

Zeitschrift: Mémoires de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Herausgeber: Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Band: 1 (1922-1924)
Heft: 2

Artikel: La chorologie sélective et sa signification pour la sociologie végétale
Autor: Jaccard, Paul
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-287443>

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: 13.01.2026

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

La chorologie sélective et sa signification pour la sociologie végétale,

PAR

PAUL JACCARD

SOMMAIRE : Remarques générales, page 82. — Objet et délimitation de la Phytosociologie, p. 83. — La concurrence, facteur essentiel de distribution florale, p. 85. — La chorologie sélective, sa méthode et son objet, p. 86. — Relation mathématique entre l'étendue et le nombre des espèces, p. 87. — Du degré de fréquence des espèces, p. 90. — Du coefficient générique, p. 92. — Applications pratiques de la chorologie sélective, p. 96. — Principes de terminologie phytogéographique, p. 102. — Résumé, p. 103.

La mode n'épargne aucun domaine. Les botanistes, après avoir été surtout des floristes et des systématiciens, sont maintenant phytogéographes. Débutants et vieux routiers rivalisent de zèle, et font paraître brochures sur mémoires, sans que, à mon humble avis, les résultats positifs de tous ces travaux soient toujours en rapport avec leur nombre et leur étendue. Il semble qu'on soit arrivé à un point mort où la discussion plus ou moins oiseuse de questions de principes, de terminologie ou de classification l'emporte trop souvent sur l'acquisition de faits nouveaux. A cet égard, l'école américaine échappe à la critique ; par ses recherches de physiologie écologique, elle oriente la géographie botanique dans une voie solide et fructueuse, dont on peut attendre les meilleurs résultats¹.

La méthode statistique elle-même, dont je n'ai garde de médire puisqu'elle m'a permis de mettre en lumière les relations fondamentales qui règlent la distribution florale, n'a guère à son actif, au cours de ces dernières années, à part la loi d'ARRHÉNIUS sur laquelle je reviendrai plus loin, de conquêtes de premier ordre.

¹ Ces lignes étaient écrites au moment où paraissait l'ouvrage de E. RÜBEL : *Geobotanische Untersuchungsmethoden* (290 p., 69 Textfiguren, 1 Tafel. Gebrüder Bornträger, Berlin, 1922), qui contribuera certainement à orienter chez nous les recherches phytogéographiques vers l'étude si désirable du « comportement » des diverses espèces vis-à-vis des conditions écologiques propres aux stations qu'elles occupent. Ce sont des études de ce genre que H. FITTING, dans sa brochure : *Aufgaben und Ziele einer vergleichenden Physiologie auf geographischer Grundlage* (Jena, G. Fischer, 1922), souhaite également voir entreprendre ; ce sont celles qui, en Suisse, sont poursuivies depuis quelques années dans les laboratoires alpins de la « Linnea » (Prof. R. Chodat) et de Muottas Muragl. (Prof. Senn).

La notion des *constantes*, que les Suédois, à la suite de dénombrements et de calculs considérables, croient avoir établie comme critère des associations végétales, est théoriquement très discutable ; pratiquement, elle est d'une utilisation difficile, car la détermination des « constantes » exige des numérations extrêmement nombreuses et des calculs fastidieux ; elle dépend, en outre, trop de l'étendue des localités envisagées et de leur uniformité écologique.

Au critère des « constantes », je donnerais pour ma part la préférence à celui que BRAUN-BLANQUET¹ tire de la « spécialisation » ou de la « fidélité » des espèces associées.

Objet et délimitation de la Sociologie végétale.

Ceci dit, abordons maintenant la Sociologie végétale, cette branche de la Géographie botanique que certains phytogéographes, comme DU RIETZ², font remonter à HUMBOLDT (1806) et à ses contemporains, auteurs de divers travaux de *Pflanzenphysiognomik*, tandis que d'autres, comme J. PAVILLARD³, en fixent l'origine à l'année 1917 !

Ainsi que DU RIETZ, E. RÜBEL⁴ et J. PAVILLARD le relèvent, c'est au Congrès international de Bruxelles, en 1910, que j'ai, à la suite de mes travaux sur la distribution florale, proposé le terme de *Sociologie végétale*, *Pflanzen- oder Phytosociologie*, *Plant Sociology*, pour désigner la partie de la géobotanique s'occupant spécialement des lois qui règlent le groupement des espèces dans les associations végétales⁵.

Jusqu'en 1917, il est vrai, ma suggestion ne paraît pas avoir eu beaucoup d'écho, mais depuis cette date, qui est celle du travail de R. HARPER (voir note 4), *The new Science of Plant Sociology*, les mémoires qualifiés par leurs auteurs de « *phytosociologiques* »

¹ *Prinzipien einer Systematik der Pflanzengesellschaften*. St. Gallen, 1921.

² G. E. DU RIETZ : *Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensociologie*. Akademische Abhandlung, Upsala, 1921, p. 24.

³ J. PAVILLARD : *Cinq ans de phytosociologie*. Montpellier, 1922, p. 1.

⁴ E. RÜBEL : *Die Entwicklung der Pflanzensociologie*, aus der Vierteljahrsschrift der Naturforsch. Gesell. in Zürich, 1920, p. 576.

⁵ Dix ans auparavant déjà, j'avais introduit dans mon *Cours de botanique à l'usage de l'enseignement secondaire*, Payot, Lausanne, 1900-1901, un chapitre intitulé *Vie sociale des plantes*, traitant des associations végétales. Lorsque Höck, en 1906, réunit dans le *Just's Jahressbericht*, les analyses des travaux de géobotanique sous le nom de *Sociologische Pflanzengeographie*, il ne peut donc pas prétendre à la priorité du terme. Quant à l'affirmation sommaire de J. PAVILLARD : « La sociologie végétale a réellement vu le jour au printemps de 1917 avec le court mémoire de R. HARPER : *The new science of plant sociology* (voir *Cinq ans de phytosociologie*, p. 1), elle doit avoir manifestement dépassé sa pensée.

se multiplient. Si quelques-uns des coryphées de la phytogéographie rappellent ma proposition du Congrès de Bruxelles, la plupart semblent ignorer que mes travaux antérieurs aient quelque chose à voir avec « the new science », comme l'appelle R. HARPER. DU RIETZ, dans la partie historique de son volumineux mémoire déjà cité¹, ne sachant que faire de moi, me place, comme annexe, en queue de l'école zurichoise², avec la remarque suivante :

« Schiesslich müssen hier auch die grundlegenden und wichtigen statistischen Untersuchungen P. JACCARDS über die Artenverteilung in verschiedenen Gebieten erwähnt werden. Seine Problemstellung war eher autochorologisch als soziologisch... Soziologisch werwertbare Resultate konnten sie daher nicht ergeben. » Tout en reconnaissant l'importance de mes travaux, « für die moderne Problemstellung über das Verhältnis zwischen Artenzahl und Areal », DU RIETZ me dénie en somme toute autorité comme phytosociologue ! Je ne suis pas plus heureux avec J. PAVILLARD qui, dans *L'association végétale, unité phytosociologique*⁴ et dans *Cinq ans de phytosociologie*³, me passe complètement sous silence⁵, ni avec E. RÜBEL qui, dans *Die Entwicklung der Pflanzensociologie*⁶, paraît partager l'opinion des deux auteurs précédents, et semble ne voir dans mes travaux que l'application d'une méthode intéressante, mais sans grande utilité pour la sociologie végétale.

Même silence également de la part de M. RIKLI dans ses *Richtlinien der Pflanzengeographie* (Berlin 1911), et de H. GAMS, dans ses *Prinzipienfragen der Vegetationforschungen* (Zurich 1918).

Ni RAUNKIAER, dont les débuts comme phytogéographe remontent à 1905, et qui, dans ses *Recherches statistiques sur les formations végétales*, part du même principe que moi pour évaluer le degré de

¹ *Zur methodologischen..... loc. cit.*, p. 78.

² Il serait plus opportun, en somme, de me laisser... en tête de l'école lausannoise, mes premiers travaux ayant été rédigés alors que j'étais à Lausanne, et publiés, ainsi que plusieurs de ceux qui ont suivi, dans le *Bulletin de la Soc. vaud. des Sciences naturelles*.

³ Montpellier, 1921.

⁴ Loc. cit., 1922.

⁵ Je puis en être d'autant plus surpris que dans les *Progrès de la nomenclature dans la Géographie botanique* (Annales de Géographie, 1918, p. 408), cet auteur, parlant des diverses dénominations proposées pour l'étude géobotanique des associations, estime que « la seule que nous puissions recommander est celle de sociologie végétale ou phytosociologie, suggérée par M. P. JACCARD au Congrès de Bruxelles ». En fait, dit-il, elle est la seule directement susceptible d'une application universelle, internationale. En droit, elle est parfaitement adéquate à son objet.... » Mais alors ? Mon rôle serait donc d'avoir dénommé une science à laquelle je n'aurais apporté aucune contribution effective !

⁶ *Vierteljahrsschrift der Naturf. Gesell. Zürich*. Bd. 45. 1920, p. 573-604.

fréquence des espèces, ni ALVAR PALMGREN, dans sa volumineuse étude sur la végétation des îles Aland¹, en particulier dans la troisième partie, *Statistik*, bien qu'il utilise une méthode analogue à la mienne et, sur plusieurs points, arrive à des résultats semblables, ne citent mes travaux. Par contre, quelques-uns de leurs commentateurs, entre autres G. ROMELL, dans son étude sur *La règle de distribution des fréquences*², parlent des règles de PALMGREN et JACCARD.

Comme je n'ai pas la résignation du guillotiné par persuasion, je crois devoir revendiquer ma place comme phytosociologue. En le faisant, je me défends d'obéir à une vaine préoccupation d'amour-propre d'auteur ; mon but est simplement de mettre au point une question scientifique dont la complexité et, dans une certaine mesure, l'exposé peut-être trop condensé que j'en ai fait, sont causes qu'elle n'a pas été toujours bien comprise.

Je reconnais d'ailleurs que mes publications de phytogéographie manquent de cette ampleur qui force l'attention de ceux qui accordent aux mémoires scientifiques une importance proportionnée à leur épaisseur.

Ce que certains phytogéographes paraissent n'avoir pas saisi, c'est qu'il y a dans mes travaux deux choses bien distinctes : 1^o une *méthode d'analyse* des associations végétales applicable également à l'étude des formations ou des zones de végétation, et 2^o l'énoncé des *relations numériques* que cette méthode d'analyse m'a permis de mettre en lumière *et qui constituent, à mon avis, les fondements mêmes de la sociologie végétale*.

Un échange de lettres avec M. J. PAVILLARD, ainsi que divers entretiens avec mon collègue E. RÜBEL, m'ont convaincu que je n'avais, dans mes diverses publications, pas suffisamment insisté sur cette distinction ; ceci explique pourquoi plusieurs de mes confrères n'ont retenu de mes travaux que la partie *méthodique*, tandis que j'accorde moi-même le plus d'importance à leur signification *sociologique*.

Sans vouloir rouvrir la discussion concernant la meilleure définition à donner de *l'association végétale*, nous l'envisageons comme *le groupement des espèces déterminé en chaque lieu (station) par la concurrence vitale et par les conditions écologiques*.

Ce groupement peut être étudié : 1^o au point de vue de sa com-

¹ *Fauna et Flora fennica*. Bd. 42. Helsingfors, 1915 /1917. 634 p., 16 tables, 2 cartes,

² *Swensk Botanisk Tidskrift*. Bd. 14. Stockholm 1920, p. 16.

position floristique ; 2^o au point de vue de sa *dépendance vis-à-vis de la station*, c'est-à-dire des *conditions écologiques* (*Standortsproblem*, de RÜBEL) ; 3^o au point de vue de la *fréquence ou de l'abondance des espèces* qui la constituent, soit de la distribution des espèces (*Raumproblem* de RÜBEL ou *Chorologie*) ; 4^o enfin, au point de vue de la *provenance des espèces*. Influence des circonstances historiques (migration). *Veränderungsproblem* ou *Génétique*¹ de RÜBEL, de PAVILLARD, etc.

La concurrence, facteur essentiel de la distribution florale.

La distribution des végétaux, leur groupement en associations, la physionomie de ces groupements sont autant de formes de réaction vis-à-vis du sol et du climat ; leur composition florale dépend aussi en partie des changements géographiques et climatiques survenus au cours des âges, ou de ceux moins importants, périodiques ou continus, qui s'effectuent constamment sous nos yeux,

Mais, à côté des *exigences physico-chimiques* de chaque espèce et des *conditions écologiques* capables de les satisfaire et d'assurer *l'adaptation* de la plante à sa station, un autre facteur encore intervient, *le plus important au point de vue sociologique*, c'est la *concurrence qui s'établit entre toutes les espèces capables d'occuper une station donnée*, mais dont une partie seulement (pour des raisons d'espace tout d'abord) peut être admise à s'y installer. *La lutte pour l'occupation du sol, voilà le facteur social par excellence*, celui qui règle en définitive la composition florale et le groupement des espèces de chaque association, ainsi que la fréquence relative des individus qui la constituent. C'est lui qui, en dernier ressort, décide de l'admission ou de l'élimination de tel ou tel membre dans l'association

¹ A ce propos, la signification donnée au terme *génétique* par plusieurs phytogéographes modernes, me paraît impropre. La génétique étudie la naissance des races, des variétés ou des espèces en relation avec l'hérédité et la transmission des caractères par autofécondation ou par fécondation croisée (hybridation, métissage) ; le même nom ne saurait s'appliquer sans ambiguïté à la provenance géographique des membres d'une association végétale, ni à l'étude des changements subis dans sa composition florale sous l'influence de causes écologiques, historiques ou saisonnières. A cet égard, l'expression de *sociologie dynamique*, ou par abréviation *phytodynamique*, appliquée à l'étude des changements lents ou rapides (successions) qui se produisent sous l'influence des causes susmentionnées dans la flore d'une station ou d'un territoire donné, me paraît bien préférable et serait le pendant de *sociologie statique* ou *phytosstatique*, désignant l'étude de la composition et de la distribution florales d'une association *en état d'équilibre durable*.

La *provenance* des éléments floraux, notion *historique* impliquant leur *migration*, ne saurait être désignée par le même terme que leur *phylogénèse*, notion historique impliquant leur *filiation héréditaire* et qui intéresse davantage la Systématique que la Géobotanique.

réalisée en un lieu donné, faisant naître ainsi dans la distribution florale, en apparence désordonnée, une *ordonnance* que seule une analyse appropriée permet de déceler.

La chorologie sélective, sa méthode et son objet.

La lutte qui s'établit entre tous les candidats à l'occupation d'une station détermine donc une véritable *sélection*, l'une *sélective*, l'autre *éliminatoire*. Mais ce qu'il importe de noter, c'est que cette sélection s'effectue non au hasard, mais suivant certaines règles, suivant certaines proportions numériques qui trouvent leur expression dans le *Coefficient de communauté* des espèces occupant des stations comparables au point de vue écologique, dans *les courbes de fréquence locale et générale*, et tout particulièrement dans le *Coefficient générique* et dans les variations que ce coefficient présente en relation avec l'altitude, la latitude, l'étendue, le degré d'isolement des territoires floraux.

La sélection due à la concurrence détermine non seulement la proportion relative des espèces vis-à-vis des genres, mais encore maintient une proportion déterminée des espèces et des genres appartenant aux groupes taxonomiques d'ordre supérieur : Monocotyles, Dicotyles, Choripétales, Gamopétales.

Comme je le disais dans mon *Etude comparative de la distribution florale dans quelques formations terrestres et aquatiques*¹, le genre, la famille et la classe sont non seulement des unités taxonomiques, mais des entités biologiques. Dans la lutte qui s'établit entre eux, les individus végétaux sont non seulement les représentants de telle ou telle espèce plus ou moins bien adaptée, mais encore les champions de groupes biologiques plus élevés, genre, ordre et classe, auxquels ils assurent une proportion déterminée dans la distribution totale.

Vis-à-vis de la surabondance des candidats et du pouvoir d'expansion quasi illimité de certains d'entre eux, le jeu de la concurrence opère en définitive à la fois une *réduction numérique*, une *sélection taxonomique* et une *localisation géographique*.

Or ce phénomène, dont on ne saurait nier l'importance dans la constitution des associations végétales, ne rentre ni dans l'*auto-chorologie*, ni dans la *synchorologie*, au sens de E. RÜBEL. C'est pourquoi je propose de désigner les études qui s'y rapportent sous le nom de *chorologie sélective* (*Selektive Chorologie* ; *Selectiv Chorology*), dénomination qui se comprend aisément et qui est parfaitement

¹ *Revue générale de Botanique*. Tome 26, p. 46. Paris, 1914.

adéquate puisqu'elle signifie *distribution ou groupement des végétaux résultant de la sélection éliminatoire ou élective, due à la concurrence.*

* * *

Le fait initial sur lequel elle repose est celui de la *diversité florale élémentaire*, mise en lumière d'une façon méthodique et exprimée numériquement par le moyen des *coefficients de communauté* ; je renvoie à ce propos à mes premières publications de 1898 à 1901, en particulier *L'immigration post-glaciaire et la distribution de la flore alpine*¹, et *Méthode de détermination de la distribution de la flore alpine*².

Cette diversité élémentaire décelée dans de nombreux territoires, les uns très rapprochés, d'autres plus ou moins éloignés les uns des autres³, m'a conduit à cette loi fondamentale : *La richesse florale d'un territoire donné est directement proportionnelle à la diversité de ses conditions écologiques*⁴.

La loi de la richesse florale en fonction de la diversité écologique implique la notion de *l'étendue*, car avec l'étendue d'un territoire augmente nécessairement sa diversité écologique, sans qu'on puisse cependant observer à cet égard de proportionnalité rigoureuse.

Cette relation entre la richesse florale, soit le nombre des espèces associées et l'étendue du territoire occupé par l'association, a été récemment l'objet de recherches très intéressantes d'ARRHÉNIUS. En étudiant, au point de vue chorologique, la flore des îlots semés dans la Baltique non loin de Stockholm⁵, ou celle de l'archipel d'Aland, si minutieusement recensée par PALMGREN, O. ARRHÉNIUS signale, entre le nombre des espèces et l'étendue du territoire qu'elles occupent, une relation mathématique correspondant à la

¹ *Bulletin Soc. vaud. Sciences naturelles*, Lausanne. Vol. 36, 1900.

² Congrès international de botanique, Paris, 1900.

³ *Etude comparative de la distribution florale* : 1^o dans le bassin des Dranses (Valais) et quelques régions voisines ; 2^o dans une portion des Alpes et du Jura ; 3^o dans quelques régions des Alpes occidentales et orientales ; 4^o dans la région culminale du Jura méridional.

1^o et 2^o *Bulletin Soc. vaud. des Sciences nat.* Lausanne, 1901.

3^o *Jahresbericht der Naturforsch. Gesell.* Graubündens. Chur, 1902.

4^o *Bulletin de la Soc. botanique suisse*, 1901.

⁴ *Lois de distribution florale dans la zone alpine*. Bull. Soc. vaud. des Sciences natur. Vol. 38. 1902.

Gesetze der Pflanzenverteilung, etc. Flora, 1902.

Revue générale des Sciences, Paris, 1907.

The distribution of the Flora in the alpine zone. The new Phytologist. T. XI, 1912.

⁵ *Oecologische Studien in den Stockholmer Schären*. Stockholm, 1920, p. 12 et suivantes.

formule $\left(\frac{y}{y'} = \frac{\alpha}{\alpha'}\right)^n$, dans laquelle y = la surface occupée par α espèces, y' celle occupée par α' espèces et n = une constante. D'autre part, en divisant les logarithmes des nombres exprimant la somme des espèces par les logarithmes des surfaces croissantes occupées par ces espèces, il obtient une série arithmétique dont l'expression graphique est une ligne à peu près droite.

En effet, lorsque, dans un système de coordonnées rectangulaires, on porte en abcisses les logarithmes des nombres des espèces, en ordonnée les logarithmes des surfaces, on constate que $\left(\frac{y}{a}\right)^{\log. q} = \left(\frac{x}{b}\right)^{\log. p}$ formule dans laquelle y représente une surface d'étendue variable a , une surface élémentaire, cm^2 ou dm^2 prise comme unité, α le nombre des espèces sur la surface y , et b le nombre des espèces sur la surface a ; q étant l'accroissement du nombre des espèces lorsque la surface recensée s'accroît de la valeur p ¹.

En appliquant sa méthode de calcul à mes relevés floristiques concernant les prairies des Ormonts et celles du Chasseron, ARRHENIUS obtient des courbes qui concordent assez bien avec celles qui se rapportent à la flore des archipels baltiques, sans toutefois que la concordance entre l'observation et le calcul soit aussi grande dans le premier cas que dans le second. Ceci s'explique d'ailleurs par la grande uniformité écologique des « Stockholmer Schären » et des îles Aland, comparée aux conditions écologiques des prairies subalpines.

La relation mathématique reconnue par ARRHENIUS entre le nombre des espèces d'une association et l'étendue de celle-ci est certainement la contribution la plus sérieuse qui, depuis mes derniers travaux, ait été apportée à la chorologie sélective. Elle donne à ma loi de l'étendue un caractère de précision tout à fait remarquable².

¹ Je remplace par p la lettre o choisie par l'auteur, et qui peut prêter à confusion avec zéro.

² A ce propos, *Arrhenius* (loc. cit., p. 12) ne me rend pas pleinement justice lorsqu'il dit : « Der erste, der die Sache (rapport entre nombre des espèces et étendue) einer etwas eingehenderen Untersuchung unterzog, war JACCARD, der indessen das Ganze erledigte, dass man keinerlei mathematischen Zusammenhang zwischen der Grösse der Fläche und der Anzahl der Arten finden könne. » Or, dans mes *Lois de distribution florale*, loc. cit., p. 77, je dis : « je n'aurais jamais supposé *a priori* qu'il existât entre la richesse florale (autrement dit le nombre des espèces) et la diversité biologique (croissant avec l'étendue, comme je le dis plus loin), une relation presque mathématique, ainsi que j'ai réussi à l'établir par l'étude phytostatistique de quelques régions des Alpes ». ARRHENIUS a réussi à préciser cette relation que j'avais pressentie, et je tiens à lui en reconnaître le mérite.

DU RIETZ, il est vrai, dans un travail récent : *Ueber das Wachsen der Anzahl der konstanten Arten und der totalen Artenanzahl mit steigendem Areal in natürl. Pflanzenassocationen* (Botaniska Notiser Lund, 1922), en appliquant la formule d'ARRHÉNIUS à l'accroissement du nombre des espèces constantes de l'association du *Lecanora deusta-Ass* (I) et *Parmelia omphalodes* (II), dans l'île Jungfrun, ne réussit à en vérifier la justesse que pour de très petites surfaces (Minimiareal), et à condition de donner à n , suivant le cas, une valeur différente de celle indiquée par ARRHÉNIUS (5,4 par exemple, au lieu de 3,2).

Relevons, à titre de renseignement, les chiffres observés et calculés d'après la formule d'ARRHÉNIUS, concernant l'augmentation du nombre total des espèces en fonction de l'étendue dans les deux associations de *Lecanora* et de *Parmelia* I et II, mentionnées ci-dessus (d'après DU RIETZ, loc. cit., pp. 27 et 29).

	I		II	
Surface en cm ²	Nombre des espèces observé	calculé $n = 6,6$	Surface en cm ²	Nombre des espèces observé
1	2,26	2,26	1	1,27
4	2,59	2,79	4	2,13
25	3,24	3,68	25	3,49
100	4,19	4,54	100	5,40
400	5,57	5,60	400	9,22
2500	7,45	7,40	2500	15,37
10000	7,93	9,12	10000	18,44
			40000	24,78
				38,76

DU RIETZ estime que le matériel statistique sur lequel ARRHÉNIUS base ses déductions est insuffisant pour leur donner une valeur générale. La relation mathématique qu'il indique ne peut s'appliquer qu'à des associations homogènes et à condition de donner à n une valeur différente pour chaque association.

C'est un reproche analogue que m'adressent DU RIETZ¹ et TENGWALL, ainsi que E. RÜBEL, dans ses *Geobotanische Untersuchungsmethoden*¹, en insistant sur le fait que mes recherches statistiques ne se rapportent pas à des associations absolument homogènes et uniformes dans toute l'étendue des stations envisagées. Mais où trouve-t-on de pareilles associations se maintenant *ne varietur* sur

¹ Zur Methodologie, loc. cit., p. 78.

² Loc. cit., p. 219.

de grandes étendues ? Je ne les ai, pour ma part, rencontrées ni dans les toundras arctiques, ni dans les steppes désertiques du Turkestan, qui paraissent au premier abord réaliser la plus grande uniformité œcologique possible, mais où, néanmoins, une ou un petit nombre d'espèces dominantes sont seules « constantes » sur de grandes étendues, tandis que leurs compagnes sont différentes en des points relativement peu éloignés les uns des autres.

L'association parfaitement uniforme et homogène sur une grande étendue est un mythe, 1^o parce que l'uniformité absolue des conditions écologiques sur une grande étendue n'existe pas ; 2^o parce que les individus qui sont les représentants des espèces associées présentent tous des différences individuelles physiologiques et morphologiques (vigueur, précocité) plus ou moins marquées.

Le fait que la formule d'ARRHÉNIUS ne se vérifie que pour de petites surfaces, concorde pleinement avec la *diversité florale élémentaire* de composition florale mise en lumière par mes premiers travaux. Cette variation incessante qui, dans les formations en apparence les plus uniformes, se manifeste même sur des surfaces contiguës de quelques dm², montre combien varie d'un point à un autre le groupement des espèces associées. C'est précisément parce qu'elles sont décelables dans une formation phystionomiquement uniforme, constituée par des associations diverses ayant des exigences analogues au point de vue écologique, mais différant entre elles à cet égard par un degré de plus ou de moins, que les relations numériques dont nous parlons ont à nos yeux une si grande importance sociologique.

Les valeurs différentes qu'il y a lieu d'attribuer à la constante *n* dans la formule d'A., suivant les associations envisagées, ne seraient-elles pas, en définitive, l'expression des conditions sociologiques propres à chaque association ?

Du degré de fréquence.

Il y a longtemps déjà que, parmi les floristes, s'est manifesté le besoin d'exprimer d'une façon numérique le degré de fréquence des espèces d'une association déterminée¹.

En me servant, dans mes recherches sur la distribution florale, de la méthode des carrés, je ne songeais nullement à apporter à

¹ On trouvera dans J. BRIQUET : *Les méthodes statistiques applicables aux recherches de floristique* (Bull. Herbier Boissier, 1893. T. I, p. 133 et suiv.) un historique de leur emploi, entre autres l'indication d'une méthode pour évaluer numériquement la fréquence relative des espèces, mais appliquée à de grands territoires seulement.

la floristique une contribution nouvelle. Mon but était d'établir de quelle manière varie le degré de fréquence des espèces d'une association ou d'un groupe d'associations avec leur étendue, c'est-à-dire avec la surface qu'elles occupent. Les résultats auxquels je suis arrivé sur ce point sont consignés surtout dans mes *Nouvelles recherches sur la distribution florale*¹.

Ils font ressortir combien le degré de fréquence d'une espèce dans une association ou dans un groupe d'associations à caractère phisyonomique uniforme, varie d'un point à un autre. Ils permettent d'exprimer ces variations par des chiffres et par des courbes, dites *courbes de fréquence*, pouvant servir à caractériser soit l'ensemble de l'association, soit le groupement des espèces réalisé dans chaque portion restreinte (localité) de cette association (*courbe de fréquence locale*). Nous arrivons ainsi à déterminer, outre la *fréquence générale* des diverses espèces associées, leur *fréquence locale*, et à montrer dans quelle mesure leur *densité* varie d'un point à un autre. On pourrait en outre établir pour chaque espèce une courbe de *fréquence individuelle*, de manière à déterminer d'une façon plus précise son *abondance*.

Ainsi que je le disais à propos de la prairie alpine², « les espèces qui la constituent réagissent *individuellement* et *collectivement*. Une pareille association se comporte comme une *unité organique*³ ; ses diverses espèces, de même que les divers organes d'un organisme animal ou végétal, présentent entre elles une *corrélation* manifeste, et leurs *proportions relatives, tant numériques que spécifiques, révèlent une ordonnance qui n'apparaît point dans les variations du milieu où elles vivent.* »

C'est précisément cette ordonnance créée par la concurrence qui constitue le critère par excellence de la vie sociale.

¹ Bull. Soc. vaud. Sciences nat. Vol. 44, Lausanne 1908, entre autres pages 234 à 270, et graphiques 1-14 des planches XIII à XX.

² *Nouvelles recherches...*, 1908, loc. cit. Vol. 44, p. 265.

³ E. RÜBEL propose le terme de *Morphologie* pour désigner l'ensemble des caractères propres à cette *unité organique* de l'association à laquelle je fais allusion dans mon mémoire de 1908. (Voir E. RÜBEL : *Ueber die Entwicklung der Gesellschaftsmorphologie*. The Journal of Ecology. Cambridge, 1920.)

A mon avis, cette appellation a le désavantage de donner au terme « Morphologie » une acceptation extensive discutable ; car, en définitive, la forme est un caractère ou un ensemble de caractères essentiellement individuels. *Structure*, ou *organisation*, proposés sauf erreur par BRAUN-BLANQUET, seraient déjà plus adéquats. Quant à moi, je conserverais simplement le terme ancien de *Physionomie*. La physionomie d'une association résulte en effet essentiellement des caractères que E. RÜBEL fait entrer dans sa Morphologie : soit, la fréquence relative des espèces et l'abondance plus ou moins grande des individus qui les représentent, leur « taille » d'où dérive leur dominance apparente ; leur « constance » et même leur « type biologique » (*Lebensformen*).

Du coefficient générique.

Parmi les relations numériques propres à la chorologie sélective, celle qui exprime le rapport du nombre des genres au nombre des espèces et à laquelle nous avons donné le nom de *Coefficient générique*¹, s'est révélé un critère extrêmement heureux pour caractériser et comparer entre elles soit les flores de territoires étendus, soit celles d'associations restreintes. Si certains phytogéographes n'accordent pas au coefficient générique l'attention qu'il mérite, nombreux sont ceux qui voient dans le rapport du nombre des genres au nombre des espèces l'expression d'un caractère quasi organique de chaque association végétale.

O. DRUDE, dans son *Ecologie des plantes*², lui voue une attention spéciale, de même la plupart des phytogéographes anglais et américains ; H. GUYOT, dans son *Esquisse géographique et écologique sur le Valsorey*³ (pp. 147 à 149), en tire un critère qu'il applique aux groupes biologiques de végétation de cette contrée ; il en conclut que « plus le coefficient générique tend vers 100, plus l'association est caractéristique et stable ».

Mentionnons encore à ce propos les travaux de K. REGEL⁴, à Dorpat, de J. B. BEUMÉE en Hollande, de S. DZIUBALTOWSKI et de MALINOWSKI en Pologne, travaux sur lesquels nous reviendrons brièvement plus loin.

Dans mes *Lois de distribution florale*, j'ai signalé la curieuse

¹ Indiquant le nombre des genres pour 100 espèces. J. AMANN, dans *Les mousses du vignoble de Lavaux* (Mémoires de la Soc. vaud. des Sciences naturelles. Lausanne, 1922. № 1, p. 11), exprime le coefficient générique non pas pour cent espèces comme je le fais, mais par rapport au nombre total des espèces notées sur le territoire envisagé ; les chiffres ainsi obtenus ne sont pas absolument comparables entre eux. Ainsi, pour Lavaux, A. indique 148 espèces de mousses pour 66 genres, ce qui lui donne un C. gén. de 2,24, tandis qu'exprimé en %, il est de 44,6 %. Le C. gén. pour l'ensemble de la flore bryologique suisse (890 espèces et 183 genres) serait d'après A. 4,9, et en %

20,56 %. Le rapport $\frac{\text{C. g. total}}{\text{C. g. local}}$ n'est pas le même dans les deux cas ; en effet, $\frac{4,9}{2,4} > \frac{44,6}{20,56}$

Rappelons que le C. gén. pour les 2600 espèces de la flore vasculaire de la Suisse, est de 22 %, et pour celles du haut bassin du Trient (390 esp.) de 45 %. Il serait intéressant de comparer l'influence des variations des conditions écologiques sur les variations du C. gén., parallèlement chez les mousses et chez les plantes vasculaires d'un même territoire.

² *Die Oekologie der Pflanzen*, Braunschweig 1913, p. 258-262.

³ Publié par la Commission phytogéographique suisse. (Fondation E. Rübel. Zurich 1920.)

⁴ K. REGEL: *Statistische und physiognomische Studien an Wiesen*. Sept tabellen, 86 pages. Dorpat 1921.

En déterminant non pas le nombre des individus de chaque espèce, ou le nombre des espèces de chaque genre, mais leur *poids sec* (Heuanalysen), K. Regel arrive à des résultats absolument semblables aux miens, vérifiant ainsi leur valeur générale. (Voir loc. cit., p. 52.)

concordance qu'on observe entre le coefficient générique calculé sur l'ensemble de la flore. *C. g. total* et le *C. g.* des Dialypétales, des Gamopétales et des Composées envisagées séparément. Cette concordance se manifeste même sur des surfaces restreintes¹, et paraît être l'expression d'une relation quasi élémentaire. A cet égard, les Monocotylédones se comportent d'une façon particulière : dans les pays du Nord, le *C. g.* des Monocotylédones est inférieur au *C. g. total*, tandis qu'il lui est supérieur dans le Midi de l'Europe ; ces variations s'observent non seulement suivant la *latitude*, mais suivant l'*altitude* ; elles sont également sous la dépendance de conditions écologiques locales (grande humidité ou sécheresse accentuée), de sorte que la concordance du *C. g.* des Monocotylédones avec celui de la flore totale n'est pas aussi générale et complète que pour les Dialypétales et pour les Gamopétales. Toutefois, dans l'Europe centrale tout au moins, et lorsqu'on envisage des territoires de grande étendue, on constate qu'il se produit à cet égard une véritable compensation entre les diverses formations végétales, 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 ces actions contraires s'équilibrivent et que sous l'influence de la concurrence, ce facteur d'ordonnance plus puissant que les variations des conditions écologiques locales, plus puissant même que l'influence des causes historiques (voie de migration) ou celles de facteurs chorologiques régionaux², assure à chacun des grands groupes concurrents une proportion déterminée dans la distribution floristique globale.

Les rapports numériques qui s'établissent ainsi entre espèces, genres, familles et classes, s'expliquent comme nous l'avons relevé déjà, si l'on considère ces diverses catégories non seulement comme des entités taxonomiques plus ou moins arbitraires, mais bien comme des unités biologiques réelles, ayant leurs exigences écologiques particulières.

Une comparaison nous permettra de mieux développer notre pensée. Supposons un territoire capable de nourrir quelques milliers d'hommes arrivés à un certain degré de civilisation, c'est-à-dire ayant des besoins variés et sachant les satisfaire : les uns seront agriculteurs, d'autres artisans, d'autres industriels ou commerçants ; il y aura également des artistes, des professeurs, des magistrats,

¹ A. GUYOT : loc. cit., p. 149, l'a vérifiée également dans le Valsorey, qui compte moins de 500 espèces.

² Voir P. JACCARD : Revue gén. de botanique, 1914, loc. cit., p. 41-44 : « Influence des moyens de transports des graines ».

etc. A côté de certains besoins qui sont les mêmes pour tous (quantité minimum de nourriture, par exemple), chacune des catégories sus-mentionnées possède des exigences particulières ; la vie en commun n'est possible que si la satisfaction donnée aux exigences des uns ne rend pas impossible la satisfaction de celles des autres, mieux encore, la vie commune n'atteint son plein épanouissement et son état d'équilibre stable que si chaque membre de l'association en manifestant son activité propre, contribue à la satisfaction des besoins particuliers et au développement de l'activité de ses co-associés.

Ceci dit, supposons que le territoire imaginaire mentionné plus haut puisse subvenir à la nourriture de 100 000 hommes. Alors même qu'il assurerait l'alimentation minimum de tous, il ne pourra permettre à chacun des membres de la communauté de satisfaire leurs exigences spéciales que si tous n'ont pas exactement les mêmes besoins, et que si les diverses catégories d'individus, agriculteurs, artisans, commerçants, artistes, etc., y sont représentés en proportion des besoins spéciaux à satisfaire et des ressources disponibles. Admettons maintenant que le territoire en question ne nourrisse plus que 10 000 hommes. Pour que ces 10 000 hommes puissent réaliser le même degré de civilisation, c'est-à-dire soient en mesure de satisfaire les mêmes besoins variés mentionnés tout à l'heure, il faut que l'élimination de l'excédent des habitants soit non seulement *quantitative*, mais *qualitative* ; il ne faudrait pas qu'elle se fasse au profit d'une seule ou d'un petit nombre de catégories, qu'elle ne laisse subsister que 10 000 artisans ou 10 000 agriculteurs, par exemple, mais bien qu'elle porte sur tous les genres d'activité ou toutes les catégories de besoins qui, dans l'état précédent, vivaient en *concurrence*, ou mieux en *collaboration*.

Or, c'est plus qu'une analogie superficielle, c'est une ressemblance profonde que nous pouvons discerner entre les associations humaines et les associations végétales, ressemblance créée par la vie en commun d'organismes concurrents. Nous parlions tout à l'heure de « collaboration », ce par quoi se révèle le caractère plus ou moins symbiotique et réellement « social » de toute association humaine. Ce même caractère se retrouve dans les associations végétales : en réussissant à contenter leurs besoins propres, les diverses espèces vivant côte à côte se rendent des services mutuels, l'une créant des conditions favorables à la vie de l'autre. Si, d'une part, dans chaque localité, les espèces les mieux adaptées éliminent celles qui le sont moins, réalisant ainsi une *sélection éliminatoire*,

d'autre part, chaque membre de l'association rend possible, dans une localité donnée, le développement et l'extension d'autres espèces qui, sans cela, ne sauraient y prospérer, et qui sont ainsi l'objet d'une véritable *élection*. Cette *sélection élective*, si je puis m'exprimer ainsi, est précisément celle qui, pour chaque genre, détermine les espèces appelées à le représenter dans l'association, en d'autres termes, qui règle la *représentation proportionnelle* des divers concurrents les plus aptes à assurer la *stabilité* de l'association.

Notre manière d'envisager le genre et la famille comme des unités biologiques réelles ayant leurs exigences particulières, trouve un sérieux appui dans les récents travaux de sérologie appliquée à la systématique des végétaux et à la détermination de leurs affinités naturelles¹.

Deux espèces d'un même genre, alors même qu'elles diffèrent par leurs exigences écologiques, ont, « sérologiquement », plus d'affinité que deux espèces « écologiquement » plus semblables, mais appartenant à deux genres ou à deux familles différents. Les premières, présentant dans la constitution de leurs albumines une similitude plus grande que les secondes, pourront, à certains égards, être des concurrentes plus immédiates que ces dernières. Dans la lutte pour la conquête d'une localité donnée, écologiquement très uniforme, on peut s'attendre à ce que la sélection éliminatoire porte plutôt sur l'une des deux premières que sur les représentants appartenant à deux genres différents.

Inversement, il semble que dans la lutte pour la conquête du terrain, la sélection élective doive avantager davantage les représentants d'espèces sérologiquement distinctes, alors même qu'elles auraient, au point de vue écologique, des exigences analogues, que ceux d'espèces plus voisines, mais qui, par leurs caractères sérologiques, physiologiques ou toxico-chimiques, peuvent être les unes pour les autres des concurrentes plus immédiates. Nous ne sommes guère en mesure, il est vrai, de préciser, à l'heure qu'il est, la nature des caractères physiologiques communs aux diverses espèces d'un même genre. Ces caractères pourraient fort bien consister dans quelques propriétés communes à certaines substances toxiques ou stimulantes abandonnées dans le sol par les racines, et capables soit d'exclure soit de favoriser telle ou telle concurrente.

¹ Voir à ce propos, entre autres : A. Thellung, Ueber die Prezipitinmethode und ihre Anwendung für die Systematik der Pflanzenfamilien. Berichte der Naturforsch.-Gesell. Winterthur. 1917. (Neuere Wege der botan. Systematik.)

Applications pratiques de la chorologie sélective.

Voyons encore, quelles peuvent être les applications pratiques de la chorologie sélective dans les recherches phytogéographiques.

* * *

1^o Dans la question des *massifs de refuge*. La loi de *l'étendue* et celle de *l'isolement* permettent d'admettre que seuls des territoires suffisamment étendus ont pu servir de refuge à l'ensemble des espèces ayant repeuplé post-glaciairement la zone alpine ; la disparition de nombreuses espèces tertiaires hautes-alpines n'est vraisemblablement pas seulement la conséquence du manque de stations ou de conditions climatiques appropriées, mais plutôt celle du manque d'espace utile disponible.

Un territoire restreint, isolé dans la zone alpine, alors même qu'il possède des stations variées, capables d'héberger un grand nombre d'espèces, ne pourra néanmoins pas réunir *toutes* celles qui sont susceptibles d'y vivre, ni un nombre supérieur à celui qui est compatible avec son étendue et la diversité de ses conditions écologiques¹.

* * *

2^o Mais c'est surtout dans l'étude des «successions» que notre méthode d'analyse est appelée à rendre de réels services². La détermination du Coefficient de communauté, celle du Coefficient générique et celle du degré de fréquence locale, permettent d'exprimer sous une forme brève et précise, *en des termes comparables*, les modifications qui se manifestent dans la composition florale d'un territoire donné, ou dans celle de deux ou plusieurs «localités²» de ce territoire. Ces modifications, résultant de changements lents ou rapides, périodiques ou momentanés, dus à des variations d'ordre géographique ou climatique, ou bien à l'intervention de l'homme

¹ Voir à ce propos dans Bull. Soc. vaud. Sciences nat., Lausanne 1920, Procès-verbaux du 7/VII : P. JACCARD : *Une exception apparente à la loi du Coefficient générique. Florule de l'Isla Persa sur le glacier de Morteratsch.*

² Ce n'est, paraît-il, pas l'opinion de M. W. LÜDI qui, assez heureux pour trouver les moyens financiers nécessaires à la publication d'une étude de 444! pages et des planches sur la Phytodynamique de la vallée de Lauterbrunnen, n'a pas songé au parti qu'il aurait pu tirer de notre méthode comparative ; parmi les 90 notes ou mémoires de phytogéographie auxquels il se réfère, il ne mentionne pas un seul de mes travaux relatifs à ce domaine. (*Die Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentales und ihre Sukzession. Zürich 1921, Allgemeiner Teil. Bern 1919/1920.*)

³ Nous désignons par ce terme toute portion limitée, d'étendue d'ailleurs variable, d'un territoire donné, occupé par une association ou un groupe d'associations végétales

(cultures, éclaircies en forêts, etc.), se traduisent par *des changements dans les relations numériques entre espèces associées*. Ces changements sont la preuve *d'un état d'équilibre instable entre les divers concurrents*.

Les modifications subies par la flore d'un *territoire donné* ne pourront être évaluées d'une façon suffisamment précise que si les listes floristiques, relevées à divers intervalles, sont complétées par l'indication des coefficients de communauté, des C. génériques et des courbes de fréquence, qui seuls permettent une comparaison aisée et précise entre les divers états successifs de la végétation.

En déterminant simplement les coefficients de communauté et les C. génériques concernant les diverses ceintures de la végétation qui s'est installée sur les portions de la moraine frontale laissées libres par le retrait du glacier du Rhône, de 1874 à 1883, soit pendant dix années, j'ai montré, par exemple, en me servant des listes floristiques établies en 1887 par J. COAZ¹ : 1^o qu'à mesure que le terrain découvert s'enrichit en substances organiques, ses conditions écologiques se diversifient, *sa richesse florale augmente et son coefficient générique s'abaisse*; 2^o bien que le territoire d'ensemencement soit le même pour les dix zones ou ceintures successives découvertes par le retrait du glacier, le coefficient de communauté entre deux ceintures voisines diminue des plus anciennes aux plus jeunes.

S. DZIUBALOWSKI, dans son travail intitulé *Développement* (nous dirions plutôt *Succession*) *des associations végétales dans les abatis (clairières) du district de Sandomicz (Pologne) à la lumière d'analyses floristiques et statistiques*², utilise également la méthode comparative. D. s'est proposé d'analyser les modifications subies par la flore qui s'empare du terrain mis à nu par des coupes annuelles de bois effectuées pendant neuf ans de suite. La végétation des clairières contiguës ainsi constituées, dont les plus anciennes ont neuf ans et les plus jeunes un an seulement, passe par les trois phases successives suivantes : 1^o celle *d'association ouverte*; 2^o celle de *prairie*; 3^o finalement celle de *forêt*. S'inspirant de ma méthode d'analyse, l'auteur compare la végétation de ces clairières d'âges différents

¹ J. COAZ : *Du développement des plantes phanérogames sur le terrain abandonné par les glaciers.* (Archives de Genève, 1887.) P. JACCARD : Revue générale de botanique, tome XXVI, loc. cit., page 48.

² Comptes-rendus de la Société des sciences de Varsovie, 1918. Tome XI, p. 187 à 244. — E. MALINOWSKY, en appliquant la même méthode d'analyse floristique à la végétation des prairies des environs de Cracovie, confirme aussi pleinement mes « Lois de distribution florale ». (Voir : *Les courbes de Jaccard et les prairies des environs de Cracovie*, Kosmos ; Léopol 1911.)

et évalue les changements qui s'y manifestent dans le groupement respectif des espèces associées au cours de neuf années successives, par le moyen des coefficients de communauté, du coefficient générique et du degré de fréquence locale des diverses espèces. Nous ne relèverons ici que la conclusion finale de son mémoire (loc. cit., p. 244) : « Le groupement des espèces qui s'empare du terrain devenu libre n'est pas stable ; ce n'est qu'un anneau d'un processus continu qui a sa source dans les variations des conditions écologiques ; celles-ci sont provoquées par l'influence des espèces associées. Dans chacun de ces stades dominent certaines relations floristiques et statistiques que l'on peut exprimer par des *courbes de Jaccard*. Ces courbes sont l'expression de la concurrence entre diverses espèces. »

* * *

3^o Tant qu'un peuplement n'a pas atteint un état d'équilibre stable, les relations numériques, exprimées par les coefficients de communauté, les C. génériques, la fréquence relative locale ou générale des espèces, varient et diffèrent notablement de celles qu'on observe dans les associations ou groupes d'associations stabilisées. Ces variations, leur amplitude et leur durée pourront même servir à caractériser, ou du moins à exprimer la rapidité plus ou moins grande des changements qui se manifestent dans le groupement des espèces, et les phases successives par lesquelles il s'achemine vers la stabilité. Lors donc que J. BEUMÉE, dans son travail sur *L'analyse floristique du sous-bois des plantations de teck (TECTOMA GRANDIS)*, à Java, en relation avec l'âge et le développement de ces arbres, constate que ni les variations des coefficients de communauté qu'il obtient par la comparaison des diverses parcelles de son champ d'expériences, ni les courbes de fréquence des diverses espèces, ne concordent avec celles que j'indique pour les prairies alpines ou subalpines, il ne saurait en tirer aucun argument capable d'infirmer mes conclusions. Les différences observées montrent, au contraire, que la végétation qui s'installe dans une plantation forestière, c'est-à-dire dans un territoire dont les conditions écologiques ont été, au préalable, brusquement modifiées par la culture, n'a pas encore acquis son état d'équilibre ; le groupement des espèces y reste soumis à des changements répétés et ne saurait avoir les caractères chorologiques qu'il possède dans les associations stabilisées.

¹ Dissert. de l'Institut agricole et forestier de Wageningen, Hollande. 1922 (bei H. Veenman). (166 pages en hollandais.) Voir en particulier le chapitre VI : *Facteurs qui influent sur la distribution des plantes*, p. 61 à 83.

* * *

4^o La relation que présente le coefficient générique avec la diversité des conditions écologiques permet, dans certains cas, de contrôler la justesse des déductions tirées de la floristique. Un travail récent de A. PALMGREN : *Die Entfernung als Pflanzen-geographischer Faktor*¹, nous donne l'occasion d'exercer un contrôle de ce genre. A. Palmgren, qui, dans ses travaux sur la flore de la Finlande, travaux publiés à partir de 1915, redécouvre (?), en les confirmant, une partie des Lois de distribution florale² qui font l'objet de mes publications de 1900 à 1914, soumet la flore des îles de l'archipel d'Aland à une étude comparative, dont il tire la conclusion suivante : La diminution qu'on observe de l'Ouest à l'Est dans la richesse florale, soit dans le nombre des espèces notées sur les divers groupes d'îles de cet archipel (nombre qui passe de 299 pour Lemland et Jomala à 200 sur Brandö), est une conséquence directe de leur éloignement, c'est-à-dire de la distance qui les sépare de la côte suédoise, considérée comme centre de propagation pour leurs éléments floristiques. Cette diminution est si rapide et si surprenante, dit Palmgren (*loc. cit.*, p. 53), qu'on pourrait chercher à l'exprimer mathématiquement, ce qui permettrait de prévoir dans quelle mesure elle doit s'accentuer avec l'augmentation de la distance à la côte.

Palmgren admet donc implicitement qu'une île ayant la grandeur et la configuration de Lemland ou de Jomala, qui serait située à l'est de Brandö, à supposer que la distance de cette île à la côte finlandaise dépasse son éloignement de la côte suédoise, que cette île, dis-je, aurait, toutes autres conditions étant semblables, une richesse florale moindre que Lemland ou Jomala, situées plus près du continent³. Je suis, quant à moi, persuadé du contraire. Un coup d'œil jeté sur la carte jointe au mémoire de P., montre que les portions sud-ouest de l'archipel sont beaucoup plus « massives », moins déchiquetées, et qu'elles possèdent, au point de vue de la végétation, une surface utile plus considérable que les portions orientales ; par rapport à ces dernières, elles sont plus « continentales », si j'ose dire, moins « isolées », et les conditions qu'elles offrent à la végétation sont plus variées. Cette inégalité dans la diversité des conditions écologiques se traduit par les coefficients génériques qui, de Lemland à Brandö, soit de l'Ouest à l'Est, vont en augmentant, passant de

¹ *Acta pro Fauna et Flora fennica*, № 49, 113 p. et une carte. Helsingfors, 1921.

² Spécialement en ce qui concerne les degrés de fréquence.

³ C'est moi qui tire cette déduction logique du travail de Palmgren.

56,2 % à 66,6 %, ce qui, conformément à ma Loi de l'étendue et à celle de l'isolement, correspond à une diminution de la diversité des conditions écologiques, autrement dit à une plus grande uniformité.

Le coefficient générique pour la flore totale de l'archipel d'Aland étant 55 % (178 genres pour 324 espèces), on constate, en allant de l'Ouest à l'Est, que celui de Jomala est de 55,5 %, Lemland 56,2 %, Saltvik 57,6 %, Eckerö 58,2, Vardö 60,2, Sotunga 60,7, Kökar 63,6, Brandö 66,6. En me basant sur les observations que j'ai pu faire lors de mon passage aux îles d'Aland, et en m'appuyant sur l'examen de la carte de cet archipel, j'ai la conviction formelle que la diminution du nombre des espèces qu'on observe de l'Ouest à l'Est n'est pas la conséquence de la distance plus ou moins grande de ces diverses îles à la côte suédoise, mais qu'elle est déterminée directement par l'amoindrissement qui se manifeste de l'Ouest à l'Est dans la diversité des conditions écologiques, cette diversité moindre étant la conséquence du morcellement plus considérable de la surface utile offerte à la végétation, ce qui réduit son étendue et accentue son isolement. Si la position respective des îles d'Aland, par rapport à la côte suédoise, était l'inverse de ce qu'elle est, la partie occidentale, plus massive, étant à l'Est, et la portion plus morcelée à l'Ouest, au voisinage de la côte suédoise, *toutes les autres conditions restant semblables, je suis persuadé que la diminution de la richesse florale s'observerait de l'Est à l'Ouest*, et non de l'Ouest à l'Est.

L'examen des listes floristiques montre d'ailleurs que tous les éléments de la florule d'Aland appartiennent à la flore triviale de l'Europe centrale, répandue aussi bien en Finlande qu'en Suède, et qu'il ne s'y trouve aucun endémisme particulier. Dans ces conditions, la proximité plus ou moins grande d'un centre de propagation ne saurait avoir la même importance que dans la question de l'irradiation des espèces méditerranéennes vers des stations plus septentrionales, où règnent des conditions topographiques et des différences climatiques notables. Je songe en particulier à la vallée du Rhône et au pied du Jura, considérés comme voies de pénétration. Mais là encore, la question de distance, ou d'éloignement plus ou moins grand du centre de propagation n'a pas l'importance qu'on est tenté de lui attribuer au premier abord. Si le nombre des éléments méditerranéens va diminuant du Sud vers le Nord, même dans des stations en apparence propres à recevoir certains éléments floraux qui ne s'y maintiennent pas ou n'y parviennent pas, c'est, avant tout, parce que la *surface offerte* par les stations appropriées, autrement dit leur *étendue*, est de plus en plus réduite vers le Nord,

par rapport à la surface occupée par la flore triviale environnante, et parce que, écologiquement parlant, ces stations sont de plus en plus *isolées* vis-à-vis d'autres stations comparables. Ce sont des « îlots » ; or, comme nous l'avons relevé (*Lois de distribution*, loc. cit., p. 92 à 100), la flore des îles est, à *étendue égale*, non seulement plus pauvre que celle d'une partie comparable du continent avoisinant, quant au nombre de ses espèces, mais le Coefficient générique y est plus élevé, ce qui provient de ce que la diversité spécifique de chaque genre est plus faible. Sur 178 genres de la flore d'Aland, 119 genres n'y sont représentés que par une espèce¹.

Cette prédominance des genres monotypes, qui est un caractère général des flores insulaires, résulte certainement des conditions particulières dans lesquelles s'exerce la concurrence entre les espèces. Il semble que la végétation des îles, plus ou moins soustraite, par suite de son isolement, à l'apport continual d'éléments étrangers réalise un état d'équilibre plus stable que la flore des territoires continentaux en lutte plus directe avec l'immigration ininterrompue de transfuges venant des régions immédiatement voisines. *Cette plus grande stabilité s'accompagne d'une moindre diversité spécifique* ; la plupart des genres ne sont représentés, dans la lutte pour la conquête du terrain, que par une seule ou un petit nombre d'espèces.

Il serait, à ce propos, intéressant d'établir (ce qui, pratiquement, ne serait pas facile) si l'abondance ou la fréquence individuelle des espèces est, dans des conditions semblables, plus grande sur les îles que dans des portions continentales comparables.

Cet amoindrissement de la diversité spécifique dû à l'isolement qui restreint le nombre des concurrents ou limite la facilité d'entrer en concurrence, n'est pas sans analogie avec certains faits de sociologie humaine. Ne voyons-nous pas les îles, de même les petits pays, que leur constitution politique isole dans une certaine mesure de leurs voisins plus étendus, produire, en proportion, une élite moins diversifiée, en un mot moins fortement sélectionnée, que les grands pays, où la concurrence s'exerce sur une population plus nombreuse, placée dans des conditions plus variées.

* * *

5º L'intérêt de la chorologie sélective ne se limite pas à la distri-

¹ La diversité spécifique des *Alchemilles* (il y en a neuf !) s'explique par leur multiplication parthénogénétique, cause vraisemblable de leur variabilité. Il n'est pas certain qu'elles diffèrent entre elles au point de vue biologique autant que des espèces propagées par amphimixie. Quant aux *Carex* (il y en a 16), ils se répartissent en sous-genres, se comportant peut-être vis-à-vis de la concurrence comme des genres distincts.

bution des végétaux seulement. Elle n'a pas moins d'importance en géographie zoologique ; A. MONNARD¹ et J. PIAGET, dans leurs recherches sur la distribution des organismes de la faune profonde et sur celle des mollusques, ou R. FRICK² dans la *Loi de l'isolement*, confirment mes *Lois de distribution florale*, ce qui permet de les considérer comme des Lois sociologiques d'un caractère tout à fait général³.

Résumé.

En résumé, ma contribution à la Sociologie végétale consiste, d'une part, dans l'emploi d'une *méthode analytique et comparative* capable de rendre de précieux services dans l'étude du groupement et de la distribution des plantes⁴, en particulier dans la phytogéographie dynamique ; d'autre part, dans la mise en lumière d'un ensemble de *relations numériques* ayant le caractère de lois, et qui révèlent dans la distribution florale une ordonnance tout à fait remarquable. Les résultats obtenus jusqu'ici sur ce point constituent un corps de doctrine qui, dans ses grandes lignes tout au moins, paraît être à peu près définitif.

Certaines de ces relations semblent être plus ou moins indépendantes des conditions édaphiques, climatiques ou topographiques, influant sur la végétation.

Dans la flore alpine, par exemple, nous voyons que l'augmentation du nombre des plantes vivaces ou celle du nombre des plantes à fleurs *autogames* qu'on observe avec l'altitude, la prédominance des *anémochores* dans la zone élevée où le vent joue le rôle principal comme agent de transport des graines ; l'accroissement du nombre des *hémitropes* et des *allotropes* au-dessus de 2000 m., où dominent les insectes à trompe courte ou moyenne qui les visitent ; de même aussi la composition florale particulière du territoire d'ensemencement le plus proche d'un terrain libre offert à la végétation, ne troublent en rien la concordance que nous avons signalée entre les coefficients génériques des grandes divisions florales, alors même

¹ Voir à ce propos : A. MONNARD (Bull. Soc. neuchâteloise des Sciences nat., t. 44, 1918-1919).

² R. FRICK : Bull. Soc. neuchâteloise de Géographie, t. 28, 1919.

³ P. JACCARD : *Le Coefficient générique dans la distribution faunale*. (Actes de la Société helvétique des sciences nat., Lugano, 1919, et Bull. Soc. neuchâtel. de géographie, vol. XXIX, 1920.)

⁴ Les données numériques obtenues par cette méthode peuvent être exprimées graphiquement par des cartes de distribution comparatives. Voir à ce sujet le travail très complet et abondamment illustré de C. SCHRÖTER : *Ueber pflanzengeographische Karten*. Actes du Congrès de Bruxelles. 1910. p. 118, fig. 7 et 8.

que ces facteurs écologiques et sociologiques influent de façon fort différente sur la composition du tapis végétal¹.

Nous avons cru utile et opportun de réunir sous le nom de *Chorologie sélective* l'étude des relations numériques et des faits sociologiques dus à l'*action sélective* de la concurrence sur la distribution des plantes et sur leur groupement en associations, distinguant ainsi ce champ d'études de celui de l'auto- et de la synchorologie, qui consiste avant tout dans la détermination plus étroitement géographique de l'*aire* de distribution des espèces ou des associations.

Principes de terminologie.

Pour ce qui concerne la terminologie, j'en reste d'ailleurs aux propositions que j'eus l'honneur de présenter au *Congrès de Bruxelles* en 1910². Les phénomènes envisagés par le phytogéographe étant de deux ordres : 1^o ceux qui intéressent la plante considérée comme *réactif*, et 2^o ceux qui concernent *le milieu, cause des réactions provoquées*, il est nécessaire, pour les distinguer nettement dans le *language scientifique*, de les traduire par des expressions distinctes les visant particulièrement ; c'est pourquoi je proposais : 1^o d'employer le terme *Oecologie* ou *Ecologie*, uniquement pour désigner les facteurs climatiques, physiographiques (relief) et édaphiques³ (caractères du sol ou de l'eau), en lui rendant son sens

¹ Voir à ce propos : *Distribution florale dans quelques formations terrestres et aquatiques*. Rev. gén. de botanique, t. 26, 1914, p. 41 à 47.

² P. JACCARD : *Propositions concernant la Phytogéographie*, in Flahault et Schröter. Rapport présenté au Congrès sur cet objet, pages 20-22.

³ En ne respectant pas cette distinction, on arrive, comme E. RÜBEL dans son dernier ouvrage¹, à placer sur le même plan comme divisions équivalentes d'un même chapitre : 1. Die Standortsfaktoren ; 11. die klimatischen Faktoren ; 12. die Edaphischen ; 13. die biotischen ; 14. die orographischen ; ...voir même 17, die ökologischen Lebensformen.

Or, tandis que le sol, le climat et le relief sont des facteurs écologiques au sens étymologique du terme et peuvent être étudiés et caractérisés indépendamment de l'*action qu'ils exercent sur la plante*, le *Wuchsorlwettbewerb*, le *Wurzelwettbewerb*, le *Blattwettbewerb* sont des réactions de la plante vis-à-vis du milieu (oïkos), par conséquent des morphoses permettant à des plantes ayant des exigences différentes de vivre sur la même station.

Dans les *facteurs biotiques*, R. fait rentrer : 1^o les changements que, soit les végétaux soit les animaux font subir au sol et qui se répercutent sur la végétation (Phyto- und zoobiotische Wirkungen) ; 2^o l'influence que les plantes vivant en société exercent les unes sur les autres (plantes d'ombre et de lumière associées) ; 3^o les particularités qui permettent à des plantes ayant des exigences différentes de vivre soit simultanément, soit successivement sur le même terrain (profondeur inégale des racines) ; 4^o enfin, l'influence de l'homme, voulue (culture, drainage) ou fortuite (migrations, moyens de transport) sur la végétation naturelle.

¹ *Untersuchungsmethoden*, loc. cit. Inhaltsverzeichnis.

originel et étymologique (*oīkos*, demeure, habitation, et par extension, station, lieu occupé par, comme dans monoïque) ; 2^o conserver au terme *biologie* le sens large qu'il a dans « sciences biologiques » et parler, dans un sens général, de *facteurs écologiques*, déterminant des *réactions biologiques* ; ou bien de *facteurs biotiques*, lorsqu'on envisage l'action exercée par les organismes sur leur milieu ou, dans un sens plus large, sur leur entourage.

3^o Employer le terme de *Morphose* pour désigner les réactions de la plante vis-à-vis de son milieu. Les facteurs écologiques, de même que les facteurs biotiques, provoquent des réactions morphogéniques, en influant sur les *fonctions physiologiques*, en particulier sur l'absorption et la transpiration, la nutrition minérale et l'assimilation.

Considérant les *modifications physico-chimiques* (production d'humus, de substances organiques ou minérales (carbonate de chaux, silice), d'oxygène, d'acide carbonique, de toxines, etc.) provenant de végétaux ou d'animaux morts ou vivants, récents ou fossiles, comme relevant de la nature du sol et rentrant dans les *caractères édaphiques*, nous appellerons *facteurs éco-biotiques* ceux qui agissent sur le milieu écologique, tandis que nous qualifierons de *sociobiotique* l'influence que des plantes ou des animaux vivant côté à côté exercent les uns sur les autres.

Nous dirons donc, d'une façon générale, que les plantes vivant en société manifestent des réactions biologiques, soit des morphoses, résultant de l'action simultanée et concordante de *facteurs écologiques* et de *facteurs biotiques*, mais nous désignerons sous le nom d'*écomorphoses* les particularités morphologiques manifestement dues à l'influence dominante des conditions stationnelles (*oīkos*, les xéromorphoses, par ex.), réservant le nom de *sociomorphoses* à celles produites par l'action morphogénique de plantes associées ou compagnes (les plantes volubiles, les lianes, certaines épiphytes et parasites, par exemple). Sont des sociomorphoses également, la forme particulière, la taille, le port, etc., réalisés par chaque espèce et par chaque membre d'une association en rapport avec la part de sol, d'air, d'espace et de lumière que sa vigueur ou ses besoins lui permettent d'utiliser sans entraîner l'exclusion de ses co-associer. Tandis que les *écomorphoses* sont des *réactions individuelles*, les *sociomorphoses* sont une conséquence de la vie sociale, et constituent un phénomène sociologique¹.

¹ L'influence exercée sur la distribution des plantes par les animaux, à laquelle on pourrait ajouter l'influence involontaire de l'homme, de même celle du vent (anémochores) ou des courants marins, rentre, à mon avis, dans les *facteurs chorologiques*, lesquels n'ont qu'indirectement une influence biotique, au sens restreint du mot.

On distinguera ainsi soit des photo, des hyaro, des xéro, des thermo, des mécano, ou encore des organo-morphoses, considérées comme diverses formes *d'adaptation* au milieu¹ suivant que le facteur morphogénétiquement dominant sera la lumière, la chaleur, la sécheresse, ou bien l'action d'organismes épiphytes, endophytes, symbiotiques ou parasitiques.

Au point de vue phytogéographique, nous définirons donc la *Morphogénie* comme l'étude des réactions de la plante vis-à-vis de son milieu naturel, d'où résulte son *adaptation* à ce milieu, et sa *physionomie*. La morphogénie serait ainsi l'équivalent de l'autécoologie des auteurs récents.

Ne rentre pas, à mon sens, dans les facteurs biotiques tels que nous venons de les définir, l'influence consciente de l'homme agissant d'une façon raisonnée à la fois sur le sol et sur les plantes pour en obtenir un bénéfice personnel, ce qui constitue davantage un fait de géographie humaine que de phytogéographie prise dans son sens usuel.

* * *

L'influence mutuelle que des plantes associées exercent les unes sur les autres se manifeste non seulement par des morphoses, mais encore et surtout par le groupement particulier que les conditions de milieu et la concurrence leur imposent. L'étude des causes déterminantes de ces groupements est l'objet de la *Chorologie*.

Tandis que les *variations du climat*, lesquelles sont en rapport avec la latitude et l'altitude, conditionnent les *grandes zones géographiques de végétation*, ce sont la *nature du sol*² et son *relief*, joints à l'influence des facteurs biotiques, qui donnent aux *formations végétales*, constituées par des *types biologiques* plus ou moins étroitement adaptés, leur *physionomie* caractéristique et en font un des éléments du paysage (végétation des pierriers, des rochers des rivages, des prairies, etc.).

Quant aux *conditions locales du terrain*, qui varient à l'infini, elles interviennent surtout comme facteurs secondaires donnant prise à la concurrence qui s'établit entre les nombreuses espèces capables de s'accommoder d'une station donnée, favorisant l'une d'entre elles sur un point, telle autre sur un autre point, occasionnant ainsi cette *diversité élémentaire de la composition florale*, réalisée même chez des associations végétales semblables.

¹ Voir page 106 notre remarque concernant les races biologiques. Les types Raunkiäriens, *Chamaephytes*, *Cryptophytes*, etc., sont des morphoses correspondant à des influences climatiques saisonnières.

² Pour les formations constituées par les plantes *aquatiques*, ce sont la composition chimique de l'eau, l'étendue et la profondeur qu'elle occupe qui sont déterminantes.

* * *

En analysant d'une part, l'action que des végétaux ou, d'une façon générale, des êtres vivants, plantes ou animaux, exercent soit les uns sur les autres, soit vis-à-vis du milieu où ils vivent et qu'ils contribuent à modifier, et d'autre part, celle que le milieu exerce sur eux, nous pouvons distinguer les trois degrés suivants intéressant la phytogéographie :

- 1^o Action morphogénique du milieu sur les organismes provoquant des *écomorphoses*.
- 2^o Action *physico-chimique* des organismes sur le milieu, modifiant ses caractères écologiques (actions biotiques *pro parte*).
- 3^o Action morphogénique réciproque des organismes entre eux, engendrant des *sociomorphoses*.

Au point de vue phytogéographique, les phénomènes relevant de ces trois sortes d'actions réciproques concernent : 1^o soit la *distribution générale ou relative* des espèces végétales, dont l'étude s'appelle la *Chorologie*¹; 2^o soit les *réactions individuelles, ou morphoses*², que ces actions déterminent et dont l'étude constitue la *Morphogénie*; 3^o soit enfin les relations qui s'établissent entre les plantes par suite de leur regroupement en associations, relations dont l'étude fait l'objet de la *Sociologie*.

Le regroupement qui constitue une association végétale peut être stable, et l'association *stabilisée*, ou bien, au contraire, en voie d'évolution et de transformation plus ou moins rapide. Dans le premier cas, son étude rentre dans la *Phytostatique*, par opposition à *Phytodynamique* (et non pas génétique), à laquelle nous rattachons l'étude des successions, celle des migrations et, d'une façon générale celle des phénomènes chronologiques se rapportant à la phytogéographie.

Dans l'étude des associations, il y a lieu d'envisager : 1^o les *caractères extérieurs* facilement visibles des plantes associées (taille, dominance, densité, etc.), ce que E. RÜBEL réunit sous le nom de *Morphologie*, et J. BRAUN, d'organisation (voir notre remarque page 91).

¹ A l'étude de la Chorologie se rattache directement celle des moyens de transport des graines ; les « adaptations » qu'on observe à ce sujet sont des *choromorphoses*.

² Ce que la plupart des auteurs modernes, appellent improprement à mon avis, des *adaptations* (voir remarque p. 105). Certaines races biologiques (précocité, résistance à certains parasites, etc.) se distinguent, il est vrai, davantage par leur constitution chimique que par leurs caractères morphologiques particuliers, souvent malaisés à définir.

2^o leur *Morphogénie* (*Morphogénie écologique et sociologique*), comprenant l'étude des écomorphoses (auxquelles se rattachent entre autres les types biologiques tels que Chamaephytes, Cryptophytes, Thermophytes, etc.) et celle des sociomorphoses.

3^o la *distribution relative*¹ des espèces associées, établie d'après les méthodes de la *Chorologie sélective*.

* * *

Loin de moi l'idée de proposer un nouveau système de classification phytogéographique : je voudrais, au contraire, qu'on s'en tienne autant que possible aux termes généralement utilisés soit en Biologie, soit dans le langage usuel, *en leur conservant leur signification originelle conforme à l'étymologie*. Il n'est pas un fait phytogéographique important, je crois, qui ne puisse rentrer dans l'une ou l'autre des dénominations mentionnées ci-dessus. Vouloir établir en science des limites absolues et des cloisons étanches est un leurre. Il n'existe guère de catégories du savoir humain qui soit sans connexion directe avec une autre; vouloir, dans un domaine aussi complexe que la géobotanique, classer tous les cas possibles dans des rubriques distinctes dont le nom devrait exprimer en raccourci un aspect particulier ou une qualité de leur objet, c'est risquer de subordonner l'observation des faits au respect d'une terminologie dont la compréhension seule exige une sérieuse initiation préalable.

Restons simples, chers confrères, c'est le meilleur moyen d'être clair. Que chaque débutant renonce à créer pour sa science de prédilection des termes nouveaux correspondant à la conception qu'il s'en fait, d'autant plus que certains de ces néologismes ne sont pas sans ambiguïté, tel par exemple, le terme de *synusie* (dont il existe, paraît-il, trois degrés), et qui rappelle par trop la *sinusite*, cette affection catarrhale du cerveau qui trouble l'entendement.

*Laboratoire de Botanique générale et de
Physiologie de l'Ecole polytechnique
fédérale. — Zurich, juin 1922.*

¹ Leur distribution générale n'intéresse pas, à mon avis, la sociologie proprement dite.

