

Zeitschrift: Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Herausgeber: Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Band: 61 (1940-1941)
Heft: 252

Artikel: Coefficient générique réel et coefficient générique probable
Autor: Jaccard, Paul
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-272981>

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: 22.02.2026

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

Coefficient générique réel et Coefficient générique probable

PAR

Paul JACCARD

(Séance du 20 mars 1940.)

Sommaire. — Introduction. — Influence du nombre des espèces sur la valeur du coeff. gén. — Influence réciproque des plantes entre elles. — Valeur moyenne et valeurs extrêmes des facteurs écologiques. — Liaisons écologiques et représentation proportionnelle des genres. — Cas particuliers d'influences stationnelles sur le coeff. gén. — Sélection éliminatoire et coefficient de communauté. — Richesse florale et composition florale. — Délimitation des genres. — Unité plasmatische et diversité spécifique. — Concordance des coeff. gén. des grandes divisions florales. — Considérations finales et conclusions.

En 1929, mon collègue et ami, Arthur Maillefer, publiait une critique serrée de mes lois de distribution florale parues en 1902, critique visant spécialement le coefficient générique auquel il déniait toute valeur comme indice de l'influence des conditions écologiques sur la composition florale, en particulier sur le rapport numérique entre genres et espèces réunies en associations naturelles; p. 137 de son mémoire: *Le coefficient générique de P. Jaccard et sa signification*¹, cet auteur s'exprime en effet comme suit: « Il ne reste donc rien de la valeur du coeff. gén. comme moyen de mesurer (je disais moi-même: de déceler) la diversité des conditions écologiques, si on le considère indépendamment de ce qu'il est en réalité, une fonction du nombre des espèces. »

A côté de cette condamnation formelle, on m'excusera de relever cet autre jugement du même auteur plus encourageant pour moi: p. 115 du mémoire cité plus haut, nous lisons: « Je dois dire que ce n'est que sur le point spécial de la valeur du coeff. gén. que je suis en désaccord avec P. Jaccard, dont j'estime beaucoup les travaux, car c'est lui

¹ Mémoire de la Soc. vaud. Sc. nat., N° 19, 1929.

qui le premier en 1902 déjà a cherché à formuler les lois quantitatives de la phytogéographie et de la phytosociologie et j'ai l'impression que la voie qu'il a choisie est la bonne et que l'on viendra de plus en plus à appliquer ses méthodes. » En fait, c'est sur ma proposition que la Commission de Phytogéographie du Congrès international de botanique de Bruxelles en 1910, consacra le terme et l'objet de la *Phytosociologie* dont certains confrères, pour ne pas paraître avoir été devancés, ont prétendu qu'il était déjà en germe dans les œuvres d'Aristote.

Ceci dit, abordons la question objectivement et indépendamment de tout amour-propre d'auteur en reconnaissant l'utilité des critiques qui m'ont été adressées. D'après A. Maillefer, le coeff. gén. dépend du nombre des espèces envisagées et non pas de la diversité des conditions écologiques en elles-mêmes. Par tirage au sort des espèces d'une flore régionale, celle de la Suisse par exemple, on obtient, dit-il, un coeff. gén. très voisin de celui qui correspond à un même nombre d'espèces groupées en associations naturelles. Les diverses valeurs du coeff. gén. obtenues de cette manière peuvent s'exprimer par une courbe mathématique soit par une hyperbole équilatère, de sorte que, grossièrement, le coeff. gén. probable ainsi calculé correspond à peu près au coeff. gén. réel observé dans la nature.

Cette concordance est cependant loin d'être complète. Comme on le voit d'après le tableau VI de Maillefer (*loc. cit.*, p. 130) qui indique les coeff. gén. probables en fonction du nombre des espèces pour la flore suisse, l'amplitude des écarts possibles, soit le double de l'erreur moyenne, peut atteindre 9 à 10 unités (2×4 à 5).

Dans le tableau VIII (p. 139) concernant les coeff. gén. de la flore de quelques îles, les écarts sont encore beaucoup plus considérables et la valeur de *delta* (δ) soit l'écart entre le coeff. gén. observé et le coeff. gén. probable obtenu par le calcul des probabilités d'après le nombre des espèces, varie de 15 à 30 unités. Enfin, P. Francey¹ dans son étude

¹ *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.*, vol. 61, 1940. «La valeur écologique du Coefficient générique de P. Jaccard». Dans ce travail, l'auteur relève que le professeur Polya en appliquant le calcul des probabilités, arrive aux mêmes conclusions que A. Maillefer concernant le coeff. gén. Dans un entretien récent, M. Polya ne s'est pas montré aussi catégorique et se défend de tirer des conclusions trop absolues à ce sujet.

D'autres mathématiciens, versés dans les sciences biologiques, estiment également que la prudence s'impose dans l'application du calcul des probabilités dans un domaine où nombre de variables et d'inconnues ne peuvent être envisagées dans les données du problème.

sur la flore du massif des Rochers de Naye, signale les écarts tout aussi significatifs.

N'étant pas mathématicien, il m'est difficile de suivre mon contradicteur sur son terrain. Néanmoins, impressionné mais non convaincu par ses déductions, j'ai cherché à voir, en comparant les flores de deux territoires présentant, quant à leur diversité écologique, une grande analogie, à savoir, la Suisse¹ et l'Auvergne² avec le massif central, dans quelle mesure le coeff. gén. est fonction du nombre des espèces.

Influence du nombre des espèces sur la valeur du coeff. gén.

Afin d'éliminer dans ma comparaison l'influence du nombre des espèces, j'ai calculé le coeff. gén. pour les 1210 Dialypétales + Gamopétales d'Auvergne, appartenant à 430 genres, et pour les 1121 Dialypétales + Gamopétales suisses, réparties dans 304 genres. Dans le premier cas, le coeff. gén. est de 35,7 %, dans le second de 27,1 %, présentant ainsi 8,6 unités de différence. Lorsque la comparaison porte, non plus sur les Dicotylédones, mais sur les Monocotylédones de ces deux territoires, les coeff. gén. diffèrent *d'une unité* seulement. En effet, les Monocotylédones suisses, soit 529 espèces, dont 85 Carex appartenant à 148 genres, ont un coeff. gén. de 28% tandis que les 343 Monocotylédones d'Auvergne, dont 50 Carex, réparties en 100 genres ont un coeff. gén. de 29%. D'après le tableau VI déjà cité de Maillefer, le coeff. gén. pour 300 à 400 espèces oscille entre 65,1 et 60,8 % et pour 400 à 600 espèces entre 61 et 54 %. La marge est donc considérable.

Relevons encore les chiffres suivants : Pour l'Auvergne 400 Dialypétales prises dans l'ordre de la flore appartiennent à 131 genres, ce qui correspond à un coeff. gén. de 32,75 %, le coeff. gén. total étant pour les 1601 espèces de cette flore 34,7 %. Pour le même nombre de Dialypétales de la flore suisse prises dans le même ordre, 400 espèces appartiennent à 119 genres ce qui donne un coeff. gén. de 24,75 %. Le coeff. gén. total pour 2460 espèces étant de 26,83 % (ou 27 % pour 2575 espèces), chiffre qui ne diffère du précédent que de 2 unités seulement.

N'avons-nous pas là la preuve que le coeff. gén. exprime autre chose qu'une simple relation numérique dépendant du nombre des espèces, soit de la richesse florale ?

¹ D'après Schinz et Keller.

² D'après Héribaud. Flore d'Auvergne, Tours et Paris 1915.

J'ai cherché aussi, comme l'a fait Maillefer, à procéder par tirage de 50 numéros sortis au hasard d'une urne dans laquelle les 529 espèces de Monocotyles de la flore suisse étaient notées ainsi que le numéro de leur genre sur de petits jetons ronds de 1,5 cm. de diamètre soigneusement mélangés. Après chaque tirage les jetons sortis étaient remis dans l'urne suivant la méthode (b) utilisée par l'auteur précité : 12 tirages successifs, chacun de 50 jetons, m'ont fourni des coeff. gén. variant de 58 à 76 % (moyenne 64 %). Dans ces divers tirages 25 genres furent représentés par plus d'une espèce ; le genre *Carex* figurant dans la flore suisse avec 85 espèces est sorti de 6 à 10 fois. Les *Carex* formant le 16 % des 529 espèces monocotylédones envisagées la proportion des espèces de ce genre varia dans les tirages successifs de 12 à 20 % avec une moyenne de 14 1/2 %, ce qui se rapproche du chiffre donné par la probabilité.

Autre remarque : p. 141 du mémoire déjà cité. A. Maillefer dit entre autres : « si les espèces restent dans l'*ordre de la flore*, le coeff. gén. (ou le quotient gén.) ne varie que peu avec le nombre des espèces envisagées, du moins tant qu'on ne considère pas de groupes de moins de 100 espèces.

Partant de cette remarque, j'ai calculé, en me basant sur la flore suisse de Schinz, Keller et Wilczek, les coeff. gén. pour des séries successives de 200 espèces prises dans l'*ordre de la flore*, soit du N° 1 au N° 2400, ou 2460 qui est le nombre total indiqué dans cet ouvrage. Le nombre des genres correspondant aux 12 tranches successives de 200 espèces chacune ainsi établies sont les suivantes :

Nombre des genres pour 200 espèces des 12 tranches sus-indiquées :

Genres	63	38	71	59	52	35	37	71	83	53	40	55
G. g.	31,5 %	19	35,5	29,5	26	17,5	18,5	35,5	41,5	26,5	20	27,5

Comme on le voit ci-dessus, les coeff. gén. correspondants varient de 17 à 41 %.

Je rappelle que le coeff. gén. pour l'ensemble de la flore suisse comprenant d'après Schinz, Keller et Wilczek 2460 espèces et 660 genres s'élève à 26,83 %. Dans mon premier mémoire de 1902 (Lois de distribution florale), j'indique, en me basant sur la Flore de Greml qui compte 2637 espèces et 697 genres, un coeff. gén. de 26,43.

D'après le tableau VI de Maillefer (*loc. cit.*, p. 130) le coeff. gén. probable pour 200 espèces devrait être approximativement 70,6 %, d'après les chiffres ci-dessus, cela n'est

réalisé que pour deux groupes, le 3^e et le 8^e avec un coeff. gén. de 71 %. Pour les 12 tranches de 200 espèces envisagées, les écarts par rapport à cette valeur de 70 à 71 % sont considérables; les coeff. gén. calculés varient en effet entre 17,5 et 41,5%.

Si l'on compare des tranches successives de 400 espèces au lieu de 200, les écarts sont tout aussi significatifs et varient entre 23,7 et 32,5 %. On pouvait s'y attendre. Mais alors, ai-je mal compris? et comment concilier avec ces chiffres la thèse de A. Maillefer d'après laquelle, « si les espèces sont liées systématiquement comme dans l'ordre de la flore, le coeff. gén. varie peu avec le nombre des espèces envisagées? »

En utilisant le tirage au sort de jetons soigneusement mélangés, j'ai déterminé, pour les grands groupes floraux, le coeff. gén. moyen obtenu par 12 tirages successifs de 50 jetons *remis chaque fois dans l'urne et soigneusement mélangés*. Pour les 529 Monocotylédones suisses, le coeff. gén. moyen ainsi obtenu est, comme nous l'avons dit 64 % (extrêmes, 58 et 76%). Pour les 530 Diapétales suisses Nos 530 à 1060, 77 % (extrêmes 68-86 %), pour les 600 Dialypétales suivantes, № 1061 à 1660, 71 % (extrêmes, 58 à 80 %). Ainsi, pour un nombre égal ou très rapproché d'espèces prises dans l'ordre de la flore on obtient, comme on le voit, des coeff. gén. présentant entre eux un écart notable: Le *nombre moyen* des genres représentés dans chaque tirage par plus d'une espèce, est, pour les Monocotyles de 8 1/2, il est de 9 pour les Dialypétales de 1061 à 1660 et de 8 1/2 également pour les Dialypétales (Apétales inclus) Nos 530-1060. Les écarts relevés ci-dessus entre les coeff. gén. moyens (64, 71 et 77%) ne s'expliquent donc pas par le nombre des genres sortis plus d'une fois dans nos tirages; ils sont d'autant plus curieux que les coeff. gén. des grandes divisions florales ne diffèrent entre eux que de *une unité*, alors même que le nombre des espèces envisagées varie de 529 à 1800! N'est-ce pas la preuve que c'est moins la *richesse florale*, soit le nombre des espèces, que la *composition florale* des associations végétales qui se traduit dans le coeff. gén. réel? Les écarts qu'il présente avec le coeff. gén. probable ne peuvent s'expliquer que par l'action des conditions écologiques. En calculant et en désignant par « delta » ces écarts, il ne saurait être question d'évaluer mathématiquement cette action, on ne fait que l'exprimer sous une autre forme, car nous sommes encore trop ignorants des relations physiologiques existant en-

tre les plantes réunies en associations et les conditions physico-chimiques d'un milieu donné, ainsi que sur les causes réelles qui déterminent leur adaptation à ce milieu.

En résumé, soit que l'on envisage des groupes systématiques étendus, différents quant au nombre de leurs espèces, soit des groupements plus restreints pris dans l'ordre de la flore mais ayant le même nombre d'espèces, soit enfin des lots tirés au hasard, *nous n'arrivons pas à constater de relation régulière entre le nombre des espèces envisagées et la valeur correspondante du coeff. gén.*

A ce propos, remarquons que dans le calcul des probabilités, seules interviennent des considérations de nombre, comme si les espèces étaient interchangeables et n'avaient que la valeur de numéros. Dans la nature, les choses sont un peu plus complexes. Chaque espèce intervient à la fois comme *unité numérique*, comme *entité morphologique* correspondant à son appartenance à un genre donné, d'où résulte la *parenté systématique* des espèces du même genre, enfin comme *personnalité physiologique*, laquelle se traduit par son *adaptabilité* et d'où dérive, soit sa *liaison*, soit son *exclusion sociologique*, en un mot son degré de *parenté sociale*. Or, comme on le sait, la parenté systématique ne cadre pas régulièrement avec la parenté sociale. Dans nombre de genres on rencontre, à côté d'espèces sociales ou ubiquistes engagées dans des associations variées, d'autres qui sont strictement limitées dans leur distribution, telles certaines endémiques ou encore les « exclusives » liées à un substratum ou à des conditions étroitement limitées.

On ne saurait ignorer non plus l'*influence réciproque des plantes entre elles*. Si certaines espèces témoignent de leur liaison écologique en se réunissant en nombre plus ou moins grand dans une même association, d'autres présentent entre elles des incompatibilités qui font qu'elles ne vivent jamais côte à côte. Le degré de cet antagonisme physiologique varie d'ailleurs, il peut même s'affirmer dans certaines conditions édaphiques et pas dans d'autres. Les observations du Dr Madaus¹ sont à cet égard instructives.

L'observation du groupement naturel des plantes dans la nature montre que certaines espèces se tiennent fidèle compagnie, tandis que d'autres n'apparaissent jamais ou très rarement côte à côte: entre elles existe un véritable antagonisme.

¹ Dr MADAUS: Einfluss verschiedener Pflanzenarten auf einander. Dresden, *Jahresbericht* 1937, p. 42.

D'autre part, l'introduction dans des cultures de certaines espèces compagnes, tantôt favorise, tantôt au contraire entrave le développement des premiers occupants. Ainsi, *Atropa belladonna*, associé en culture à *Galega officinalis* ou à *Artemisia vulgaris*, voit sa taille et sa teneur en alcaloïde dépasser le rendement d'une culture de belladone seule, tandis qu'associée à la moutarde blanche, *Sinapis alba*, elle dépérît presque complètement, de même la vigne en compagnie de l'*Euphorbia cyparissias*.

Des cultures combinées sur deux terrains différents (sablonneux et argileux), complétées par des témoins croissant seuls sur ces mêmes terrains, ont permis de mettre en lumière l'influence soit favorable soit défavorable de certains commensalismes: ainsi le cresson de jardin, le seigle, le chanvre ou l'épinard exercent sur nombre de plantes en compagnie desquelles ils sont cultivés une influence nettement défavorable. Le chanvre cultivé avec le seigle, le cresson ou l'épinard atteint à peine un tiers de sa hauteur normale, tandis qu'avec la betterave sucrière, la carotte ou le maïs, ainsi qu'avec certaines papilionacées il se développe plus vigoureusement et sa taille dépasse la normale.

Des plantes de diverses espèces qui, prises isolément, s'accommodeent de conditions écologiques variées, peuvent donc être éliminées de stations qui pourraient leur convenir par la présence de compagnes antagonistes, tandis qu'elles y prospèrent lorsqu'elles s'y trouvent en bonne compagnie. Leur présence ou leur absence dans une association donnée dépend donc dans une certaine mesure de leur *parenté sociale*, comme leur exclusion est la conséquence de leur *antagonisme social*, de même que le travail en commun dans les sociétés humaines dépend du degré de sympathie ou d'antipathie existant entre leurs membres.

Valeur moyenne et valeurs extrêmes des facteurs écologiques.

Les divers facteurs qui conditionnent le milieu écologique d'une station donnée sont loin d'ailleurs d'être équivalents. Seule *leur valeur moyenne* satisfait aux exigences de la majorité des espèces; par contre, *leurs extrêmes* agissent comme cause éliminatoire sur nombre d'entre elles, telles sont la sécheresse, l'humidité, le froid ou la chaleur excessive, ou encore la forte concentration de substances salines, même nutritives. *C'est justement vis-à-vis de ces conditions écolo-*

giques extrêmes que divers types biologiques sont adaptés et acquièrent de ce fait un caractère de parenté physiologique qui leur assure la quasi-exclusivité dans l'occupation de certaines stations. Dans ce cas, le coeff. gén. est, compte tenu du nombre des associés, anormalement bas. Ce sont des exceptions de ce genre qui troubent la généralité de la loi suivant laquelle le coeff. gén. croît avec l'altitude. N'oublions pas d'ailleurs qu'il ne saurait y avoir parallélisme entre la diversité écologique et les réactions qu'elle entraîne dans le groupement des plantes associées.

Liaisons écologiques et représentation proportionnelle des genres.

Critiquant mon concept de la représentation proportionnelle des genres résultant de la sélection éliminatoire due à la concurrence, A. Maillefer lui oppose l'importance du rôle des *liaisons écologiques* qui, selon lui, doivent réunir dans une même association les espèces ayant sensiblement les mêmes exigences écologiques. A l'appui de son point de vue, il signale la distribution des *Carex*, *Saxifraga*, *Sedum*, *Sempervivum*, *Potamogeton*, ainsi que celle des Scrophulariacées parasites dont plusieurs espèces occupent un même type de station. Mais les exemples d'espèces morphologiquement très voisines, ayant des appétences physiologiques très différentes, ne sont pas moins nombreux: citons entre autres *Anemone sulfurea* et *alpina*, *Rhododendron ferrugineum* et *hirsutum*, *Sesleria disticha* et *sempervirens*, *Achillea atrata* et *moschata* et bien d'autres encore, les unes calcicoles, les autres calcifuges ou silicicoles. Mentionnons encore les nombreuses espèces localisées sur les terres à calamine ou sur la serpentine; ces dernières sont considérées par Franz Novak qui en a fait une étude détaillée comme des serpentinomorphoses; il en décrit une douzaine d'espèces appartenant à une dizaine de genres sur les serpentines riches en magnésie de la Bohême et des Carpates. Faut-il encore mentionner dans le même ordre d'idées la spécialisation stationnelle des halophiles, des thiophiles, des nitrophiles, etc.?

Les espèces vicariantes telles qu'on les observe d'un bout à l'autre de la chaîne des Alpes, chez *Achillea* et chez *Pinus* par exemple, nous fournissent aussi un bel exemple de l'influence de la diversité écologique et de la concurrence sur la distribution d'espèces très voisines.

*Cas particuliers d'influences stationnelles
sur le coeff. gén.*

A propos de l'influence des conditions stationnelles sur le coeff. gén., j'aimerais mentionner encore quelques exemples que je considère comme plus spécialement démonstratifs. Dans *Phytosociologie et Phytodémographie* (*Bull. Soc. vaud. Sc. nat.*, Lausanne, 1928), j'ai comparé, en me basant sur les documents publiés par J. Braun-Blanquet et H. Jenny (*Mémoires de la Soc. helv. des Sc. nat.*, Vol. 63, Zurich, 1926), les coeff. gén. de diverses associations de la flore culminale des Alpes grisonnes entre 2500 m. et 3000 m. d'altitude. Il s'agit en particulier d'un *Curvuletum* comptant 98 espèces, un *Seslerietum* avec 135 espèces et un *Elynetum* avec 114 espèces. Les coeff. gén. pour ces trois associations occupant chacune une surface de 2000 m² environ et réparties en 10 à 15 localités différentes, s'élèvent à 66,5% pour le *Curvuletum*, à 66% pour le *Seslerietum* et à 59% pour l'*Elynetum*.

Si, au lieu d'envisager la surface totale recensée, nous comparons les coeff. gén. correspondant à 100 m² de surface seulement pour chacune de ces trois associations, nous obtenons pour le *Curvuletum* 90 à 92% pour le *Seslerietum* 86% et pour l'*Elynetum* 75%. L'examen des conditions écologiques particulières à ces trois types d'associations (substratum géologique, orientation, déclivité, densité de la végétation, etc.) permet de conclure que *les variations du coeff. gén. y sont davantage en relation avec leurs conditions stationnelles qu'avec le nombre de leurs espèces*.

Ces influences locales ne sauraient être mieux illustrées que par les deux cas suivants: l'un concerne la florule de l'Isla Persa, émergeant au-dessus du glacier de Morteratsch (Engadine), entre 2530 et 2730 m. d'altitude. Contrairement à ce que l'on pouvait supposer à priori, l'Isla Persa, ainsi que je l'ai montré dans *Une exception apparente à la loi du coeff. gén.* (*Procès-verbaux Soc. vaud. Sc. nat.*, 1920), possède une diversité qui se traduit par un coeff. gén. remarquablement bas, 66% sans proportionnalité visible avec le nombre des espèces, soit 99, constituant cette florule. D'après le tableau VI de Maillefer concernant la flore suisse, à 99 espèces correspond un coeff. gén. calculé de 82% avec une erreur moyenne de 3,1. Comme on le voit, la concordance est loin d'être satisfaisante.

Le second cas a fait l'objet d'une petite note intitulée

*Un cas particulier concernant le coeff. gén.*¹, dans laquelle je signale la richesse inusitée à la fois spécifique et générifique observée sur une localité de 10 m² seulement de surface, située près de St-Luc (val d'Anniviers, Alpes valaisannes), à l'altitude de 1800 m. environ. Sur un sol délité silico-calcaire très incliné, j'ai pu noter sur une surface de 10 m² 46 espèces appartenant à 45 genres différents; à 2 ou 3 m. de distance de cette première localité, sur une surface de 5 m² environ, se trouvaient en outre une vingtaine d'espèces manquant à la première localité, de sorte que sur les 15 m² envisagés, 67 espèces appartenant à 66 genres croissaient côte à côte, ce qui correspond à un coeff. gén. de 98,5%, tandis que d'après le tableau susmentionné de A. Maillefer, le coeff. gén. probable devrait être pour 67 espèces 87% \pm 3 à 4. Ici encore la marge est considérable et ne peut, à mon avis, s'expliquer que par l'action d'influences locales.

On m'objectera que les espèces occupant la localité susmentionnée appartiennent à plusieurs associations; cela est exact, mais prouve avant tout combien la notion d'association est élastique. En réalité, c'est moins l'affinité, autrement dit la parenté sociale des plantes associées qui détermine leur groupement, qu'un ensemble de facteurs écologiques répondant à leurs exigences physiologiques.

Sélection éliminatoire et coefficient de communauté.

D'une façon générale, toutes les plantes ont les mêmes exigences *qualitatives* si j'ose dire; il leur faut de l'air et de l'eau, de la chaleur et de la lumière ainsi qu'un petit nombre d'éléments chimiques sous forme de combinaisons déterminées. Ces conditions existent peu ou prou partout dans la nature, mais leur distribution et leurs proportions relatives varient dans de larges mesures: les ubiquistes, par exemple, c'est-à-dire les espèces possédant un grand pouvoir d'accommodation, sont en mesure de prendre pied dans les stations les plus diverses. Or, en chaque point limité d'une association, dans la prairie alpine par exemple que j'ai plus spécialement étudiée, une petite partie seulement des candidates possibles s'y rencontre. Comment mieux expliquer l'exclusion des autres dont les appétences sont analogues que par le jeu de la concurrence, laquelle est d'autant plus vive que l'espace disponible est plus limité: c'est le cas de répéter

¹ *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.*, vol. 60, 1939.

la maxime biblique: « Il y a beaucoup d'appelés, mais peu d'élus ».

Nous trouvons la confirmation de cette sélection éliminatoire due à la concurrence dans le *coeff. de communauté*, c'est-à-dire dans la proportion plus ou moins grande d'espèces toutes capables de participer à telle ou telle association et qui y figurent en effet lorsqu'on envisage une surface étendue de l'association, mais qui, à part quelques dominantes, y ont une distribution nettement sporadique, ainsi que le montrent les tableaux de distribution dans mes *Nouvelles recherches sur la distribution florale*, publiées dans ce *Bulletin* (1908, Vol. 44, p. 230 et 231).

Les 92 espèces observées sur notre prairie des Ormonts sont toutes des espèces communes, répandues dans l'ensemble de la zone subalpine des Alpes vaudoises et qui pourraient à la rigueur se rencontrer sur l'un quelconque des 52 m² explorés. Il suffit donc de causes inappréhendables pour déterminer sur un point donné de la prairie l'admission ou l'exclusion de telle ou telle espèce et pour donner naissance à la variation infinie qui, d'un point à un autre, se manifeste dans le groupement des espèces d'une seule et même formation.

La diversité observée est cependant loin de correspondre au maximum mathématiquement possible. Sur 1 km² de la prairie subalpine des Ormonts, j'ai relevé approximativement 150 espèces différentes, distribuées *en moyenne* à raison de 25 par m². Les combinaisons possibles de ces 150 espèces groupées 20 à 30 par m² atteignent un nombre incalculable, correspondant très vraisemblablement, ainsi que la diversité constatée nous permet de l'admettre, à celui des mètres carrés couverts par la prairie en question, soit 1 million.

Cette diversité de composition florale, qui paraît extraordinaire au premier abord, s'explique cependant lorsqu'on la rattache aux variations possibles des conditions écologiques prises dans leur sens le plus large.

¹ Dans un travail récent : « Le Coefficient de communauté de P. Jaccard », présenté par P. Francey à la Soc. vaud. Sc. nat. dans sa séance du 20 mars 1940, cet auteur propose, pour le calcul du coeff. de communauté une formule modifiée permettant dit-il, d'évaluer la communauté florale en fonction du nombre des espèces, le degré de communauté pouvant théoriquement s'élever à 100 %. Il en déduit cette loi que la moyenne des coeff. de com. est inversement proportionnelle à la diversité des conditions écologiques.

Je ne vois pas, pour ma part, l'avantage de la modification proposée par P. Francey :

1. Une communauté florale de 100 % entre deux stations de quelque étendue n'existe pas dans la nature.

2. C'est un truisme de dire que le coeff. de com. augmente avec le nom-

L'effet de la concurrence sur la diversité florale et la sélection éliminative qu'elle entraîne est bien mis en lumière par l'expérience suivante, que j'ai poursuivie de 1920 à 1937 sur la *terrasse-jardin* de notre Institut de physiologie végétale. Dans dix bassins bétonnés dont la terre avait été modifiée par diverses adjonctions telles que: tourbe, débris calcaires, gravat gypseux, tuiles siliceuses, fumier, scories, engrains chimiques, j'ai semé au printemps 1930 20 graines de graminées fourragères appartenant à 14 genres différents et 20 espèces de dicotyles herbacées fréquentes dans nos prairies et appartenant à 19 genres. Le coeff. gén. de ces 45 espèces était donc 73%.

A la fin de la première année, ces bassins d'une surface totale de 20 m² environ étaient occupés par 29 espèces appartenant à 26 genres en partie différentes de celles qui avaient été semées au printemps. Le coefficient générique était ainsi 89%. En mai 1937, soit après 7 années durant lesquelles aucune modification ne fut apportée à nos bassins, le nombre des espèces qui s'y étaient implantées n'était plus que 14 appartenant à 12 genres; plusieurs espèces provenant du jardin voisin par voie d'ensemencement naturel et qui avaient pris pied dans nos bassins en un très petit nombre d'exemplaires en ont été éliminées par des concurrentes plus envahissantes, de sorte qu'en septembre 1937, il ne restait plus que 14 espèces, soit 5 graminées, 4 légumineuses, 3 composées formant chacune des groupes assez serrés au milieu desquels 2 exemplaires de *Potentilla* et 1 de *Lythrum* arrivèrent à se maintenir.

Dans deux plates-bandes voisines, où seules des graminées avaient été semées, on pouvait également constater, après six années durant lesquelles la composition florale s'était progressivement modifiée par suite d'ensemencement naturel, la création d'un état d'équilibre réalisé par une association restreinte de 4 légumineuses, *Trifolium arvense* et *pratense*, *Me-*

bre des espèces occupant deux stations comparables au point de vue écologique, de même qu'on comprend sans autre, que le nombre des espèces communes à deux stations, soit d'autant plus petit que ces deux stations diffèrent davantage entre elles écologiquement.

3. Bien que le coeff. de com. corresponde dans une certaine mesure, comme je l'ai établi, au degré de similitude ou de dissemblance écologique des stations comparées, sa valeur comme critère sociologique consiste surtout en ce qu'il permet d'apprécier le rôle primordial de la concurrence, en montrant combien la composition florale varie, d'un point à un autre dans une station en apparence uniforme au point de vue écologique. Comme je le relève dans «Nouvelles recherches sur la distribution florale», (*loc. cit.*, p. 228), quel que soit l'élément de surface que l'on envisage: are, dm² ou m², deux portions, même contiguës, d'une prairie naturelle, n'ont jamais exactement la même composition florale.

dicago sativa et *lupulina*, et de 5 espèces de graminées: *Arrenatherum*, *Festuca*, *Dactylis*, *Bromus* et *Cynosurus*. Ces 9 espèces, à part 4 à 5 individus isolés de *Crepis* et de *Lythrum*, occupaient seules toute la surface des deux plates-bandes, soit 50 m² environ. *L'association des légumineuses à racines profondes et des graminées à racines superficielles avait quasiment exclu toute autre concurrente.*

Comme on le sait, en effet, quelles que soient les conditions édaphiques d'une station, la végétation modifie plus ou moins lentement les propriétés physico-chimiques et biotiques du sol qu'elle recouvre. Cette action réciproque de la végétation sur le sol, action particulièrement active pour les légumineuses, est, bien qu'à des degrés divers, tout à fait générale et se traduit à la longue par le phénomène des successions. Dans le cas des associations silvatiques, telles les *Fageta* par exemple, l'arbre exerçant une influence dominante, la composition florale du sous-bois est relativement uniforme et l'on comprend que les différences observées dans les coeff. gén. y soient peu marquées et se rapprochent du coeff. gén. probable.

Richesse florale et composition florale.

Ce qui détermine la *richesse florale* d'un territoire, c'est à la fois son étendue et la diversité de ses conditions écologiques, parmi lesquelles le degré thermique combiné à l'humidité joue un rôle dominant. Les différences existant dans la richesse florale, soit dans le nombre des espèces de divers territoires ne sont pas nécessairement en rapport avec leur étendue, pas plus que leur *composition florale*, en particulier la proportion des espèces et celle des genres, n'est la conséquence en quelque sorte inéluctable d'une relation mathématique dominant toute la biologie indépendamment des conditions écologiques auxquelles sont adaptées les espèces en question.

On constate sans peine que l'inégale richesse spécifique des principaux genres représentés dans les deux territoires que nous comparons, Suisse et Auvergne, est sans relation avec le nombre total des espèces qui s'y trouvent, ainsi que le montrent les chiffres suivants: sur 142 légumineuses, la flore suisse compte 24 *Trifolium* et 23 *Vicia*, tandis qu'en Auvergne sur 101 légumineuses ces deux genres sont représentés respectivement par 25 *Trifolium* et 13 *Vicia*. Les principales familles y sont représentées par un nombre de genres également sans proportionnalité avec le nombre des espèces ainsi que le montre le tableau suivant:

FAMILLES	Suisse (S) Auvergne (A)	Nombre des espèces	Coeff. gén. %	Proportion des espèces de S par rapport à A en %	Différence des coeff. gén. de S et de A en unités
Légumineuses	S.	142	23	+ 40	— 3
	A.	101	27		
Caryophyllées	S.	108	28	+ 41,7	+ 4½
	A.	63	23½		
Renonculacées	S.	79	23	+ 44,3	— 13½
	A.	44	36½		
Crucifères	S.	137	35	+ 42,4	— 9
	A.	79	44		
Ombellifères	S.	88	56½	+ 46,6	— 3¼
	A.	47	60		
Labiées	S.	85	31¾	+ 14	— 5
	A.	73	36½		
Graminées	S.	172	31	+ 30	— 3½
	A.	122	34½		

Le tableau ci-dessus fait bien ressortir l'action sélective des conditions écologiques sur la composition florale. Il met en évidence l'absence de parallélisme entre les variations du nombre des espèces et celles du coeff. gén., ainsi que les grandes inégalités qu'on observe à cet égard entre les familles végétales envisagées.

Concordance des coeff. gén. des grandes divisions florales.

Un des faits sociologiques les plus curieux établi dans mes *Lois de distribution florale*, c'est la concordance qui apparaît entre les coeff. gén. des grandes divisions taxonomiques, Dialypétales, Gamopétales, et le coeff. gén. de la flore totale, ainsi que celui de la grande famille des Composées, tandis que le coeff. gén. des Monocotylédones en diffère, soit en plus soit en moins, suivant les régions géographiques envisagées.

Cette concordance peut être une conséquence de la liaison à la fois systématique et écologique existant entre les espèces, les genres et les familles, liaison résultant de ce que la formation des genres et des espèces s'effectue vraisemblablement de la même manière dans les divers genres taxonomiques. A ce propos A. Maillefer, dans son mémoire déjà cité (p. 143), remarque: « C'est un grand mérite de P. Jaccard d'avoir, en 1902 déjà, c'est-à-dire bien avant J.-C. Willis, dans *Age und Area*, énoncé cette loi de l'uniformité de formation des espèces dans les genres. » Mais si, d'une façon toute générale,

cette explication paraît satisfaisante, elle ne suffit plus lorsqu'on envisage des cas particuliers, surtout si l'on admet que le coeff. gén. soit fonction du nombre des espèces envisagées. Prenons par exemple le cas de la flore de la Belgique analysé dans « Formations terrestres et aquatiques » (*Revue génér. de botanique*, Paris, tome 26, 1914). La flore totale comprend:

1258 espèces et 465 genres	Coeff. gén. = 37
516 Dialypétales avec 192 genres	» » = 37
363 Gamopétales avec 139 genres	» » = 38
117 Composées avec 41 genres	» » = 38

Comme on le voit, la concordance est tout à fait remarquable, mais indépendante du nombre des espèces.

La flore de France (d'après H. Coste) nous en fournit un autre exemple:

Espèces vasculaires	4354 esp.	884 genres	Coeff. gén. tot.	20,3%
Dialypétales	1643 »	324 »	»	19,7%
Gamopétales	1417 »	286 »	»	20,1%
Composées	540 »	112 »	»	20,7%
Monocotyles	920 »	183 »	»	20,0%

La concordance est ici tout aussi frappante; nous l'interprétons comme la preuve que la flore de ce territoire est sensiblement en état de stabilité.

Cette stabilité relative qu'on observe dans les rapports sociaux des végétaux vivant dans des conditions naturelles plus ou moins stabilisées, est sans doute aussi un effet de la concurrence, ou plutôt la marque d'un certain équilibre auquel aboutit l'action concomitante de toutes les forces et de tous les facteurs agissant sur le monde vivant, ainsi que je l'écrivais déjà dans: « Distribution florale dans quelques formations terrestres et aquatiques » (*Revue générale de Botanique*, XXXVI, 1914, p. 35). Bien qu'on observe d'assez grandes différences entre les coeff. gén. des Dialypétales, des Gamopétales et des Monocotylédones dans diverses stations littorales de la Belgique, différences provenant surtout de la prédominance des espèces aquatiques, ces différences disparaissent lorsqu'on envisage non plus des associations restreintes, mais la flore belge dans son ensemble. On en peut conclure qu'il se produit, à cet égard, une véritable compensation entre les diverses formations végétales du pays, les unes favorisant la diversité spécifique d'un genre ou d'une famille, tandis que d'autres, au contraire, l'entravent, et cela, dans une mesure telle que, sur un territoire suffisamment

étendu, ces actions contraires s'équilibrivent, obéissant à un facteur de distribution plus puissant que l'influence des conditions écologiques locales, plus puissant même que l'influence de causes historiques et des conditions régionales d'immigration, facteur d'ordonnance qui, en dépit de la diversité des stations, assure à chacun des grands groupes végétaux concurrents, une proportion déterminée dans la distribution floristique globale.

* * *

Si les variations de la distribution florale dues à la diversité des conditions de milieu n'influençaient en rien les rapports numériques entre genres et espèces, on devrait attribuer au protoplasma (animal ou végétal) la propriété intrinsèque de maintenir dans ses variations un rapport constant et nécessaire entre le nombre des formes spécifiques qu'il engendre et le nombre des genres ou cadres dans lesquels elles se rangent.

Or, le fait sociologique le plus frappant, c'est précisément les différences considérables existant entre les divers genres quant au nombre de leurs espèces. En second lieu, les grandes différences qu'on observe dans la richesse spécifique des genres en rapport avec leur distribution géographique, diversité spécifique qui va s'amoindrissant dans la mesure où l'on s'éloigne du centre de création des genres. Mentionnons à ce propos l'abondance des *Mesembryanthemum* dans la région du Cap sud-africain, ou celle des *Primula* dans le Yunnan, ou encore celle des *Eucalyptus* australiens. Il faudrait donc admettre qu'entre ces genres très polytypes et les genres mono- ou ditypes plus ou moins localisés, une compensation s'effectue, de telle façon que le coeff. gén. reste uniquement fonction de la richesse florale, quelle que soit la position systématique des genres et les conditions écologiques envisagées.

Délimitation des genres.

Une remarque encore s'impose lorsque l'on traite de la distribution proportionnelle des genres et des espèces, c'est la *délimitation des genres*, et, dans une certaine mesure, celle des espèces. Mes publications sur la distribution florale sont basées sur la délimitation des espèces et des genres linnéens établie d'après leurs caractères morphologiques. Or, depuis quelques années déjà, de nombreux critères ont été envisagés par la systématique, en utilisant soit des réactions sérologiques qui ont apporté dans les parentés admises entre certains groupes végétaux diverses modifications, soit l'étude ana-

tomique détaillée de certains de leurs organes, soit leur réaction vis-à-vis de parasites ou de substances chimiques, ce qui a conduit à l'individualisation de races biologiques, soit enfin, plus récemment, l'étude du groupement et du nombre de leurs chromosomes, constituant des *génomes* caractéristiques.

Une étude récente du Dr L.-C. Hausser: « Chromosomenverhältnisse bei schweiz. basitonen Orchideen » (*Berichte der Schweizerischen bot. Gesell.*, Bd. 48, 1938) permet par exemple de déceler dans le genre *Orchis* plusieurs types distincts qui diffèrent entre eux par la forme, le groupement, et par le nombre de leurs chromosomes qui peut être 32, 36, 38, 40, 42, 60 ou 80, ce qui conduit cet auteur à supposer entre les genres *Orchis*, *Nigritella*, *Gymnadenia*, *Plantanthera*, etc., des parentés différentes de celles qui sont généralement admises.

D'autre part, lors de l'élaboration récente de diverses monographies, de nombreux genres ont été partagés en sous-genres ou répartis en genres nouveaux. Les 500 espèces de *Mesembryanthemum* et les 250 espèces d'*Helichrysum*, par exemple, ont été l'objet d'une répartition générique nouvelle. Les très nombreuses espèces de *Hieracium*, *Alchemilla*, *Rubus*, *Rosa*, ne présentent pas entre elles des différences morphologiques comparables à celles de bonnes espèces linnéennes, et nous en savons la raison. La variabilité spécifique, faible dans certains genres plus ou moins « stabilisés », est considérable dans d'autres types plus plastiques. Mentionnons à ce propos les curieuses variations du *Calluna vulgaris*, espèce s'étendant du Maroc à la Sibérie, entre 200 et 2500 m. d'altitude; les variations spécifiques résultant de mutations ou d'hybridation, l'existence des variétés biologiques ou géographiques, enfin celle de certains types chromosomiques, diploïdes ou tétraploïdes, occupant des stations écologiquement différentes sans qu'il soit possible de les distinguer morphologiquement. (*Gymnadenia*, *Nigritella*, *Triticum*, *Galeopsis*, *Primula*.)

Unité plasmatique et diversité spécifique.

Tandis que le groupement en association dépend des facteurs écologiques et des propriétés physiologiques des espèces qui entrent en concurrence pour l'occupation du terrain, leur parenté systématique résulte d'autres causes dont plusieurs nous sont complètement inconnues. Sans doute, les conditions écologiques, climatiques et édaphiques prises dans le sens le plus large ont leur part dans la diversité spécifique ainsi que le postule le Lamarkisme; mais, si la différenciation des es-

spèces, des genres et des familles paraît être en rapport avec l'évolution géologique et géographique du globe, le parallélisme plus ou moins marqué de l'évolution géophysique d'une part et du transformisme biologique d'autre part, ne nous donne cependant pas la raison intrinsèque de la multiplicité des espèces et des genres.

On ne peut s'empêcher de voir dans la multiplicité des formes végétales se groupant autour d'unités taxonomiques hiérarchisées, une certaine analogie avec la diversité des corps et des composés chimiques. Suivant leurs poids atomiques ou moléculaires, leurs valences, leurs affinités et surtout leurs fonctions chimiques, ces corps constituent des groupes d'importance fort diverse dans lesquels, suivant la structure stéréo-chimique des molécules, des atomes ou de leurs constituants, se manifestent des variations infinies. Ce sont, soit des séries parallèles ou convergentes, soit des formes diverses d'isométrie, d'allotropie ou de tautométrie présentant des caractères de parenté plus ou moins marqués et qu'il est possible de classer en sous-espèces, espèces, genres, familles ou classes, c'est-à-dire en un système naturel hiérarchisé comparable dans une certaine mesure avec les systèmes naturels appliqués à la classification des organismes vivants. Il y a là plus qu'une analogie fortuite. Si la substance vivante, le protoplasme, possède un ensemble de propriétés et une constitution chimique générale propre à tous les organismes, il n'en reste pas moins que chaque espèce végétale correspond à un édifice chimique spécial plus ou moins distinct de celui de ses congénères et que ses particularités morphologiques, de même que ses caractères physiologiques et son comportement vis-à-vis *du milieu où elle manifeste sa vie*, sont l'expression de propriétés physico-chimiques particulières. Cette constitution spécifique a pu se modifier au cours des âges dans le sens d'une adaptation morphologique corrélative au changement millénaire des conditions écologiques et conformément à une évolution phylogénétique dont nous ne comprenons d'ailleurs ni la raison ni l'utilité, et cela sans entraîner de *modification essentielle dans la constitution fondamentale du protoplasme végétal et de ses dérivés caractéristiques, la cellulose et la lignine*. Entre la houille de l'ère primaire et celle des dépôts tertiaires, on ne constate en effet pas, à ma connaissance, d'évolution chimique notable, en tout cas rien qui corresponde à l'évolution phylogénétique de la flore. Par contre, la complexité croissante des formes végétales qu'on observe en allant du nord vers la zone équatoriale marche de pair

avec une complexité et une diversité croissantes des produits chimiques élaborés, glycosides, parfums, alcaloïdes, etc. complexité et diversité résultant, moins de la position systématique des producteurs que des conditions favorables réalisées par les facteurs climatiques dominants, chaleur et lumière, en présence d'une humidité appropriée de l'air et du sol. Devant l'unité physiologique de la matière vivante, les innombrables formes spécifiques qu'elle engendre nous apparaissent comme la manifestation d'une isomérie aux combinaisons infinies donnant naissance, non pas à une série continue de dérivés passant insensiblement de l'un à l'autre, mais bien plutôt, comme en chimie, à des séries parallèles ou divergentes, voire même à des types aberrants, véritables mutations, très différents de ceux dont ils dérivent.

Les considérations qui précèdent tendent à justifier cette idée que dans chaque famille végétale, le nombre total des espèces constituant un genre est déterminé d'une façon intrinsèque par une structure chimique particulière, tandis que le nombre de leurs représentants sur un territoire donné dépend d'une part de la diversité des conditions offertes à la végétation, et d'autre part des différences que les candidats à l'occupation du terrain présentent quant à leur affinité respective vis-à-vis du milieu écologique et climatique considéré. Ce sont ces différences qui, grâce à la concurrence, décident de leur élimination ou de leur admission dans l'association réalisée, et qui, dans une certaine mesure, se traduisent dans le coeff. gén.

Considérations finales et conclusion.

La loi des grands nombres et le calcul des probabilités permettent certainement de dégager des relations générales dans le domaine de la biologie. C'est en s'appuyant sur des statistiques étendues qu'on établit entr'autres les tables de la mortalité probable. Les courbes des variations organiques sont également basées sur la statistique, elles nous montrent que les variations de poids ou de grandeur des organes, tant animaux que végétaux et leur amplitude possible, se traduisent par des formules mathématiques relativement simples.

Néanmoins, j'éprouve pour ma part un légitime scepticisme vis-à-vis des lois mathématiques donnant une interprétation générale des faits complexes de la biologie. A ce propos, je songe entre autres aux équations appliquées au géotropisme; ces équations, exactes lorsqu'elles s'appliquent à des organes embryonnaires, chez lesquels la dépendance vis-

à-vis de la gravitation est facilement mesurable, perdent toute leur signification lorsqu'on envisage les réactions géotropiques si variées et parfois contradictoires qu'on observe chez les plantes adultes qui, elles, obéissent à des causes tant internes qu'externes d'une infinie complexité; là encore, ce sont les cas particuliers qui éclairent la biologie bien davantage que les généralisations théoriques.

La forme abstraite du raisonnement mathématique et le caractère absolu de ses déductions s'accordent mal avec le point de vue du biologiste pénétré de la relativité des choses, aussi je ne me flatte pas d'avoir complètement convaincu mes contradicteurs quant à la signification du coeff. gén.

Toutefois, je le reconnais, la notion que nous devons à A. Maillefer du coeff. gén. probable présente l'avantage de fournir au phytosociologue un étalon de mesure grâce auquel les variations du coeff. gén. réel deviennent mesurables. La valeur de delta, laquelle, ainsi que nous l'avons relevé, varie dans les limites relativement considérables, précise en effet, mieux que la seule indication du coeff. gén. réel, les variations, soit positives soit négatives, du rapport genres à espèces influencé par la diversité des conditions stationnelles.

Remarquons cependant à ce sujet qu'il n'a jamais été dans mon idée d'établir une proportionnalité mathématique entre les variations du coeff. gén. et la variabilité des conditions écologiques. J'ai toujours considéré le coeff. gén. plutôt comme l'expression d'un phénomène biologique général, que comme un « instrument phytosociologique », je l'ai répété à tous ceux qui essayèrent de l'utiliser comme moyen de *mesurer* les différences écologiques entre les diverses localités d'un même territoire floral.

Néanmoins, malgré les critiques qu'on peut adresser au coeff. gén. quant à sa signification, je reste convaincu qu'il peut fournir à la phytosociologie des indications utiles, complétant les données essentiellement descriptives de la phytogéographie et de la floristique ainsi que la conception plus ou moins arbitraire des associations, à condition de *ne comparer entre elles que les diverses localités de territoires restreints et bien délimités géographiquement*.

*Zurich, Institut de physiologie végétale
de l'Ecole polytechnique fédérale.*
