibérie occidentale possédaient les caractères physiques et biologiques de la tundra; exemple : *Caltha palustris*, *Carex* et *Juncus* sp., etc.

Rappelons encore que bon nombre des espèces qui nous occupent appartiennent au régime des forêts qui couvrent la plus grande partie de la Sibérie septentrionale, depuis le 50°-51° dans la Sibérie centrale et orientale, et le 56°-57° dans la Sibérie occidentale, et que par conséquent des espèces sylvatiques doivent pouvoir encore aujourd'hui s'avancer de l'Asie en Europe.

Parmi les espèces de notre dernier élément, il en est quelques-unes d'un caractère xérophile qui peuvent présenter quelque intérêt, ainsi :

*Genista tinctoria* L. manque en Amérique.

*Bupleurum falcatum* L. manque en Amérique.

*Pimpinella saxifraga* L. manque en Amérique.

*Inula salicina* L. manque en Amérique.

A ne considérer ces espèces que dans nos limites, où elles apparaissent presque toujours en des stations sèches et favorisées, on pourrait croire qu'elles font partie d'un élément arrivé en Europe sous l'influence d'un climat plus chaud et plus sec, mais leur dispersion dans l'est, en Europe, en Russie, fait voir aussitôt qu'il n'en est rien :

*Genista tinctoria* L., toute la Russie (sauf la Pologne, Ingermanland, Olonetz, Arkangel, Onega, Perm, Finlande).

*Pimpinella saxifraga* L., toute la Russie (sauf la Nouvelle-Russie, la Crimée) ; Transcaucasie, Caucase, Daghestan.

*Bupleurum falcatum* L. Don, Kursk, Woronej, Chersonèse, Bessarabie, Iekaterinoslaw, Nijni-Nowgorod, Oural, Kasan, Tambow, Saratow, Simbirsk, Crimée, Pologne, Roumanie, Galicie, Posen, Silésie, Caucase, nord de la Perse, Kuram, Sibérie, Altaï.

*Inula salicina* L. Russie entière.

*Bupleurum falcatum* seul a une dispersion européenne plutôt méridionale et en Russie n'apparaît guère que dans la zone des steppes ; elle pourrait donc être arrivée en Europe par ces dernières et ne se serait répandue que dans le centre et le sud où des stations assez xérophiles s'offraient à elle. Quant aux trois autres, bien que d'un caractère nettement xérophile, elles font bien partie du groupe d'espèces adapté au régime forestier et sont venues en Europe avec les composants de ce dernier.

A la fin de sa *Flora von Winterthur*, II<sup>e</sup> partie (p. 45), le Dr Keller pose la question : Les espèces qui constituent une « formation » ont-elles une commune origine ? ou en d'autres termes : une formation est-elle redevable de son caractère propre, au fait que les éléments qui la définissent sont de même provenance et ont pris possession du sol simultanément en association, ou bien la formation est-elle constituée par des éléments hétérogènes d'après leur origine, et s'est-elle développée seulement après l'habitation du sol ?

Keller étudie la chose en mettant en avant la formation du hêtre ; il énumère les espèces qui apparaissent en compagnie de cette essence dans deux localités près de Winterthur. Nous remarquons dans l'énumération dix-sept espèces qui sont des « Begleitpflanzen » (espèces accompagnantes) du hêtre selon Höck. Keller fait aussitôt remarquer que ces espèces, qui se montrent volontiers attachées au hêtre dans l'Europe centrale, ne le suivent pas dans son area oriental. Ainsi dans le Caucase, cinq des espèces mentionnées manquent au massif du hêtre ; en Perse, les exceptions sont encore plus nombreuses. Le même auteur attire encore l'attention sur le fait que l'origine de ces dix-sept prétendues « Buchenbegleiter » est diverse ; plus de la moitié sont orientales, et le reste est très probablement venu du bassin méditerranéen postglaciairement. Aussi l'hypothèse consistant à admettre que les espèces définissant une formation sont de même provenance et ont pris possession du sol simultanément, doit être regardée comme illusoire.



Nous arrivons à la même constatation que Keller pour ce qui concerne la flore des massifs de hêtres dans la Vallée de Joux. A la lisière occidentale de la Vallée de Joux, on observe ici et là quelques massifs de hêtres, mais toujours de petite étendue. Voici la composition de deux d'entre eux <sup>1</sup>.

1° *Bois de Combenoire* :

Lisière occidentale, 1060 m., terrain d'humus couvert de feuilles de hêtre en décomposition :

<i>Fagus sylvatica</i> L.	<i>Agropyrum caninum</i> Schreb.
<i>Hieracium murorum</i> Auct.	<i>Lactuca muralis</i> (L.) Less.
<i>Solidago virga aurea</i> L.	<i>Knautia sylvatica</i> Dub.
<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.	<i>Campanula rotundifolia</i> L.
<i>Möhringia muscosa</i> L.	<i>Epipactis rubiginosa</i> (Crantz)
<i>Convallaria majalis</i> L.	Gaud.
<i>Polygonatum verticillatum</i> (L.)	» <i>latifolia</i> (L.) All.
All.	<i>Heracleum sphondylium</i> L.
<i>Poa nemoralis</i> L.	<i>Vicia sepium</i> L.
<i>Neottia Nidus-Avis</i> (L.) Rich.	<i>Galium mollugo</i> L.
<i>Dactylis glomerata</i> L.	<i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rehb.
<i>Corylus avellana</i> L.	<i>Lonicera xylosteum</i> L.
<i>Geranium sylvaticum</i> L.	<i>Pimpinella magna</i> L.
<i>Fragaria vesca</i> L.	<i>Rubus saxatilis</i> L.
<i>Viburnum lantana</i> L.	<i>Asperula odorata</i> L.
<i>Acer pseudoplatanus</i> L.	<i>Epilobium montanum</i> L.
<i>Digitalis lutea</i> L.	<i>Silene nutans</i> L.
<i>Melampyrum sylvaticum</i> L.	

2° *Bois du Séchey*.

Lisière occidentale, 1100 m., massif plus clair que le précédent, sol plus ou moins gazonné :

<i>Fagus sylvatica</i> L.	<i>Rosa alpina</i> L.
<i>Lonicera nigra</i> L.	<i>Sorbus aria</i> (L.) Crantz.
<i>Majanthemum bifolium</i> (L.) F.W.	<i>Veronica chamaedrys</i> L.
Schmidt.	<i>Oralis acetosella</i> L.
<i>Corylus avellana</i> L.	<i>Phyteuma spicatum</i> L.
<i>Asperula odorata</i> L.	<i>Taraxacum officinale</i> Weber.
<i>Melica nutans</i> L.	<i>Epilobium angustifolium</i> Roth.
<i>Fragaria vesca</i> L.	<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.
<i>Laserpitium Siler</i> L.	<i>Pimpinella magna</i> L.
» <i>latifolium</i> L.	<i>Vicia sepium</i> L.
<i>Heracleum montanum</i> Schleich.	<i>Potentilla salisburgensis</i> Hänk.
<i>Daphne Mezereum</i> L.	= <i>P. villosa</i> Crantz.

<sup>1</sup> Les espèces sont rangées par ordre de fréquence.

Rubus saxatilis L.	Viburnum lantana L.
<i>Polygonatum verticillatum</i> (L.) All.	Epilobium montanum L.
<i>Convallaria Majalis</i> L.	<i>Primula elatior</i> L.
Ribes alpinum L.	Silene inflata Sm. = S. venosa (Gil.) Aschers.
<i>Lamium Galeobdolon</i> (L.) Crantz.	Paris quadrifolia L.
Origanum vulgare L.	Picea excelsa Link.

Les espèces en italique font partie du groupe des *Buchenbegleiter* de Höch. Nous remarquons aussitôt dans les deux listes précédentes que le nombre de ces *Buchenbegleiter* est relativement faible : cinq dans la première ou le 15.6 % ; huit dans la seconde ou le 24 %. Ensuite on peut observer qu'à la Vallée, comme aussi ailleurs, nous présumons, *aucune* n'est particulière aux massifs de hêtres ; *toutes* sans exception se rencontrent dans d'autres formations, entre autres dans les bois de sapins purs.

Nous pouvons faire aussi une constatation identique à celle de Keller, savoir : la majorité de la totalité des espèces précédentes a une aire d'extension bien plus considérable que le hêtre ; beaucoup se rencontrent dans l'Asie centrale et orientale ainsi qu'en Amérique, où le hêtre fait défaut. Plusieurs sont d'origine asiatique ou américaine, d'autres d'origine européenne ; il ne saurait donc être question d'une communauté d'origine entre le hêtre et les plantes qui vivent sous son couvert. En somme, si des espèces vivent en association avec le hêtre, c'est parce qu'elles recherchent les conditions biologiques, fraîcheur, sol d'humus, créées par la forêt de hêtres. La concurrence entre aussi en jeu, car la plupart du temps, le sol de la forêt de hêtre n'est pas gazonné ; au contraire, il est en bonne partie recouvert de feuilles sèches qui, entrant en décomposition, augmentent d'année en année la couche d'humus ; aussi il est clair que la lutte pour l'existence est moins rude dans ces conditions qu'en d'autres stations et que des espèces puissent s'y développer plus facilement qu'ailleurs, donc s'y réfugier.

## II. ORIGINE GÉOLOGIQUE.

Considérant les composants de la flore de la Vallée de Joux sous un autre point de vue, nous pouvons les grouper d'après leur *âge*, c'est-à-dire suivant l'époque à laquelle ils ont apparu à la surface du globe comme espèces différenciées. Par les fos-

siles découverts dans les couches sédimentaires, bien peu parmi nos espèces laissent reconnaître le moment de leur apparition : ce sont quelques espèces se rattachant à des formes tertiaires d'une façon certaine. Mais, pour la grande majorité, on ne peut faire que des hypothèses, tirées des connaissances géologiques actuelles, de l'area de chaque espèce ou de la comparaison des areas d'espèces formant des groupes de même origine.

Aucune de nos neuf cents espèces n'apparaît dans les couches tertiaires sous la même forme qu'aujourd'hui.

L'époque tertiaire a vu apparaître la plupart des genres monocotylédones et dicotylédones de la flore actuelle ; le climat miocène était presque tropical et la plus grande partie des types miocènes européens ont disparu ou se retrouvent sous des formes plus ou moins modifiées dans l'Amérique tempérée, le Japon ou le littoral méditerranéen.

Parmi nos espèces qui, sans trop de difficultés, se laissent dériver de types tertiaires d'origine boréale, nous citerons :

<i>Corylus avellana</i> L.	de	<i>C. Mac-Quarri</i> Forb.
<i>Viburnum lantana</i> L.	»	<i>V. Whymperi</i> H.
<i>Hedera Helix</i> L.	»	<i>H. Mac-Clurii</i> H.
<i>Sorbus Aria</i> (L.) Crantz	»	<i>S. grandifolia</i> H.
<i>Crataegus oxyacantha</i> L.	»	<i>C. oxyacanthoides</i> Göpp.
<i>Ilex aquifolium</i> L.	»	<i>I. Studeri</i> Lah.
<i>Fagus sylvatica</i> L.	»	<i>F. deucalionis</i> .
<i>Populus tremula</i> L.	»	<i>P. Richardsonii</i> .

D'autre part, O. Heer a constaté que certaines espèces existaient déjà à Oeningen dans le miocène supérieur sous des formes à peu près identiques :

<i>Phragmites communis</i> Trin.	=	<i>P. oeningensis</i> .
Le genre <i>Typha</i> L.	=	<i>T. latissima</i> .
<i>Sparganium ramosum</i> Huds.	=	<i>S. valdense</i> .
<i>Potamogeton pusillus</i> L.	=	<i>P. geniculatus</i> .
<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	=	<i>M. arctica</i> Heer.
<i>Potamogeton natans</i> L.	=	<i>P. Nordenskiöldii</i> Heer.

O. Heer a découvert dans le tertiaire inférieur du Spitzberg (78°) et de la Terre de Grinnel (81°44') « un *Abies* dont les rameaux, les feuilles et les écailles détachées, ainsi que les semences, offrent une telle conformité avec les organes correspondants de notre sapin *Abies pectinata* (*Pinus abies* Duroy), qu'il n'hésite pas à identifier la forme polaire tertiaire avec celui-ci. » (Saporta et Marion, *l'Evolution du règne végétal*, III, p. 145.

L'origine du sapin blanc serait donc fort ancienne ; d'autre part, il a été retrouvé dans le pliocène supérieur de la côte orientale britannique sous une forme presque identique au type actuel.

L'origine des tilleuls est aussi fort ancienne, puisqu'ils possèdent déjà un représentant dans le miocène du Spitzberg et du Grönland.

Dans les couches pliocènes du centre de l'Europe, nous observons déjà d'assez nombreux types ressemblant beaucoup aux espèces actuelles. Le pliocène du Cantal renferme le *Fagus pliocenica* Sap. très ressemblant au hêtre actuel. Le pliocène de l'Italie possède : *Fagus*, *Salix cinerea*, l'ormeau, *Acer pseudoplatanus*, le lierre. La plupart des arbres et arbrisseaux de nos forêts existaient déjà à la fin du tertiaire sous des formes sinon identiques du moins très voisines, et l'époque à laquelle ils ont commencé à se différencier des types préexistants est donc antérieure au pliocène.

Quelques espèces d'un caractère méridional et habitant le centre et le sud de l'Europe, comme *Aronia rotundifolia*, *Asarum europaeum*, etc., appartiennent à des genres originaires de l'est et existant en Europe pendant la période tertiaire ; les espèces qui les représentent sous nos latitudes doivent être le produit d'une adaptation de types ancestraux à des conditions nouvelles à la fin du tertiaire ; ce seraient donc des « créations tertiaires européennes. » Il en est peut-être de même d'autres espèces répandues surtout dans le sud de l'Europe, comme : *Cytisus alpinus* Mill., *Cotoneaster tomentosa* (Ait) Lindl., *Daphne cneorum* L., etc.

Dans un grand nombre de localités de l'Europe centrale, on a découvert des végétaux fossiles que la plupart des botanistes assignent à l'une ou à l'autre des périodes interglaciaires, entre autres les fossiles de Dürnten, d'Ütnach, appartenant d'après O. Heer à la première époque interglaciaire. Sauf quelques types disparus (*Holopleura* sp., *Picea omorikoïdes* Weber), les végétaux des couches interglaciaires et spécialement ceux du premier interglaciaire sont absolument identiques aux formes actuelles. Qu'en conclure, sinon qu'ils doivent être nécessairement d'origine préglaciaire ?

Nous avons énoncé précédemment les considérations qui viennent à l'appui de l'hypothèse d'une origine ancienne des types tels que *Salix reticulata*, *S. herbacea* et autres espèces arctiques, ainsi que de celle d'espèces d'un caractère tempéré apparaissant



en Amérique et en Asie et dont on ne peut admettre qu'elles puissent franchir le détroit de Behring dans les conditions climatiques actuelles. Nous n'y reviendrons donc pas.

Une question qui a fait jadis l'objet de nombreuses controverses est celle de l'origine pré- ou postglaciaire de la flore alpine endémique. Aujourd'hui, la plupart des phytogéographes s'accordent à assigner une origine préglaciaire à ses espèces fondamentales. La flore alpine se serait développée, comme nous l'avons énoncé plus haut, par l'adaptation lente et progressive d'espèces des plaines aux conditions biologiques nouvelles créées par le soulèvement des montagnes pendant la période tertiaire.

Nous n'avons pas de preuves tangibles et directes de l'origine préglaciaire de la flore des Alpes.

Les conditions physiques dans ces montagnes ne se prêtent pas au dépôt et à la conservation de fossiles tant végétaux qu'animaux. Mais cette origine préglaciaire est cependant étayée solidement par de nombreuses preuves indirectes. Une certaine similitude règne dans la composition de la flore des montagnes du territoire méditerranéen ; de nombreuses espèces (comme nous l'avons fait remarquer plus haut) et non pas seulement des espèces nivales, sont répandues depuis les Pyrénées jusqu'aux Carpathes, même jusqu'aux Balkans et au Caucase ; d'autres enfin en Scandinavie. Nul doute que cette communauté d'espèces ne soit due à la période glaciaire, c'est-à-dire n'ait pour cause les migrations qui se sont produites d'une chaîne à une autre sous l'influence du climat glaciaire. Or les espèces qui ont accompli des migrations pendant la période glaciaire, qui ont été refoulées dans les plaines par les glaciers en voie d'accroissement, devaient nécessairement préexister et ainsi leur origine préglaciaire s'impose.

D'autres faits d'observation permettent également de déduire l'origine préglaciaire de types alpins endémiques. Plusieurs espèces des Alpes, comme le fait remarquer Wettstein (*Die Geschichte unserer Alpenflora*, p. 9 et suiv.), attirent les regards par leur aspect inaccoutumé ; elles sont isolées au milieu du monde végétal qui les entoure, mais se rapprochent au contraire d'espèces vivant dans des contrées (Chine, Japon, Amérique) tempérées où la flore tertiaire s'est maintenue dans une intégrité presque complète par l'absence d'une glaciation. Dans les montagnes du centre et de l'est de l'Asie, où la flore tertiaire s'est conservée indemne, certains genres, tels que *Pedicularis*, *Ane-*

monne, *Silene*, *Gentiana*, ont donné naissance à une quantité considérable d'espèces parmi lesquelles il y en a qui sont très proches parentes d'espèces alpines de l'Europe centrale. Que ces espèces endémiques de la flore des Alpes, systématiquement isolées, dont on retrouve des formes parentes dans des montagnes très éloignées où une glaciation n'a pas altéré la végétation tertiaire, qui frappent par l'éclat de leurs fleurs ou d'autres caractères particuliers, soient d'origine préglaciaire et représentent des débris de l'ancienne flore tertiaire des Alpes, le fait est évident. Wettstein les appelle les éléments « alpins » de la flore des Alpes ; à celle-ci appartiendraient des espèces telles que : *Gentiana acaulis* Jacq., *excisa* Presl., *purpurea* L., *lutea* L., *Rhododendron ferrugineum* L. et *hirsutum* L., *Soldanella alpina* L. et *pusilla* Baumg., puis : *Bellidiastrum Michelii* Cass., *Homogyne alpina* (L.) Cass., *Eryngium alpinum* L., *Erinus alpinus* L., *Tozzia alpina* L., etc. Un fait qui parlerait encore en faveur de l'origine ancienne tertiaire de ces espèces, est la constance remarquable de leurs caractères ; on ne remarque pas chez elles le dédale de formes, d'individus dissemblables, signalés chez les *Hieracium*, *Rubus*, etc.

Les espèces qui varient sont celles qui sont jeunes ; pleines de force et de vigueur, elles tendent à varier, à créer ; il n'en est pas de même des types âgés ; ils restent semblables à eux-mêmes et suivent une voie menant à l'extinction, leurs capacités créatrices étant épuisées.

L'évolution du monde végétal n'a cependant pas été arrêtée par la glaciation ; elle a plutôt subi une interruption dans sa marche normale, laquelle n'a pas eu lieu dans les montagnes de l'Asie centrale et orientale. Chez plusieurs genres de la flore du centre de l'Europe, les espèces sont en nombre considérable ; elles possèdent des caractères incertains, difficiles à définir et sont réunies par des séries de formes intermédiaires dans lesquelles le spécialiste seul peut se reconnaître. Nous avons évidemment affaire ici à des types chez lesquels l'évolution est en pleine activité et dont la différenciation est en train de s'accomplir. Ainsi les genres : *Hieracium*, *Rubus*, *Alchemilla*, *Rosa*, formes de *Potentilla*, *Sorbus chamaemespilus*, etc. Wettstein (*Die Geschichte unserer Alpenflora*, p. 25) signale même des différences constantes que l'on remarque chez les individus d'un type commun répandu dans l'ensemble du territoire alpin et provenant des diverses parties de celui-ci. Il cite l'exemple du

type *Gentiana acaulis* L. qui, suivant qu'il croît dans les Alpes calcaires septentrionales, les Alpes centrales granitiques, les Alpes calcaires méridionales, les Alpes Dinariques ou les Alpes Maritimes, prend un caractère tout différent. Les différences qui se manifestent dans la taille des individus, les caractères morphologiques des feuilles et de la fleur, ont engagé maints botanistes à diviser le type ancestral *G. acaulis* en plusieurs sous-types, correspondant aux districts précités, savoir : *G. vulgaris*, *excisa*, *angustifolia*, *Dinarica* et *alpina*.

Dans un travail plus récent (*Grundzüge der geographisch-morpholog. Methode*, Iena 1898), Wettstein, s'appliquant à rechercher les rapports phylogénétiques qui existent entre les gentianes de la section *Endotricha*, distingue, par exemple, les trois formes :

*G. hypericifolia*,  
*G. campestris*,  
*G. baltica*,

dérivées du type tertiaire *G. campestris* L.

Les trois espèces ci-dessus sont très voisines ; il y a entre elles de nombreuses formes de passage ; leurs areas se délimitent réciproquement et, selon Wettstein, la cause de leur évolution doit être cherchée dans des différences de climat. En effet, *G. baltica*, qui habite la région basse de l'Europe centrale, est annuelle ; les deux autres sont bisannuelles. *G. campestris* est répandue dans le nord et le centre montagneux de l'Europe, tandis que *G. hypericifolia* appartient aux Pyrénées ; ces deux dernières apparaissent aussi dans un territoire à climat plus rigoureux que la première, où elles n'auraient pas la possibilité d'accomplir le cycle de leur développement complet en une année.

Depuis plusieurs années, la flore de l'Europe, en particulier, a été étudiée d'une façon très consciencieuse, et les botanistes décrivent maintenant des variétés et des sous-variétés d'une foule d'espèces. Ces variétés sont à considérer comme des produits nouveaux dus à l'évolution des types végétaux susceptibles de variations. Mais il ne faut pas confondre « variété » avec « forme ».

La variété est une modification fixée produite par une cause d'ordre interne, tandis que la forme n'est que le résultat de l'adaptation d'un organisme individuel aux conditions du milieu ambiant.

La forme n'est pas constante ; une espèce prendra la forme *a*

dans telle station, la forme *b* dans telle autre, peut-être très voisine de la précédente. La variété se maintient par la culture ; la forme ne se maintient pas ou plutôt elle passe à une nouvelle forme. Nous croyons que bien souvent l'on a confondu la variété avec la forme et que l'on a donné à tort le nom de variétés à de simples formes stationnelles.

*Ranunculus aconitifolius* L. et *platanifolius* L. sont deux plantes très voisines, mais qu'il est cependant impossible à un œil exercé de confondre. *R. platanifolius* a été souvent regardé comme une variété de la première, mais cette opinion est erronée, et nous avons la conviction que ces deux espèces représentent deux types distincts et parallèles. *R. aconitifolius* croît dans les fossés, près des sources, à l'ombre des haies humides dans le fond de la Vallée de Joux, en individus de grande taille aux tiges richement ramifiées. *R. platanifolius*, au contraire, se rencontre dans les forêts élevées du versant oriental surtout, les gorges et les hauts lapiatz de la Dent de Vaulion, du Mont-Tendre, du Marchairuz, de la Dôle. Jusqu'à présent on pourrait la regarder comme une forme altitudinaire de la première, mais c'est impossible, car déjà les caractères morphologiques sont trop différents entre l'une et l'autre ; et puis, fait probant, on observe aussi *R. aconitifolius* à la même altitude que *platinifolius*, sur les pâturages les plus élevés de la chaîne du Mont-Tendre, de 15-1600 m., plus rarement dans les forêts, mais toujours sous une forme réduite correspondant à la forme *b* décrite par Rapin dans le *Guide du botaniste dans le Canton de Vaud*. Les deux plantes dérivent assez sûrement d'un ancêtre commun qui a donné naissance d'un côté à *R. aconitifolius*, plante des sources, bas-fonds, lieux exondés ; de l'autre à *R. platanifolius*, plante des forêts et des stations ombragées des régions supérieures.

Une autre espèce qui dans ces questions d'évolution offre un grand intérêt est *Linaria petraea* Jord. Elle est nettement différenciée de *L. alpina*, et a été signalée ici et là dans le Dauphiné, la Savoie et le Jura. On ne peut guère se livrer qu'à des conjectures sur la phylogénèse de cette espèce, car elle a été longtemps confondue avec *Linaria alpina*, et l'on ne connaît pas assez exactement son aire de dispersion. Une étude complète à tous les points de vue sur ces deux espèces serait extrêmement intéressante et fournirait sûrement des éclaircissements sur leurs rapports phylogénétiques.

D'après M. Genty, *L. alpina* Mill n'existe pas dans le Jura ;



on n'y trouve que *L. petraea* Jord, dont la dispersion est très vaste dans le sens longitudinal, mais fort peu dans le sens transversal. *L. petraea* Jord ne serait pas une véritable espèce, mais une race très remarquable de *L. alpina*. (Gillot, *Herborisations dans le Jura central*, p. 33, 34.)

### Résumé du chapitre III.

1. La dislocation des espèces végétales s'explique plus aisément par l'hypothèse des centres d'évolution et des migrations, que suivant celle qui consiste à admettre l'évolution simultanée de la même espèce en des points éloignés de la surface du globe.

2. A côté d'espèces originaires des chaînes du bassin méditerranéen (Alpes, etc.), la flore des montagnes de l'Europe centrale comprend des types ayant eu pour points de départ : la zone arctique, l'Asie centrale et orientale, l'Amérique septentrionale, l'Afrique.

3. Les espèces arctiques, les espèces alpines originaires de l'Asie ou de l'Amérique ont immigré en Europe essentiellement sous l'influence des conditions climatiques créées par la période glaciaire.

4. Le nombre des espèces originaires des Alpes (sensus lato), participant à la flore arctique-alpine est extrêmement restreint.

5. La flore subalpine et alpine de la Vallée de Joux comprend surtout des espèces originaires du territoire méditerranéen.

6. La flore des forêts de la Vallée de Joux contient de nombreuses espèces originaires du nord-est de l'Asie ou du nord-ouest de l'Amérique ; la plupart paraissent avoir immigré en Europe avant la période glaciaire ; pour quelques-unes cependant, une immigration dans les conditions climatiques actuelles au travers du territoire forestier asiatique-européen, ne doit pas être exclue.

7. Parmi les espèces répandues exclusivement en Europe, la flore des régions inférieures de la Vallée de Joux comprend quelques types qui laissent reconnaître sûrement, les uns une origine méridionale ou sud-occidentale ; les autres une origine septentrionale.

8. La grande majorité des espèces répandues dans les régions inférieures de l'Europe centrale et septentrionale, de l'Asie et de l'Amérique septentrionale sont d'origine préglaciaire et ont

pris naissance dans l'Asie centrale ou orientale, ou encore dans l'Amérique du Nord.

9. Les formations ne constituent pas un tout botanique, de même origine, dont les composants auraient pris possession du terrain simultanément après le retrait des glaciers ; tout au contraire, c'est la station qui permet à des végétaux de caractères ou de provenances divers de constituer une formation ou bien encore la prédominance de une ou plusieurs espèces sur un territoire donné, crée des conditions biologiques spéciales qui permettent à d'autres espèces de s'associer de manière plus ou moins intime à ces premières.

10. Les flores alpines sont d'origine préglaciaire ; certaines espèces systématiquement isolées en Europe ou appartenant à des genres ou à des sections de genres richement développés dans les montagnes de l'Asie centrale ou orientale, représentent des débris de l'ancienne flore tertiaire des Alpes.

## CHAPITRE IV

### ANALYSE DE LA FLORE

*ou groupement des espèces d'après l'époque pendant laquelle elles sont venues habiter les districts qu'elles occupent aujourd'hui.*

PLAN : Généralités sur la période glaciaire. — Périodes interglaciaires.  
— Périodes plus chaudes. — Eléments d'immigration qui sont venus prendre possession du terrain pendant et après le retrait des glaciers.

#### A. Périodes glaciaires et interglaciaires.

On sait quel fut l'événement géologique principal des temps quaternaires : d'immenses glaciers, descendus du flanc des montagnes, envahirent le bas des vallées et se déversèrent sur les plateaux et les plaines de l'Europe centrale et septentrionale. Non seulement les Alpes, mais toutes les chaînes de l'Europe eurent leurs glaciers, dont, dans la règle, la masse était proportionnelle à l'étendue des territoires nourriciers.

Dans les monts Balkans, le phénomène glaciaire semble avoir été moins conséquent que dans les Alpes et chaînes voisines.

Les territoires septentrionaux ont possédé, eux aussi, leurs glaciers. La Scandinavie, en particulier, déversait des flots d'eau