Zeitschrift: Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles

Herausgeber: Société Vaudoise des Sciences Naturelles

Band: 56 (1925-1929)

Heft: 221

Artikel: Phytosociologie et phytodémographie

Autor: Jaccard, Paul

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-271629

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: 18.11.2025

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

Phytosociologie et Phytodémographie

PAR

Paul JACCARD

Depuis quelques années, le nombre des travaux qualifiés de phytosociologiques va croissant, si bien qu'aujourd'hui la phytosociologie relègue à l'arrière-plan la phytogéographie d'antan. Mais, chose curieuse, en gagnant ses lettres de naturalisation, en se popularisant si j'ose dire, la phytosociologie change d'objet; elle devient essentiellement descriptive et n'accorde le plus souvent qu'une place restreinte à la connaissance des rapports fondamentaux qui règlent les groupements d'espèces vivant en associations définies, rapports pourtant fondamentaux du point de vue sociologique.

A cet égard, nous sommes en présence d'une sorte d'épigénie, laquelle, conservant le terme de sociologie, en modifie le sens. substituant à son acception primitive une signification nouvelle. Il me paraît donc utile de préciser à nouveau le champ de cette discipline en tenant compte des travaux récents qui s'y rapportent.

Justifions d'abord l'appellation de « sociologie végétale ».

H. Gams, dans ses « Prinzipienfragen der Vegetationsforschung 1 », juge le terme Phytosociologie impropre et propose de le remplacer par Biocœnologie. Or, un Cænobium, d'après son étymologie, signifie simplement « une communauté d'organismes », sens que nous retrouvons dans cénobite (de Xouros, commun). Dans un cœnobium proprement dit, toute idée de concurrence est théoriquement exclue comme

¹ Vierteljahresschrift der Naturforsch. Gesell, Zürich. 1918, p. 293-493. Ein Beitrag zur Begriffklarung und Methodik der Biocoenologie.

cela se doit dans une communauté parfaite où s'établissent il est vrai des corrélations conduisant à un état de solidarité, mais où règne entre les membres une complète égalité.

Il en est tout autrement dans une société ou association

de plantes. d'animaux ou d'hommes; la concurrence qui s'étade plantes. d'animaux ou d'hommes; la concurrence qui s'établit entre les divers associés règle la place de chacun dans le groupement qu'ils réalisent; c'est pourquoi biocœnologie ne saurait à mon avis remplacer avantageusement bio- ou phytosociologie, terme à la fois plus large, mieux délimité et parfaitement adéquat à son sens étymologique.

Entre biocœnologie et biosociologie existe en somme une différence du même ordre qu'entre communisme et socialisme.

Sociologie, rappelons-le, vient de socius, compagnon, d'où dérive sociabilis, né pour vivre en société. Larousse, dans son dictionnaire, définit le mot société: « Etat des hommes et des

dictionnaire, définit le mot société: « Etat des hommes et des animaux vivant sous des lois communes », et sociologie: « science des faits sociaux ».

Ces faits sociaux sont de divers ordres correspondant aux relations complexes qui s'établissent entre les associés et le milieu qu'ils occupent. Le premier fait primordial, c'est la spécificité des associés caractérisée par leurs exigences physiologiques particulières, ou par ce que l'on appelle leur comportement biologique.

Le deuxième fait fondamental est leur pouvoir de dissémi-nation en rapport avec leurs moyens de transport et de pro-pagation, d'où résulte leur distribution géographique. Le troisième est leur pouvoir d'adaptation aux conditions

de milieu, faculté qui suppose leur variabilité.

Or, quelle que soit leur situation géographique, les groupements végétaux présentent le caractère d'associations défipements végétaux présentent le caractère d'associations définies, subordonnées à certaines relations qui ne sont ni adaptives ou écologiques, ni édaphiques ou climatiques, mais intrinsèquement sociologiques. Ces relations sociologiques résultant de la concurrence qui chez les plantes se traduit par la lutte pour la conquête du terrain, sont, dans leur essence, les mêmes quels que soient les associations ou les groupements physionomiques envisagés; elles trouvent leur expression la plus tangible dans le coefficient ou quotient générique, c'est-à-dirc dans le rapport du nombre des genres au nombre des espèces associées, ainsi que dans leur degré de fréquence relative et dans la diversité floristique élémentaire, mise en évidence par le coefficient de communauté entre deux ou plusieurs localités voisines d'une association donnée.

C'est à l'étude de ces relations sociologiques fondamentales que j'ai donné le nom de Chorologie sélective 1, par opposition à la chorologie purement géographique, qui s'occupe de la délimitation phytostatique des aires indépendamment des causes qui les déterminent.

Tandis que les réactions auto- et même synécologiques traduisent des corrélations et des adaptations essentiellement stationnelles, les faits mis en lumière par la chorologie sélective sont plus ou moins indépendants du substratum ou tout au moins ne sont pas dominés par lui.

Une association végétale est en somme la résultante de trois ordres de variables: 1º le pouvoir d'expansion de chacun des associés, lequel présente des variations spécifiques et individuelles en rapport avec le degré de prolifération, le mode de propagation, la taille, la sociabilité des divers associés.

2º La diversité écologique dépendant des facteurs stationels, climat, sol, relief, laquelle augmente avec l'étendue (facteur spatial) et diminue avec l'uniformisation du milieu, en particulier avec les extrêmes de température, de sécheresse ou de concentration saline (caractères pédologiques).

3º Le pouvoir d'adaptation ou degré de plasticité physiologique et morphologique.

Tandis que ces trois ordres de variables ou facteurs intrinsèques délimitent par leur action concommitante les diverses associations végétales, conditionnant à la fois leurs caractères écologiques et leur distribution générale ou géochorologique, le jeu de la concurrence, en provoquant une sélection éliminatoire, fait apparaître parmi les associés un principe de subordination distinct de la hiérarchie taxinomique avec laquelle il présente pourtant une étroite relation, principe suivant lequel se règle en chaque station le rapport des genres aux espèces, ainsi que le degré de fréquence respective des membres de l'association.

Dans toute étude phytosociologique complète, nous aurons donc à envisager, d'une part, la pédologie intéressant le substratum, d'autre part les associations végétales correspondantes,

¹ P. Jaccard. La Chorologie sélective et sa signification pour la sociologie végétale. Mémoire n° 2 de la Société vaud. des sc. naturelles, Lausanne 1922.

et cela au triple point de vue ethnologique, morphogénique et démographique.

L'ethnologie décrira leur composition floristique, en tenant compte de la constance, de l'abondance, de la dominance, de la sociabilité des associés; la morphogénie (écologie sensu stricto, ethologie de Massart pro parte) indiquera le degré d'adaptation au milieu dans ses rapports avec le sol et le climat. A ce propos, le spectre biologique de Raunkiaer 1 permettra d'exprimer quelques-unes des formes de végétation les plus visiblement dépendantes du climat. Quant aux rapports numériques: coefficient de communauté, coefficient générique, degrés et courbes de fréquence déterminés par la chorologie sélective et basés sur la statistique, ils constituent bien de véritables caractères démographiques, indépendants de la spécificité floristique des associés; ils sont analogues ou tout au moins comparables aux rapports à la fois corrélatifs et économiques que le sociologue relève entre les diverses catégories sociales, et dont la détermination est le principal objet de la démographie. J'ai montré 2 qu'on pouvait par exemple, à l'instar de la sociologie humaine, parler d'une véritable représentation proportionnelle des divers genres participant à la formation d'une association végétale.

En appliquant à la phytosociologie la terminologie usitée en sociologie humaine, nous obéissons à la logique découlant de l'unité du monde organique. La vie étant dans son essence et dans ses caractères fondamentaux la même du bas en haut de l'échelle des êtres vivants, seule la complexité de ses manifestations étant différente, il me paraît logique et opportun d'employer autant que possible les mêmes expressions pour toutes les manifestations analogues ou communes aux sociétés végétales animales ou humaines.

Ceci dit. voyons quel parti la phytosociologie peut tirer des caractères démographiques propres aux diverses associations yégétales, et dans quelle mesure ils peuvent compléter les données de l'ethnologie?

¹ Types biologiques pour la géographie botanique. Oversigt over der Kgl. danske... Forhandlinger N° 5, 1905, p. 347, soit Bulletin de l'Académie des sciences et des lettres de Danemark.

² Chorologie sélective, p. 94 et 95, 1922.

Braun-Blanquet, au nom de l'Ecole de Zurich-Montpellier, leur dénie toute valeur sociologique.

A propos du coefficient générique, J. Braun-Blanquet m'écrit entre autres (XII. 1926): « Je suis pleinement convaincu de la valeur théorique de votre coefficient générique et je suis à peu près certain qu'il rendra d'excellents services, dans la chorologie de l'espèce, par exemple, mais pas dans le domaine de la sociologie végétale.» (c'est moi qui souligne).

De son côté, G.-E. Du Rietz¹, un des coryphées de l'Ecole d'Upsal, après quelques considérations élogieuses sur mes « Lois de distribution florale » et sur leur importance, « für die moderne Problemstellung über das Verhältnis zwischen Artenzahl et Areal», conclut: « Seine Problemstellung war eher autochorologisch als soziologisch... Soziologisch verwertbare Resultate konnten sie daher nicht ergeben ». On ne saurait ètre plus catégorique. Nous sommes donc en présence de deux points de vue nettement opposés que je crois néanmoins conciliables, ainsi que je vais essayer de le montrer en examinant:

T

Les variations du coefficient générique en rapport avec les conditions écologiques, spécialement avec la nature du substratum et l'étendue des stations occupées par quelques associations caractéristiques de la zone alpine.

Dans ce chapitre, nous utiliserons les données de Braun-Blanquet telles que nous les trouvons dans son ouvrage récent²; envisageons tout d'abord l'association du Carex curvula.

Curvuletum typicum. — Le Tableau XIII (loc. cit. p. 269) auquel nous nous référons indique 98 espèces de plantes vasculaires 3 notées sur 25 localités différentes, occupant (la localité nº 24 laissée de côté) environ 2000 m² de surface, mais

¹ Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensociologie. Upsala 1921, p. 24.

² J. Braun-Blanquet et H. Jenny. Vegetations-Entwickelung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen. Denkschriften der schweiz Naturforsch. Gesellschaft. Bd. 63. Abh. 2. Zürich 1926.

³ Nous ne tenons compte dans ce travail que des plantes vasculaires, en laissant de côté les cryptogames cellulaires.

distribuées sur un territoire s'étendant de l'Ofen au Tyrol méridional, entre 2500 et 3000 mètres d'altitude. Les 98 espèces de cette association appartiennent à 65 genres, ce qui correspond à un coefficient générique (C. gén.) de 66,5 %.

5 genres: Luzula, Minuartia, Primula, Salix et Saxifraga sont représentés par 3 espèces; Carex en a 4, et Gentiana, 6.

En comparant la distribution des espèces de cette association dans 8 localités, soit 8 individus d'associations appartenant à 4 faciès différents, nous obtenons les chiffres suivants:

Localités	1	2	4	5	6	17	22	23
Nombre des espèces	30	28	36	22	21	28	32	32
» des genres	27	26	31	20	20	24	29	28
Coeff. générique	$90^{\circ}/_{0}$	$93^{\circ}/_{\circ}$	86 %	$91^{\circ}/_{0}$	95 0/0	86 0/0	$90^{\circ}/_{0}$	$87.5^{\circ}/_{0}$

Ces 8 localités occupant chacune une surface de 100 à 200 m², leur C. gén. doit forcément, d'après ma loi de l'étendue, être plus élevé que celui de l'ensemble des 24 localités du tableau XIII. D'autre part, ni les ressemblances, ni les différences qu'on observe entre ces huit coefficients ne dépendent de la richesse florale (nombre des espèces) de ces diverses localités. En effet, les localités 1 et 22 ayant toutes deux un C. gén. de 90 % et un nombre d'espèces très semblable (30 et 32) n'ont que 16 espèces communes sur 46 distinctes, c'est-à-dire un C. de communauté de 35 %, soit environ un tier seulement. A une composition florale différente correspond donc, dans ce cas, un C. gén. semblable.

Inversément, les localités 5 et 6, ayant sensiblement le même nombre d'espèces, ont des C. gén. différents, 91% et 95%, bien que leur C. de communauté florale s'élève à 59%.

Ni les différences d'altitude ou d'exposition, ni celles concernant l'humidité du sol, ni son acidité exprimée par la concentration des ions d'hydrogène pH, ni l'influence du vent, l'inclinaison du sol ou l'épaisseur de la couche d'humus ne sont causes de ces différences; par contre nous voyons clairement d'après les indications du tableau de Braun-Blanquet que les Coef. gén. les plus bas, 87 ½ et 86 % pour les localités 4 et 23 (indices d'une diversité écologique plus grande) correspondent au sous-sol schisteux ou au rhétien, terrains argilo-marneux facilement délitables, tous deux présentant vraisemblablement une solubilité plus grande et fournissant une

solution minérale plus variée ou de composition physiologique plus favorable que le calcaire dolomitique, la serpentine, le gneiss ou le granit (loc. 1, 2, 5, 6, 22, avec C. gén. de 90 à 95 %).

Un second facteur, dont nous pourrons tout à l'heure encore mieux marquer l'importance, concerne l'étendue des localités que nous comparons, les localités 4 et 23 (C. g. 86 et 87.5 %) ont toutes deux plus de 100 m², soit de 100 à 200 m², les 6 autres ne mesurent chacune que 100 m². Le C. de com. entre les localités 4 et 23 n'est que de 44,5 %; entre les loc. 1 et 2, il est de 49 %.

Malgré son uniformité physionomique frappante et l'apparente ressemblance écologique des stations qu'elle occupe, l'association du Carex curvula est donc loin d'être aussi uniforme qu'on serait tenté de l'admettre au premier abord. H. Guyot, dans son excellente note sur le Coet. de communauté standard1, montre, en comparant 148 individus d'associations, situés entre les Grisons et le Valais en passant par les Alpes bernoises, que 31 espèces seulement sur 140 ont un degré de fréquence supérieur à 1/5 (c'est-à-dire se rencontrent sur plus de 1 localité sur 5), tandis que 109 espèces n'apparaissent que sporadiquement, au plus sur 1/5 des localités envisagées. Or, de ces 31 espèces plus ou moins constantes ou tout au moins le plus souvent représentées dans l'association du Carex curvula, 39 % en moyenne seulement se trouvent d'après Guyot dans 4 relevés de Curvuletum du Valsorey 1.

Les 4 relevés en question, nos 1, 2, 3, 4, ont respectivement:

No 1.	21 e	esp.	2 0 g.	C. gén.	ca.	$95^{-0/0}$
No 2.	33	»	2 9	»		88 %
Nº 3.	2 6	»	21	»		80 %
No 4.	23	>>	20	»		87 0%

Coef. gén. pour les 4 localités: ca. 65 % !

Le C. de comm. entre 1 et 2 est de 29 %; entre 3 et 4, de 9 % seulement! entre 1 et 3, 12 % !

Ces chiffres nous montrent clairement combien les indivi-

¹ H. Guyor. Association standard et Coefficient de communauté. Bulletin soc. botan. de Genève, mars 1924.

² H. Guyor. Le Volsorey. Esquisse de géogr. botanique et écologique. Annexe au Bullet. Soc. botan. suisse fasc. XXIX. Zurich 1920. Tableaux p. 119 et 120.

dus de Curvuletum envisagés par Guyot dans le Valsorey diffèrent de ceux des tableaux de Braun-Blanquet pour les Alpes grisonnes. Guyot n'indiquant ni la surface exacte de ses relevés, ni la nature du substratum et ses caractères pédologiques, nous ne savons à quel facteur dominant attribuer les différences des C. gén. (de 80 à 95 %) qui apparaissent entre les 4 localités de Curvuletum du Valsorey. Les dissemblances de leurs Coef. de communauté, ainsi que la valeur extraordinairement basse du C. gén. concernant ces 4 individus d'association (C. g. 65 %) sont la preuve que les localités envisagées par H. Guyot diffèrent quant à leur édaphisme et qu'elles ne sont pas occupées par un Curvuletum typicum, mais qu'elles contiennent nombre d'éléments appartenant à d'autres associations; ceci confirme ce que nous disions ailleurs: « L'association pure est un mythe. »

II

L'association du Sesleria cœrulea dans laquelle domine surtout le Carex sempervirens, Seslerieto-Semperviretum de Braun, loc. cit. Tabl. VIII, p. 237, nous permet les constatations suivantes:

Les 13 individus de cette association recensés par Braun occupent ensemble une surface approximative de 2000 à 2200 m² et sont répartis, comme ceux du *Curvuletum* envisagé ci-dessus, entre l'Ofen et le Tyrol méridional, de 2300 à 2600 m. d'altitude. Ils mesurent chacun 50, 100, 200 ou 300 m².

Les 135 espèces de cette association appartiennent à 89 genres, ce qui correspond à un C. gén. de 66 % pour l'ensemble des 13 localités. Parmi ces 135 espèces, on compte:

- 8 Carex dont jusqu'à 4 sur 1 localité.
- 6 Gentiana » 3 »
- 6 Hieracia » 4 » »

En outre, 7 genres ont chacun 3 espèces, 15 en ont 2: le genre Saxifraga, pourtant si spécifiquement alpin, n'y est représenté par contre que par une seule espèce!

Le tableau suivant concerne 8 des 13 localités de cette association; les nos 2 à 8 du tableau appartiennent au territoire de l'Ofen, les nos 12 et 13 au Tyrol méridional dolomitique.

Localités	2)	4	5	6	7	8	12	13
Surface en m ²	ca. 5	0	100	200	200	200	100	100	300
Substratum	Nor-Rä	<i>t</i> ! !	Dolom.	$R\ddot{a}t$.	Dol.	Dol.	Nor-Rät.	Dol.	Dol.
Nombre d'espèces	4	1	45	53	5 3	4 3	52	45	48
Nombre des genre	s = 3	8	39	45	46	38	45	41	42
Coef. génér.	86	30/0	86,5	85	86,5	88	86.5	91	87,5

La constance de ces C. gén. est remarquable et montre que nous avons à faire à un type d'association homogène dont les individus occupent des stations comparables quant à la diversité de leurs conditions écologiques. Les faibles différences observées s'expliquent par l'influence dominante des deux mêmes facteurs relevés à propos du Curvuletum, à savoir l'étendue et la nature du substratum. Toutes autres conditions étant égales, le rhétien ainsi que le norien-rhétien facilement délitables, favorisent la diversité écologique et abaissent le C. gén.; dans la localité nº 1, ce facteur arrive même à compenser dans une certaine mesure l'influence de l'étendue; en effet, à égalité de surface, le C. gén. sur rhétien est inférieur à celui qu'on observe sur calcaire dolomitique; par contre, vis-à-vis d'un substratum semblable, cal. dolom. par exemple, c'est l'étendue qui détermine la différence des C. gén. (91 % pour la surface de 100 m² contre 87,5 % pour celle de 300 m² dans les loc. 12 et 13 du Tyrol méridional.

Comme nous l'avons remarqué pour le *Curvuletum*, ni l'égalité des C. gén. ni les différences qu'ils présentent ne dépendent du degré de communauté florale existant entre les diverses localités du *Seslerietum* envisagé.

Entre les localités 2 et 4 (C. gén. 86 et 85%), on note 23 esp. com. sur 61 esp. distinctes. Coeff. de comm. = 35%. Entre les localités 5 et 6 (C. gén. 85 et 86,5%), on note

38 esp. com. sur 61 esp. distinctes. Coeff. de comm. = 56 %. Entre les localités 6 et 8 (C. gén. 86 et 86,5 %), on note

- 34 esp. com. sur 71 esp. distinctes. Coeff. de comm. = 48 %. Entre les localités 8 et 12 (C. gén. 86,5 et 91 %), on note
- 23 esp. com. sur 74 esp. distinctes. Coeff. de comm. = 31 %. Entre les localités 4 et 12 (C. gén. 86,5 et 87,5 %), on note
- 19 esp. com. sur 71 esp. distinctes. Coeff. de comm. = 27 %.

¹ Norien-rhétien.

Chose curieuse, les localités 8 et 12, dont les C. gén. présentent le plus d'écart (86,5 et 91 %) ont un C. de com. plus élevé (31 %) que celui des localités 4 et 12 (27 %) dont les C. gén. sont très voisins (86,5 et 87,5 %). Ce fait confirme une fois de plus que, dans une association donnée, les variations du C. gén. sont davantage en rapport avec la diversité des conditions écologiques qu'avec la composition florale.

III

L'association de l'Elyna myosuroïdes, Elynetum (Braun., loc. cit. Tabl. X, p. 250) va nous permettre d'utiles comparaisons avec les deux associations précédentes.

La surface recensée comprend une vingtaine de localités, dont 15 envisagées dans le tableau X; elles sont distribuées entre le Parc national de la Basse-Engadine, les Alpes grisonnes moyennes, la Bernina et le Tyrol méridional, et couvrent approximativement 1000 m², surface comparable à celle de l'association précédente. Le nombre des espèces notées par Braun s'élève à 114 ¹, appartenant à 67 genres, ce qui correspond à un Coef. gén. de 59 %.

Les genres dominants sont:

Carex avec 9 espèces dont jusqu'à 5 sur une seule des 4 localités envisagées.

Gentiana avec 7 espèces dont jusqu'à 5 sur une seule des 4 localités envisagées.

Saxifraga avec 6 espèces, mais dont aucune n'apparaît dans les 4 localités envisagées.

La distribution des espèces dans 4 des 15 localités du tableau nous donne les indications suivantes:

Localités	6	7	11	12
Surface	$4\times20~\mathrm{m}^2$	$4\times20~\mathrm{m}^2$	$4 \times 50 \text{ m}$	2 4×50 m ²
Substratum	Serpentine	e Calcaire	Rhétien	Rhétien
pH.	6,0	6,0	5,6	$5,\!5$
Nombre des espèces	38	33	46	45
Nombre des genres	29	25	33	33
Coeff. générique	$760/_{0}$	76%	72%	73%

¹ 5 d'entre elles sont notées à la Bernina (localité 13).

² Toutes 4 appartiennent aux « Mittelbünden » seulement.

Ici encore, l'influence des deux facteurs, substratum et étendue, apparaît nettement; dans les localités 11 et 12, ils se combinent même pour abaisser à 72 et 73 % le C. gén. par rapport aux deux autres localités 6 et 7, moins étendues et situées sur calcaire et sur serpentine, où le C. gén. s'élève à 76 %. Mais ces différences, comme les analogies observées dans les C. gén. sont indépendantes de la communauté florale.

Entre les localités 6 et 7 (C. g. 76 et 76 %), on note 19 esp. com. sur 52 dist. C. com. = 36.5 %.

Entre les localités 11 et 12 (C. g. 72 et 73 %), on note 35 esp. com. sur 56 dist. C. com. = 62.5 %.

Entre les localités 7 et 11 (C. g. 76 et 72 %), on note 23 esp. com. sur 56 dist. C. com. = 41 %.

La surface 4×20 m² des localités 6 et 7 paraît à peine suffisante pour accueillir l'ensemble des espèces les plus fréquentes de cette association.

IV

Pour compléter notre comparaison, nous envisagerons encore deux des associations étudiées par Braun-Blanquet, le Caricetum firmæ et l'association du Festuca violacea. Dans le Caricetum firmæ, qui se rencontre entre l'Ofen et les Dolomites du Tyrol méridional, Braun distingue 5 faciès distincts et recense 21 localités différentes 1, dont plusieurs, il est vrai, n'ont que 10 à 20 m² (2 ne mesurent même que 3 et 4 m²) et 7 d'entre elles chacune 100 m² environ, de sorte que la surface totale qu'elles représentent ne dépasse pas 1000 m². Le nombre des espèces relevées sur ces 21 localités est de 76, appartenant à 58 genres, ce qui correspond à un C. gén. de 76,3 %. Les genres dominants sont Carex avec 5 espèces, et Gentiana avec 6 espèces.

La comparaison des localités 3, 6, 10, 14 et 17 du tableau VII de Braun nous fournit les indications suivantes:

¹ Les localités 3, 6, 10 et 14 se trouvent dans le territoire de l'Ofen, la localité 17 dans le Tyrol méridional.

Localités		3	6	10	14	. 17
Faciès		ous-associ rex mucr	at. Dryas	Firmetum typicum	Mousses	Firmetun typicum
	uu Ca	Ofen	Offen	Òfen	Ofen	Tyrol
Surface		20 m^2	100 m ²	20 m^2	$100 \mathrm{\ m^2}$	100 m ²
Substratum	I	Oolomite	Calc, coqui	ller Rhétien	Dolomite	Dolomite
Nombre des	espèces	14	25	21	2 6	33
Nombre des	genres	13	21	19	2 3	19
Coef. gén.		$930/_{0}$	84%	$90,5$ 0 $^{\prime}_{0}$	84,5%	$880/_{0}$

Pour comprendre les différences observées dans les C. gén. (84 à 93 %), rappelons les caractères du Firmetun tels que les résume J. Braun 1. « Caricetum firmæ ist eine rein edaphisch und localklimatisch bedingte Dauergesellschaft. Es hält sich ausschliesslich an humusarme, steinige Verwitterungsböden kalkreicher Gesteine und gedeiht am besten auf kompakten Kalk und Dolomit, Schutt und plattig abwitternden Fels... Der Rasenschluss ist ofen und deckt öfters ½/3 bis ¾ des Rohbodens ². Et plus loin, à propos de la sous-association du Carex mucronata: « Es wird ausschliesslich Begleiter des Firmetum typicum die anspruchlosesten, trocken härtesten Arten die sich dieser sub-association beimischen. »

Parmi les facteurs auxquels nous pouvons attribuer les différences notées ci-dessus dans les C. gén., nous indiquerons ici, en première ligne, l'étendue, puis le substratum; enfin, en troisième lieu, le caractère spécial de la sous-association du Carex mucronata, dont les constituants s'accommodent de conditions de vie plus rudes ou du moins les supportant mieux que la plupart des compagnes du Carex firma. Dans la localité 3, ces trois facteurs concourent à élever le C. gén., qui atteint 93 %; sur substratum semblable (Dolomite), le faciès Firmetum typicum loc. 17 a un C. gén. moins élevé (88 %) grâce à la surface plus grande envisagée (100 m²). Le facteur étendue joue ici un rôle d'autant plus grand que la végétation du Firmetum ne couvre que 2/3 à 3/4 seulement de la surface du sol; c'est pourquoi sans doute, malgré qu'elle soit sur rhétien, substratum généralement plus fertile que la dolomite, la localité 10, avec 20 m² seulement, fournit un C. gén. de 90 1/2 0/0.

Dans les localités 6 et 10, le développement du Drvas et

¹ Loc. cit. p. 229.

² C'est moi qui souligne.

celui des mousses permettant une couvertuge végétale plus complète du sol en augmente par cela même la surface utile pour d'autres plantes, ce qui, grâce à la surface envisagée (100 m²), explique le C. gén. de 84 %.

Ici encore, les Coef. de comm. n'ont aucun parallélisme avec les diverses valeurs du C. gén.

Entre	les	localités	3	et	6,	C.	$d\mathbf{e}$	com.	38 %
	»	»	6	et	10		Σ	>	44 %
	>>	>> -	6	et	14		X	•	64,5 %
	>>	»	3	et	17		X	12	17,5 %

Rien ne saurait mieux illustrer la différence de composition florale des 5 faciès du Caricetum firmæ.

V

Voyons enfin, pour terminer, l'association du Festuca violacea-Trifolium Thalii. Braun, loc. cit. tabl. IX, page 244.

Cette association, envisagée dans 7 localités de 10 à 100 m² de surface, couvrant ensemble environ 4 à 500 m², presque toutes dans le Parc national, entre 2330 et 2650 m., comprend 106 espèces appartenant à 79 genres, ce qui correspond à un C. gén. de 74 ½ %. Les genres dominants sont: Gentiana avec 5 esp.; Veronica avec 4 esp.; Alchemilla avec 4 esp.; notons en outre 3 Trifolium, 3 Festuca, mais seulement 2 Carex et un seul Hieracium.

Les deux localités Nos 3 et 4 de 100 m² chacune environ, la première sur rhétien, la seconde sur dolomite, nous donnent les chiffres suivants:

Avec Festuca violacea, nous avons à faire à une association dense, assez indépendante du substratum. « Sie gedeiht sowohl auf kalkarmen Silikatboden als auf kompaktem Kalk und Dolomit... Hier tummeln sich Gemsen und Steinböcke und viel köpfige Murmeltierfamilien graben im tiefgründigen, lockeren Boden ihre Baue... Der üppige Festuca violacea-Rasen liefert eine vorzügliche leguminosereiche Wildweide ¹.

¹ Braun-Blanquet und Jenny, loc. cit. p. 244.

Dans ces conditions, la nature géologique du substratum joue un rôle tout à fait secondaire, c'est pourquoi, ici, le rhétien n'influe en rien sur le C. gén., pas plus que la dolomite, les deux valeurs très rapprochées que nous obtenons (88 et 89 %) s'expliquent par l'égalité approximative des surfaces recensées (env. 100 m²).

Le C. de communauté des deux localités 3 et 4 s'élève à 40 %. Les 6 localités du tableau IX comprennent 11 espèces communes, chiffre supérieur à celui qu'on observe dans les autres associations de ce territoire envisagées ici.

II

Communauté florale des 5 associations comparées.

Nous envisagerons la communauté florale: a) entre deux associations distinctes; b) entre deux localités (ou individus) d'associations différentes; c) entre deux localités appartenant à la même association.

a) La comparaison entre les 98 espèces du Curvuletum (tabl. XIII) et les 76 du Firmetum (tabl. VII) nous montre que 23 espèces sur 151 sont communes aux deux associations, ce qui correspond à un Coef. de communauté de 15 % environ. Le C. de com. entre Elynetum 114 esp. (tabl. X) et Seslerietum 135 esp. (tabl. VIII) = 30 %.

Elynetum 114 esp. et l'assoc. du Festuca violacea 106 (tableau IX) = 29 %.

Curvuletum 98 esp. et l'assoc. du Festuca violacea 106 (tabl. IX) = 30 %.

- b) Entre la localité N° 3 de l'assoc. du *Festuca violacea*, comptant 47 espèces, et la loc. N° 5 du *Seslerietum* (tabl. VIII) avec 46 esp. = 33 %.
- c) Entre localités d'une même association, le C. de com. varie:

1. Pour le Seslerietum:

Entre	les	localités	2	et	4,	le	C. de	com.= ca	35 %
	Σ,	>>	5	$\mathbf{e}\mathbf{t}$	6		»	»	56 %
	»	>>	6	et	8		»	»	18 %
	»	»	8	et	12		»	»	31 %
	>>	»	4	et	12		»	» >	27 %
							. M (oyenne ca	40 %

2. Pour le Curvuletum:

```
Entre les localités 1 et 2, le C. de com. = ca 49 %
                  1 et 22
                                 >>
                  4 et 23
                                               47 %
                  5 et 6
                                               59 %
                                  Moyenne ca 48 %
```

3. Pour le Firmetum:

```
Entre les localités 3 et 6, le C. de com. = ca 38 %
                   6 et 10
                                  >>
                                                    0/0
                                                64,5 %
                   6 et 14
                   3 et 17
                                                     0/0
                                   Moyenne ca 41
```

4. Pour l'Elynetum:

5. Pour l'assoc. du Festuca violacea:

Entre les localités 3 et 4, le C. de com. = ca 40 %

Comme on le voit, le C. com. est relativement constant (29 à 30 %) entre 4 des 5 associations que nous comparons; il varie au contraire dans de larges limites entre les localités d'une même association; dans le Firmetum par exemple, il oscille entre 17 et 64 %, ce qui est en rapport avec les faciès variés de cette collectivité.

Le chiffre de 15 % obtenu pour Curvuletum-Firmetum montre mieux que toute description le peu de ressemblance de ces deux associations quant à leur composition florale.

A partir d'une surface minimum, 50 ou 100 m² suivant l'association envisagée, les variations du C. de com. paraissent dans une large mesure indépendantes à la fois de l'étendue et de la richesse florale, mais sont par contre en rapport direct avec les caractères stationnels ou écologiques généraux: altitude, exposition, déclivité, degré d'humidité, etc.

Plus l'étendue des territoires comparés augmente, moins varie dans une région géo-botanique donnée les C. de com.

Le Coef. générique varie, par contre, à la fois avec l'éten-

due et dans une certaine mesure avec la richesse florale, mais dépend avant tout de la diversité écologique locale, dont il est l'expression la plus concrète. Il donne en quelque sorte la mesure des possibilités écologiques de la station et traduit bien mieux que le C. de com. l'influence des facteurs extrêmes uniformisants: froid, sécheresse, salinité, engrais par exemple. Il varie en outre en fonction inverse de l'exubérance, c'est-à-dire de la taille des membres de l'association.

III

Envisageons encore l'influence des genres polytypes, c'està-dire représentés par plusieurs espèces, sur le C. gén. et le C. de com. de nos associations, ainsi que le nombre des espèces les plus communes dans chacune d'elles.

1. Le Curvuletum n'a que deux genres spécialement intéressants par le nombre de leurs représentants dans l'association considérée. Ce sont: Gentiana avec 6 espèces et Carex avec 4 espèces: 6 espèces seulement apparaissent sur 8 des 25 localités du tableau XIII que nous avons spécialement envisagées, tandis que 32, soit 1/3 du total (98 espèces) ne s'y rencontrent pas du tout.

Des 6 espèces communes aux 8 localités, 2, soit Homogyne alpina et Polygonum viviparum, se trouvent dans les 5 associations: Avena versicolor et Leontodon pyrenaïcum dans 4 des 5 associations; Carex curvula et Phyteuma hemisphæricum dans 2 des 5. Ces 6 espèces, malgré l'ubiquisme relatif de 4 d'entre elles, si elles ne sont pas des « Charakterarten » au sens de Braun, sont en tout cas les seules à peu près « constantes » dans le Curvuletum de la région considérée (Grisons-Tyrol).

- 2. A cet égard, l'association du Festuca violacea se comporte bien différemment; on y trouve 11 espèces communes à 6 des localités envisagées; quant aux genres polytypes, un seul, le genre Gentiana y est représenté par 5 espèces; deux autres, Alchemilla et Veronica chacun par 4; deux autres, Trifolium et Festuca, chacun par 3 espèces; Carex n'y a que 2 représentants et Hieracium qu'un seul.
- 3. Le Seslerietum avec ses 135 espèces n'a, comme le Curvuletum, que 6 espèces communes aux 8 localités que nous comparons, et 34 n'apparaissant que sur une seule de ces 8 localités. Ces 6 espèces sont Carex sempervirens et Sesleria

cærulea, qui se trouvent dans 4 des 5 associations; Anthyllis vulneraria et Pedicularis verticilata, dans 3 des 5, et Thymus serpyllum dans 2 des 5 associations.

Sur 8 des 13 localités du tabl. VIII, on compte:

- & Carex, dont jusqu'à 4 sur une seule localité.
- 6 Gentiana 3
- 6 Hieracia 4

7 genres y sont représentés par 3 espèces et 15 par 2 espèces. On n'y trouve qu'un seul Saxifraga.

Tandis que la richesse spécifique des genres sus-nommés tend à abaisser le Coef. gén., le caractère envahissant des trois dominantes qui occupent une bonne partie du terrain, Carex sempervirens. Sesleria cœrula et Anthyllis vulneraria, concourt au contraire à en relever la valeur en déterminant une certaine uniformisation écologique (facteur biotique). L'uniformité relative des divers individus de cette association se traduit par la constance relative de leur Coef, générique (85 à 88 % dans 7 des localités envisagées).

- 4. Dans le Firmetum, sur 76 espèces, 6 se rencontrent dans 5 des 20 localités recensées. Comme dans le Curvuletum, deux genres polytypes dominent: ce sont Carex et Gentiana, le premier avec 5, le second avec 6 espèces.
- 5. Dans l'Elynetum, association composite, 10 espèces sur 114 se rencontrent sur 10 à 12 des localités recensées dans le territoire du Parc national et des « Mittelbünden ».

Un fait encore illustre bien la différence écologique du Curvuletum et du Caricetum, c'est que, sur 8 espèces de Carex, une seule, Carex ericetorum est commune aux deux associations, et 2 Gentiana sur 10.

Tandis qu'on trouve 3 Primula dans le Curvuletum, aucune ne se rencontre dans le Caricetum; d'autre part, les 3 Saxifrage du Curvuletum sont différents des 3 du Caricetum.

D'autre part, sur 13 espèces de Carex apparaissant dans l'Elynetum et le Seslerietum, il n'y en a que 4 communes aux deux associations, et 3 Gentiana sur 10.

Sur 8 localités, on ne trouve aucun Hieracium; sur 4 localités aucun Phyteuma, et sur 6 localités un seul Saxifraga.

Le comportement des genres polytypes paraît particulièrement propre à fournir une caractéristique des associations que nous comparons.

56-221

IV

Degré de fréquence. — La grande diversité de composition florale d'où résultent les valeurs relativement faibles du Coef. de com., ainsi que le petit nombre des espèces apparaissant dans toutes les localités d'une association, se traduisent par des courbes de fréquence locale. Ces courbes expriment ce fait caractéristique pour la zone alpine, ainsi que je l'ai établi (1902, 1908) ¹, à savoir que dans chaque association les espèces communes, c'est-à-dire apparaissant sur plus des trois quarts des localités recensées, sont peu nombreuses, tandis que les espèces rares, notées sur 1 à 2 localités seulement, sont les plus nombreuses.

Pour le *Curvuletum*, la répartition par degré de fréquence des espèces relevées sur 8 localités correspond aux valeurs suivantes:

Espèces rares (r), notées sur 1 ou 2 localités = 27.

Espèces assez ou peu communes (ac), notées sur 3 ou 1 localités = 12.

Espèces communes (c), notées sur 5 ou 6 localités = 11. Espèces très communes (cc), notées sur 7 ou 8 localités = 9.

Pour le Seslerietum, les valeurs correspondantes sont: r. 71, ac. 49, c. 32, cc. 28, donnant une courbe semblable à celle concernant le Curvuletum.

Ces chiffres font ressortir la grande variabilité de composition florale des divers individus d'association envisagés. Elle nous montre que les éléments fixes ou relativement constants d'une association sont fort peu nombreux en regard de ses éléments variables.

Ils nous permettent d'évaluer d'une façon précise les ressemblances ou les dissemblances que présentent à cet égard les divers groupements végétaux.

¹ Voir à ce propos A. Frey. Les graphiques dans la Phytosociologie. — Les courbes de Jaccard. — Revue générale de Botanique, Paris 1927, tome 39, p. 533 H. Kylin. Begriffsbildung und Statistik in der Pflanzensociologie. Botaniska. Notiser-Lund 1926.

V

Comparaison des Coefficients génériques.

Revenons maintenant, pour les comparer, sur les Coef. génériques des 5 associations que nous envisageons; ce sont:

- 1. Pour le Curvuletum, surface recensée ca 2000 m², 661/20/0.
- 2. Pour le Seslerietum, surf. rec. ca 2000 à 2200 m², 66%.
- 3. Pour l'Elynetum, surface recensée ca 2000 m², 59%.
- 4. Pour l'assoc. du Festuca violacea, surface recensée ca 4 à 500 m^2 , 74%.
- 5. Pour l'assoc. du *Carex firma*, surface recensée ca 900 à 1000 m^2 , 76%.

Nous avons relevé déjà les caractères stationnels et œcologiques les plus marquants des associations 4 et 5, notons encore ceux qui concernent les trois premières.

- 1. Curvuletum. Nous ne mentionnons ici que deux des caractères les plus saillants de cette association la plus généralement représentée dans l'étage alpin supérieur à travers toute la chaîne des Alpes et cela quel que soit le substratum géologique affleurant au voisinage des arêtes: « Das Curvuletum ist ein vorzüglicher Humusproduzent » mit ausgesprochener Azidität ». Dans le Curvuletum typicum du Parc national, le pH. ne varie qu'entre de faibles limites de 5,4 à 4,2; il est le plus souvent inférieur à 5.
- 2. « Das Seslerieto-Semperviretum ist die wärmebedürftigste Gesellschaft unserer Kalkgebirge, es enthält die thermophilsten Arten der alpinen Stufe... Die Sesleria-Halden liegen durchwegs in Süd-Ost oder West-Exposition, an Hängen von 25°-35° Neigung: sie erhalten infolgedessen intensive Sonnenbestrahlung und trockenen bei der Schneeschmelze und nach dem Regen rasch aus 1 ».
- 3. « Elyna zeichnet sich durch ihre Unempfindlichkeit gegenüber Schwankungen in der H.-jonenkonzentration des Bodens...» Sie findet sich sowohl auf basichen, als auf neutralen und stark sauren Böden 1 ».

Ceci explique qu'on observe de fréquents passages de l'Ely-

¹ Braun und Jenny loc, cit.

netum tantôt au Curvuletum, tantôt au Firmctum, suivant l'acidité du terrain.

Il en résulte incontestablement pour cette association un plus grand nombre de « possibilités œcologiques » que pour des associations adaptées à des conditions édaphiques plus étroitement délimitées, et ceci se traduit nettement dans le Coef. génér. de 59 %, le plus bas, à surface égale, que nous obtenions pour les 5 associations comparées.

On peut s'étonner qu'à surface sensiblement égale le Seslerietum avec ses 135 espèces, et ses conditions stationnelles plus favorables, semble-t-il, que celles du Curvuletum, ait le même coef. gén. (66 %) que cette dernière association avec ses 98 espèces. Cette contradiction n'est qu'apparente; en se reportant aux tableaux de Braun, on s'aperçoit que les 25 localités envisagées dans son Curvuletum appartiennent à 6 faciès et se trouvent sur 12 substrates géologiques différentes, tandis que le Seslerietum du tableau IX ne comporte qu'un seul faciès sur deux sous-sols géologiques distincts seulement, le norien-rhétien et la dolomite, tous deux très calcaires.

Si l'on considère d'ailleurs, non plus l'ensemble des localités, mais chacune d'elles isolément, on s'aperçoit que le Coef. gén. pour les diverses localités du *Curvuletum* s'élève à 90 % en moyenne, oscillant entre 86 et 93 %, tandis que pour le *Seslerietum* le G. gén. est sensiblement plus bas, en moyenne 86 à 87 %, avec des extrêmes oscillant entre 85 et 88 %, et n'atteint qu'exceptionnellement 91 %.

Prises individuellement, les diverses localités ou individus d'associations du Curvuletum et du Seslerietum occupant une surface restreinte, 100 m² par exemple, présentent donc bien, quant à leur C. gén., des valeurs correspondant à la diversité écologique de ces deux types d'association telle qu'on peut la déduire des caractères stationnels que nous indiquions tout à l'heure.

La même chose se confirme pour l'Elynetun: le coef. gén. des individus d'association pris isolément varie de 72 à 76 %; il est donc notablement moins élevé que dans le Seslerietum ou le Curvuletum, ce qui est absolument conforme au degré de diversité écologique respectif de ces trois types d'association.

Les deux localités de 100 m² de l'association Festuca violacea-Trifolium Thalii que nous avons envisagées, ont un C. g. de 88 et 89 %; ces valeurs sont comprises ,ainsi qu'on pouvait s'y attendre, entre celles du Curvuletum et du Seslerietum, tout en indiquant une moins grande différence stationnelle par rapport à la seconde qu'à la première de ces deux associations.

Quant aux localités du Caricetum firmæ, leurs Coef. gén. présentent des variations analogues à celles du Curvuletum, et cela pour les mêmes raisons; en effet, les relevés du tableau VII de Braun se rapportent à 4 ou 5 faciès différents, ce qui explique, en partie du moins 1, les écarts de 84 à 93. Les valeurs de 84 à 88 % paraissent le mieux correspondre aux conditions stationnelles du Firmetum typicum.

En résumé, tandis qu'il est très difficile d'établir les diverses associations de l'étage alpin supérieur des Coef. gén. dont les valeurs soient suffisamment comparables et cela, parce que ces diverses associations ont dans chaque portion du territoire alpin un développement respectif différent rendant l'exploration de surfaces identiques très difficile, il est par contre presque toujours possible de recenser sur un territoire relativement restreint une surface standard, 100 m² par exemple, intéressant le faciès le plus typique des diverses associations végétales qui y sont représentées. Dans ces conditions, nous obtenons pour chaque individu-standard de ces associations des Coef. gén. comparables, exprimant réellement le degré de diversité écologique des stations occupées par les susdites associations. Pour celles que nous envisageons dans le territoire de l'Ofen, nous obtenons les valeurs approximatives suivantes du C. gén. correspondant à 100 m² de surface: Curvuletum typicum 90-92 %; Festuca violacea-Trif. Thalii env. 88 % 2; Caricetum firmæ 87 %; Seslerietum 86 %; Elynetum 75 %.

¹ Nous avons vu p. 449 que la surface inégale des diverses localités explique aussi en partie ces écarts.

² 88% correspond à 100 m².

CONCLUSIONS

Les données qui précèdent font ressortir la grande variabilité des associations végétales, même de celles qui paraissent les plus constantes; elles nous montrent combien sont peu nombreuses les espèces accompagnant régulièrement la ou les dominantes, c'est-à-dire celles qui donnent à chaque association sa physionomie caractéristique; ainsi s'explique ce fait assez surprenant au premier abord, à savoir que les éléments fixes de chaque association sont fort peu nombreux en regard de ses éléments variables, lesquels forment jusqu'aux 95 à 97 % des associés.

La détermination des caractères démographiques propres aux diverses associations, sous-associations et faciès (Coefficients génériques, Coefficients de communauté, courbes de fréquence locales ou générales) complète utilement les données essentiellement descriptives de l'éthnologie.

En exprimant par des chiffres, par des rapports précis ou par des courbes, les ressemblances ou les dissemblances de composition et de distribution florales des diverses associations, ils permettent des comparaisons suggestives et faciles à évaluer. Nous avons montré déjà l'importance qu'ils présentent pour l'étude des successions 1.

En résumé, je crois avoir établi que les caractères démographiques fournis par la statistique et basés sur la chorologie sélective ont une réelle valeur phytosociologique.

* * *

Le recours à la statistique provoque fréquemment, il est vrai, la méfiance, voir les sarcasmes de certains néophytosociologues, qui invoquent volontiers cet aphorisme plaisant: « La statistique est la forme scientifique du mensonge ». Et pourtant, la physique moderne n'est-elle pas essentiellement une science statistique? C'est dire qu'il y a statistique et statistique; il y a celle que des polémistes, politiciens ou économistes, utilisent pour les besoins de leur cause et qui devient aisément tendancieuse. Il y a celle sur laquelle s'appuie

¹ Chorologie sélective, loc. cit. p. 97 et 98.

la science désintéressée dont le moins qu'on puisse en dire, c'est qu'elle est « l'art de préciser ce que nous ignorons » et cela, c'est déjà quelque chose; pour un naturaliste, c'est même beaucoup, car c'est en précisant ce qu'il ignore qu'un savant pose des problèmes nouveaux dont il avance ainsi la solution.

Sans partager les exagérations des « upsaliens », nous trouvons injustifié l'anathème que leurs contradicteurs jettent « in globo » aux méthodes statistiques. D'ailleurs, les listes floristiques et les tableaux de répartition ne sont-ils pas de la statistique? Comme je viens de le montrer, ils constituent simplement une statistique incomplète dont on augmente l'utilité et dont on double la signification en en traduisant les données par des rapports numériques et par des courbes, ce qui facilite à la fois leur interprétation et leur comparaison.

Pour tirer profit de la méthode statistique, il faut l'envisager non comme un but, mais comme un moyen et savoir, sans fanatisme, en faire un emploi judicieux. Les déductions tirées de la statistique n'ont d'ailleurs de valeur qu'appuyées sur des relevés floristiques exacts et complets. Ainsi comprise, elle peut rendre de grands services à la géographie botanique, sans amoindrir l'utilité du « flair phytosociologique », lequel n'est l'apanage que d'un petit nombre d'élus.

> Zurich. Institut de Physiologie végétale de l'Ecole polytechnique fédérale. Juin 1927.