

**Zeitschrift:** Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles  
**Herausgeber:** Société Vaudoise des Sciences Naturelles  
**Band:** 38 (1902)  
**Heft:** 144

**Artikel:** Lois de distribution florale dans la zone alpine  
**Autor:** Jaccard, Paul  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-266762>

### **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:** 11.01.2026

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

# LOIS DE DISTRIBUTION FLORALE

## DANS LA ZONE ALPINE

PAR LE

Dr Paul JACCARD, professeur.

(Pl. XXVII-XXXI.)

### I

Depuis quelques années, les phytogéographes se sont préoccupés surtout de décrire soigneusement les divers types d'associations et leur degré d'adaptation au milieu. Il semble qu'ils aient négligé l'étude des causes capables de faire varier la composition spécifique d'un même type d'association pour envisager seulement celles qui, plus apparentes, en déterminent les caractères généraux. Or la connaissance de ces causes de variation nous renseignerait sur les exigences biologiques des diverses espèces végétales d'une façon beaucoup plus exacte que la simple considération des stations qu'elles habitent. Ce serait même un moyen détourné pour préciser les caractères œcologiques<sup>1</sup> des stations elles-mêmes, car les essais tentés jusqu'ici

---

<sup>1</sup> De *οἶκος* = maison demeure. — Les caractères œcologiques sont ceux qui résultent spécialement de la configuration topographique, du climat et des propriétés du sol.

pour les évaluer directement n'ont pas donné des résultats très satisfaisants. La chaleur spécifique, la capacité hygrométrique et la conductibilité thermique d'un sol sont des facteurs essentiellement variables d'un point à un autre, modifiables par la nature du revêtement superficiel autant que par celle des assises sous-jacentes ; leur évaluation ne peut être faite que d'une manière très approximative et ne représentera jamais qu'une valeur moyenne. Il me paraît difficile de trouver par cette méthode seule la raison de la distribution des espèces d'autant plus que dans l'appréciation des exigences biologiques de chacune d'elles, nous avons à tenir compte, non pas de la valeur de chaque facteur pris isolément, mais bien de leur résultante.

Je me suis demandé si, par l'étude méthodique et minutieuse de la distribution des espèces d'un même type de formation envisagé dans diverses localités d'un territoire déterminé, on n'arriverait pas à établir entre les variations de la distribution florale et les variations d'un ensemble de facteurs biologiques relativement faciles à apprécier, certaines relations constantes ayant le caractère de lois. Autrement dit, je me suis demandé s'il n'était pas possible d'apprécier l'influence des conditions œcologiques qui règlent la distribution florale, non par une méthode directe, grosse de difficulté et d'imprécision, mais par une méthode différentielle et comparative permettant d'évaluer les facteurs œcologiques par leurs variations et par celles qu'elles entraînent dans la composition florale.

C'est en somme renverser le problème.

\* \* \*

Avant d'exposer les résultats obtenus il importe de préciser certains termes qui reviendront fréquemment au cours de ce travail.

Je conserverai le terme de *formation* pour désigner la

*physionomie* d'un revêtement végétal auquel certains facteurs biologiques dominants impriment un caractère d'uniformité se maintenant sur une grande étendue. La formation est un élément du paysage : telles sont : la prairie, le pâturage de montagne, la tourbière, etc.

L'*association*, notion essentiellement floristique, est un groupement localisé d'espèces qui varie, dans l'intérieur d'une même formation, sous l'influence de certains facteurs secondaires.

L'association permet de caractériser les divers aspects d'une même formation, elle comprend une ou plusieurs espèces *dominantes* auxquelles s'ajoutent des espèces *compagnes*.

L'association est généralement désignée par sa ou ses dominantes. Sans changer de *physionomie*, une même formation peut présenter plusieurs *types d'associations* par changement de dominantes ou de compagnes.

Pour déterminer exactement le caractère d'une association et pour pouvoir apprécier ses modifications, il faut tenir compte : 1° de sa *richesse florale*, c'est-à-dire du nombre des espèces de l'association, abstraction faite du nom de ces espèces ; 2° de sa *composition florale*, c'est-à-dire de la *liste des espèces* qui la constituent, envisagées, non plus *numériquement*, mais au point de vue de la systématique ; 3° du *coefficient générique* c'est-à-dire du rapport du nombre des espèces au nombre des genres.

Pour que l'association soit complètement déterminée, on peut à côté de ces trois caractères principaux envisager encore : 4° la *fréquence individuelle*, c'est-à-dire la fréquence relative des individus des diverses espèces qui forment l'association ; 5° la richesse florale et la fréquence individuelle se traduisent par la *densité florale* de l'association ; celle-ci résulte du nombre total des individus qui la constituent et se manifeste, dans le cas d'une prairie, par exemple, plus ou moins par son *exhubérance*, bien



que ce caractère résulte aussi de la *vigueur* et de la *taille* des individus associés.

Dans ce travail, nous envisagerons surtout les trois premiers de ces caractères.

La comparaison de deux associations déterminées par leur composition florale nous conduit à établir leur *coefficient de communauté florale*.

Pour l'obtenir on procède de la façon suivante : 1° On commence par établir le *nombre* des espèces communes aux deux associations comparées, 2° on additionne le *nombre* des espèces de la première association avec le *nombre* des espèces de la seconde, 3° on soustrait de la somme obtenue le *nombre* des espèces communes aux deux associations et on obtient ainsi le *nombre total des espèces* existant sur les deux associations. Pour obtenir le coefficient de communauté, il ne reste plus qu'à évaluer en  $\frac{\circ}{\sigma}$  le *rapport* du nombre des *espèces communes* au nombre total des espèces.

Exemple : Deux prairies A et B possèdent, la première, 100 espèces, la seconde, 120 espèces ; 60 espèces leur sont communes ; elles possèdent ensemble  $100 + 120 - 60 = 160$  espèces distinctes : leur coefficient de communauté sera donc de  $\frac{60}{160} = 37 \frac{1}{2} \%$ .

Pour que la comparaison des diverses associations d'une même formation soit possible, il est nécessaire de distinguer la *station*, considérée comme la résultante d'un certain nombre de facteurs biologiques, de la *localité* ou portion du sol occupée par la station.

En établissant cette distinction, on attribue au terme *station* une acception exclusivement *écologique* réservant au terme *localité* un sens purement *topographique*, puisqu'il ne désigne pas autre chose qu'une certaine surface de terrain couverte par une association florale déterminée.

Ainsi que nous l'établirons au cours de ce travail,

l'uniformité phytionomique d'une formation végétale n'exclut pas de nombreuses variations dans le groupement ou *l'association* des espèces qui la constituent ; or pour rattacher les diverses associations d'une même formation aux variations secondaires de la station, il faut que nous puissions détailler la station en localités distinctes comme nous détaillons la formation en associations différentes.

En résumé, la méthode statistique et comparative que nous employons repose sur les deux principes suivants :

1° *Choisir dans un territoire d'une certaine étendue une série de subdivisions naturelles présentant entre elles, à côté de nombreuses analogies de conditions écologiques, un petit nombre de différences caractéristiques.*

2° *Déterminer par comparaison l'influence de ces analogies et de ces différences, envisagées comme facteurs de distribution, sur la composition florale des subdivisions comparées.*

*Compléter cette comparaison d'ensemble par celles des diverses localités appartenant à un même type de station.*

Ce n'est pas tout à fait une méthode expérimentale par le fait qu'il n'est guère possible de réaliser artificiellement des stations comparables à celles de la nature, mais elle s'en rapproche, puisque, par un choix judicieux des localités qu'on envisage, on peut arriver dans une certaine mesure à réaliser ce critère de l'expérimentation qui consiste à isoler d'un ensemble de conditions agissant simultanément, l'une d'entre elles, afin de déterminer son influence dans l'effet résultant.

Afin d'éviter tout malentendu, il me paraît également nécessaire de m'expliquer sur la signification d'un terme souvent employé par les phytogéographes et qu'il est nécessaire de bien déterminer : il s'agit de *l'immigration*.

Lorsqu'on se place au point de vue de l'histoire des flores, on peut dire à coup sûr que, à part un petit nombre d'espèces nivales, toute la flore des Alpes est le résultat

d'une *immigration post-glaciaire*. Elle a donc été, quant à ses espèces, directement déterminée par celles qui occupaient les contrées avoisinantes.

Toutefois le nombre des espèces qui auraient été susceptibles de s'introduire en chaque point déterminé de la chaîne alpine est beaucoup plus considérable que celui qu'on y observe en réalité.

Seules, les espèces, qui dans une localité donnée ont rencontré des conditions particulièrement favorables, ont pu prendre pied et par leur expansion exclure plusieurs concurrents.

Indépendamment de cette immigration ancienne, il y a une immigration actuelle résultant de causes de transport faciles à apprécier et dont les effets sur la composition florale d'une contrée dépendent de la composition florale des contrées avoisinantes.

Dans *chaque portion limitée* de la chaîne alpine, la composition et la distribution florales sont donc déterminées par l'action combinée de trois *groupes de facteurs* qui sont :

1<sup>o</sup> Les *sources d'immigration*, représentées par la composition florale des contrées avoisinantes.

2<sup>o</sup> Les *moyens d'immigration*, comprenant toutes les causes des transports que chaque plante ne serait pas capable *seule* d'effectuer. Dans ces causes rentrent : le vent, l'eau, les animaux (oiseaux, bétail, etc.), l'homme, qui sont les agents actifs des transports, et auxquels il faut ajouter la configuration topographique lorsqu'elle agit pour les favoriser <sup>1</sup>.

---

<sup>1</sup> L'influence du vent dans la composition florale de la zone alpine a été récemment fort bien mise en lumière par le D<sup>r</sup> Vogler dans sa dissertation inaugurale : *Ueber die Verbreitungsmittel der Schweizerischen Alpenpflanzen*. Flora 1901, où il montre que dans la flore alpine les espèces *anémochores* prédominent.

Ajoutons que les vents, indépendamment de leurs effets de transport, ont une influence climatique qui rentre naturellement dans les conditions écologiques, soit dans le facteur station.

3<sup>o</sup> *Les conditions œcologiques*, c'est-à-dire l'ensemble de tous les facteurs édaphiques<sup>2</sup>, climatiques et topographiques qui déterminent la *station*.

Ceci posé, il importe, pour éviter toute équivoque, de bien distinguer dans la distribution florale d'un territoire donné la *diversité numérique des espèces* de leur *diversité systématique*.

Tandis que la seconde est incontestablement influencée par les sources et les moyens d'immigration (que par abréviation nous pouvons appeler le *facteur d'immigration*), la première, c'est-à-dire la *diversité numérique* des espèces, semble dépendre presque exclusivement des conditions œcologiques de la région considérée, soit du *facteur station*. C'est cela seulement qu'exprime notre première loi : *La richesse florale d'une contrée est directement proportionnelle à la diversité de ses conditions œcologiques*.

Toutes les autres lois auxquelles nous arrivons apportent une confirmation indirecte à cette loi fondamentale.

Dans tout ce qui va suivre, qu'il s'agisse de richesse florale, de coefficient de communauté ou de coefficient générique, nous envisagerons le *nombre* des espèces plutôt que leurs caractères systématiques (bien que pour évaluer le nombre il faille passer par le nom des espèces), afin d'arriver à établir quelle influence exerce la diversité des conditions œcologiques sur la distribution des espèces propres à une région donnée.

Dans la diversité œcologique nous distinguerons les *facteurs primaires* capables de faire varier le caractère des stations et par conséquent des formations végétales (exposition, substratum, déclivité, etc.) et les *facteurs secondaires* dont les variations entraînent de simples modifications dans la richesse et la composition florale d'une association sans en changer sensiblement la physionomie.

<sup>2</sup> De *ἐδαφος* = sol. — Qui dépend des propriétés et de la composition du sol.

La première partie de ce travail concerne exclusivement la végétation de la *zone alpine* et spécialement la *prairie alpine*.

Les documents d'après lesquels sont établies les *lois de distribution florale* énoncées plus loin ont été recueillis en grande partie dans le bassin des Dranses, dans celui du Trient, dans celui d'Avers, dans le massif du Wildhorn et dans le Jura méridional et sont consignés dans les mémoires indiqués en note <sup>1</sup>. Pour donner à ce travail plus d'unité, je résumerai brièvement dans le chapitre suivant en y apportant quelques légères modifications et quelques éclaircissements, les résultats de mes précédents mémoires concernant :

A. La relation entre la richesse florale et la diversité écologique.

B. La diversité du milieu biologique.

C. La variabilité de composition florale des hautes prairies alpines et jurassiques.

---

<sup>1</sup> 1<sup>o</sup> *Etude géobotanique de la flore du haut bassin de la Sallanche et du Trient*. « Revue générale de botanique, » T. X., p. 32-72 ; une carte.

2<sup>o</sup> *Contribution au problème de l'immigration post-glaciaire de la flore alpine*. « Bulletin de la Société vaudoise des Sciences naturelles, » vol. XXXVI, p. 81-30 ; une carte

3<sup>o</sup> *Distribution de la flore alpine dans le bassin des Dranses*. Même publication, vol. XXXVII, p. 241-272.

4<sup>o</sup> *Etude comparative de la distribution florale dans une portion des Alpes et du Jura*. Même publication, vol. XXXVII, p. 547-579.

5<sup>o</sup> *Vergleichende Untersuchungen über die Verbreitung der alpinen Flora in einigen Regionen der westlichen und östlichen Alpen*. « Jahresbericht der Naturforschenden Gesellschaft Graubündens, » 1902.

6<sup>o</sup> *Gesetze der Pflanzervertheilung in der alpinen Region auf Grund statistisch-floristischer Untersuchungen* « Flora oder Allg. bot. Zeitung, » 1902. III Heft, 90 Bd.

7<sup>o</sup> *Distribution comparée de la flore alpine dans quelques régions des Alpes occidentales et orientales*. « Bull. soc. Murithienne du Valais, » 1902.

## II

## A.

C'est presque un lieu commun d'avancer que la flore d'une région accidentée à substratum complexe est plus riche que celle d'un territoire uniforme, mais je n'aurais jamais supposé *à priori* qu'il existât, entre la richesse florale et la diversité biologique d'une contrée, une relation étroite, presque mathématique, ainsi que j'ai réussi à l'établir par l'étude phytostatique de quelques régions des Alpes.

Le but primitif de mes recherches était en réalité d'établir quelle influence le *voisinage* ou les *connexions topographiques* avec d'autres contrées limitrophes possédant une flore analogue exercent sur la composition florale d'un territoire déterminé. J'avais choisi pour résoudre cette question les trois districts<sup>1</sup> suivants également distants l'un de l'autre d'une cinquantaine de kilomètres environ à vol d'oiseau.

1° *Le haut bassin de la Sallanche et du Trient*, entre le Dent du Midi et le Buet (Désignation abrégée Trient ou T.)

2° *Le massif du Wildhorn*, entre le Sanetsch et le Rawyl (Désignation abrégée Wildhorn ou W.)

3° *Le haut bassin des Dranses de Bagnes, Entremont et Ferret*, entre le col de Fenêtre et le col Ferret. (Désignation abrégée Dranses ou D.) (Désignation abrégée pour les trois districts Trient, Wildhorn et Dranses T.-W.-D.)

Malgré leur proximité relative, ces trois districts se rattachent à trois et même quatre régions botaniques distinctes : Alpes lémaniennes et massif du Mont-Blanc pour

---

<sup>2</sup> Nous employons ici ce terme de *district*, comme ceux de sous-district-région, territoire ou contrée, dans un sens purement *topographique* et nullement *phytogéographique*.

le bassin du Trient ; hautes Alpes centrales (Alpes pennines) pour le bassin des Dranses, et hautes Alpes septentrionales pour le massif du Wildhorn.

Le tableau suivant donne une idée de la richesse relative des 12 territoires comparés :

1. Territoire Wildhorn-Trient-Dranses. envir.	650 esp. <sup>1</sup>
2. » Wildhorn-Trient-Bagnes . »	615 »
3. Bassin des Dranses (Bagnes-Entremont-Ferret . . . . . »	600 »
4. Bassin du Trient (Emaney-Barberine-Salanfe) . . . . . »	470 »
5. Vallée d'Entremont (partie supér.) . »	465 »
6. » de Bagnes (en amont de Mauvoisin), avec hybrides, variétés et espèces accidentelles, 600 environ ! »	415 »
7. Bassin du Trient (partie calcaire seulement) . . . . . »	390 »
8. Val Ferret (entre le col Fenêtre et le col Ferret) . . . . . »	360 »
9. Wildhorn (entre le Sanetsch et le Rawyl compris) . . . . . »	350 »
10. Bassin du Trient (portion gneissique) »	310 »
11. Vallon de Barberine et Vieux-Emossons . . . . . »	310 »
12. Wildhorn (non compris Sanetsch et Rawyl) . . . . . »	300 »

L'ordre dans lequel nous venons de grouper les territoires ci-dessus correspond à leur *diversité œcologique* décroissante et non pas, comme on peut s'en rendre compte d'après la carte, à leur superficie.

Les comparaisons que j'ai poursuivies entre ces diffé-

<sup>1</sup> Les chiffres ci-dessus ne concernent que les *bonnes espèces*, ou *espèces linéennes*, abstraction faite des hybrides et des variétés.



rents territoires et leurs subdivisions m'ont amené à conclure que leur *richesse florale*, soit le nombre de leurs espèces, est essentiellement déterminée par les conditions actuelles propres à chaque territoire, ce que j'ai exprimé par cette première loi fondamentale :

#### I. LOI DE LA RICHESSE FLORALE

*La richesse florale d'une portion déterminée de la zone alpine est étroitement proportionnelle à la diversité de ses conditions écologiques.*

#### B.

Même dans des conditions de climat analogues, le milieu biologique est modifié à l'infini par les combinaisons multiples des trois facteurs exposition, substratum et déclivité, tellement qu'il doit être à peu près impossible de rencontrer dans la *zone alpine* un territoire de faible étendue possédant un substratum parfaitement homogène, n'ayant aucune déclivité, aucune exposition prédominante et possédant par conséquent une parfaite *uniformité biologique*.

*La diversité infinie du milieu*, telle est la règle qui domine dans les territoires alpins. Et pourtant, quel est le naturaliste qui n'a été frappé par la grande *uniformité physionomique* de la flore altitudinale et qui n'ait remporté de la haute montagne cette impression que la *majorité* des espèces des prairies et pelouses alpines se retrouve partout.

Cette opposition entre l'uniformité du tapis végétal alpin et la diversité du milieu biologique est plus apparente que réelle. A côté du caractère physionomique uniforme que confère à la flore alpine l'altitude et les conditions spéciales qui en dépendent, on peut se convaincre, par une phytostatique minutieuse, que la composition florale des



formations les plus caractéristiques, varie dans des limites considérables, alors même qu'on les envisage dans un territoire restreint.

D'autre part, la diversité du milieu est loin de se manifester intégralement à l'extérieur d'une façon apparente ; elle ne se trahit dans le tapis végétal que par un nombre relativement faible de *formations* correspondant à un nombre assez restreint de *types de stations*.

Ces stations, telles que : les prairies, les pelouses, les rochers, les éboulis, les sagnes (*Sphagnetum* et *Caricetum*) les bruyères (*Callunetum*), les pelouses sèches (*Curvuletum*), les combes de neige, les crêtes, les reposoirs du bétail, les alluvions, les berges escarpées des torrents, les cascades, résultent de l'influence dominante d'un petit nombre, parfois d'un seul facteur d'ordre général, mais peuvent différer dans leurs caractères secondaires de multiple façon sans le révéler d'une manière apparente par un changement d'aspect.

J'ai montré en effet que les districts T.-W.-D. et leurs sous-districts, malgré leur proximité et l'analogie de leurs conditions œcologiques, *possèdent une composition florale très différente* : sur 650 espèces environ il n'y en a guère que un tiers qui se rencontrent à la fois sur les trois districts T., W. et D. !

Les différences les plus fortes s'observent entre les districts et les sous-districts qui présentent entre eux le plus de dissemblance dans leurs caractères topographiques et édaphiques ; c'est ainsi que :

Entre Trient et Dranses, on rencontre 390 espèces communes sur 645, soit 60 % environ.

Entre Trient et Wildhorn, on rencontre 295 espèces communes sur 525, soit 56 % environ.

Entre Dranses et Wildhorn on rencontre 327 espèces communes sur 647, soit 50 % environ.

Mais, alors même que les conditions œcologiques des

territoires comparés présentent une grande analogie, leur composition florale est loin de présenter une ressemblance proportionnellement aussi forte.

C'est ainsi que :

Entre Trient (portion calcaire 390 espèces) et Trient (portion gneissique 310 espèces) on rencontre 225 espèces communes sur 470 soit 48 %.

Tandis qu'entre :

Trient (portion calcaire 390 espèces) et Wildhorn (massif calcaire 350 espèces) on rencontre 265 espèces communes sur 475 soit 56 %.

Il n'y a donc pas, comme on le voit, proportionnalité rigoureuse entre le pour cent des espèces communes et le degré d'analogie apparente résultant du substratum.

D'autre part on constate entre les sous-districts des Dranses les chiffres suivants :

Entre Bagnes et Entremont, on rencontre 370 espèces communes sur 645, soit 57 %.

Entre Ferret et Entremont, on rencontre 300 espèces communes sur 555, soit 54 %.

Entre Bagnes et Ferret, on rencontre 275 espèces communes sur 545, soit 50 %.

Pour faciliter les comparaisons, j'ai exprimé le degré de ressemblance ou de dissemblance que présente la composition florale de deux territoires en établissant leur *coefficient de communauté*, soit la proportion d'espèces communes, sur 100 espèces distinctes. Nous constatons donc que les districts et sous-districts T.-W.-D., pris deux à deux, possèdent un coefficient de communauté compris entre 50 et 60 % de leur flore totale, c'est-à-dire que sur 100 espèces récoltées sur T. et W. considérés comme un territoire unique, 50 à 60 espèces seulement se rencontrent à la fois sur les deux territoires T. et W. envisagés séparément.

Des faits précédents nous pouvons tirer la loi suivante :

## 2. LOI DU COEFFICIENT DE COMMUNAUTÉ

*La ressemblance des conditions écologiques de deux territoires rapprochés appartenant à la même région naturelle se traduit par leur coefficient de communauté florale.*

*Il n'existe pas de proportionnalité rigoureuse entre la valeur de ces coefficients et celle des analogies observées.*

### C.

Les espèces de la zone alpine du territoire T.-W.-D. sont en grande partie répandues dans toutes les Alpes avoisinantes; on constate cependant qu'une forte proportion d'entre elles font en réalité défaut sur de grandes étendues, bien qu'en apparence les conditions propres à leur développement soient partout réalisées.

A l'intérieur de leur aire de dispersion les espèces les plus communes posséderaient-elles, comme les espèces rares, une distribution discontinue et sporadique ?

C'est pour chercher à résoudre cette question que j'eus l'idée de faire porter la comparaison non plus sur la totalité des espèces de quelques districts ou sous-districts, mais seulement sur les espèces constituant un seul type de formation.

Je choisis pour cela la *prairie alpine* au-dessus de 1900 m. en m'adressant autant que possible à des localités comparables au point de vue de la déclivité, de l'humidité et de l'état d'avancement de la flore.

En déterminant les coefficients de communauté florale d'un certain nombre de prairies alpines, je vis que la diversité de composition florale constatée dans les districts et sous-districts T.-W.-D. s'observait aussi entre des

*localités* de peu d'étendue et distantes l'une de l'autre de quelques kilomètres seulement.

La comparaison poursuivie entre diverses prairies T.-W.-D. m'a permis d'établir que le nombre des espèces communes à deux d'entre elles n'est en moyenne que de 32 % de leur flore totale.

Sur 45 coefficients de communauté j'ai pu constater que plus des deux tiers, ou bien coïncident avec la valeur moyenne de 32 %, ou bien ne s'en écartent que de 1-5 %. Les coefficients extrêmes observés, 21 % et 42 % se rapportent à deux localités franchement dissemblables. On en peut conclure que, lorsqu'on envisage un nombre élevé de localités comparables appartenant au même territoire naturel, la valeur de leurs coefficients de communauté ne s'éloigne guère d'une valeur moyenne caractéristique pour le territoire considéré.

En face de cette constance relative des coefficients de communauté, on pourrait croire à l'existence d'un groupe d'espèces ubiquistes se répétant dans chaque localité et constituant un noyau permanent de communauté. Or ce n'est pas ce qui a lieu : sur 370 espèces récoltées sur 10 localités T.-W.-D, 108, soit presque un tiers, n'ont été notées que sur une seule localité et 73 sur deux localités seulement.

La composition florale de la prairie alpine varie dans une telle mesure qu'on ne trouve que 10 % des espèces qui soient communes à quatre localités à la fois, 3 1/2 % qui le soient à 6 localités et 1 1/2 % seulement qui soient communes à 8 localités.

L'examen de la distribution des espèces dans le Jura méridional nous conduit aux mêmes constatations.

Sur 237 espèces récoltées sur 12 localités jurassiques, 9 seulement ont été notées sur les 12 localités à la fois et 64 ne se rencontrent que sur une seule localité.

La grande variabilité de composition florale de la prairie

alpine m'apparut tout d'abord comme une conséquence de la grande variété des conditions œcologiques qu'on observe dans les vallées alpines.

En poursuivant mes comparaisons dans la zone culminale du Jura, si remarquable par l'uniformité de ses caractères topographiques, climatiques et édaphiques, je m'attendais à rencontrer une composition florale également uniforme.

Mais je pus constater que l'uniformité biologique et florale, qui frappe toujours lorsqu'on envisage la chaîne entière du Jura, fait place, lorsqu'on compare entre elles des localités restreintes, à une diversité qui pour être moins accusée que dans les prairies alpines n'en est pas moins encore très surprenante.

En comparant deux à deux la composition florale de 12 prairies-pâturages situées entre 1500 et 1700 m. dans le Jura méridional, j'ai pu constater que, malgré la grande uniformité de la zone supérieure du Jura, leur coefficient de communauté moyen ne dépassait pas 45 %, c'est-à-dire que moins de la moitié des espèces récoltées sur deux localités réunies se rencontrent simultanément sur chacune d'elles.

Des faits qui précèdent on peut déduire les lois suivantes :

### 3. LOI DE LA DIVERSITÉ DE COMPOSITION FLORALE

*La prairie alpine possède une composition infiniment variée. Les diverses localités, malgré l'uniformité physiologique qu'elles présentent, sont en réalité constituées par des associations florales très différentes. La proportion des espèces communes à deux d'entre elles n'est en moyenne que de  $\frac{1}{5}$  à  $\frac{2}{5}$  seulement du total de leurs espèces, et une espèce à peine sur cent se rencontre dans toutes ou presque toutes les localités d'un territoire même restreint.*

#### 4. DIVERSITÉ ŒCOLOGIQUE ÉLÉMENTAIRE

Cette diversité de composition florale se manifestant sur *chaque élément de surface*, indépendamment d'aucune cause extérieure facilement appréciable, nous pouvons en conclure que :

*En dehors des facteurs œcologiques généraux (facteurs primaires) il existe dans chaque point de la prairie alpine des causes locales de variation (facteurs secondaires) occasionnant une véritable diversité œcologique élémentaire, cause de la diversité florale observée.*

La comparaison des prairies alpines et jurassiques nous permet de confirmer la loi du coefficient de communauté basée sur la comparaison des districts T.-W.-D., en la complétant de la façon suivante :

#### 5. CONSTANCE RELATIVE DU COEFFICIENT DE COMMUNAUTÉ

*Bien que la composition florale d'une même formation varie profondément d'une localité à l'autre, les coefficients de communauté observés se rapprochent d'une valeur moyenne caractéristique pour la région considérée.*

Néanmoins, bien que la *proportion numérique* des espèces communes à deux localités quelconques de la prairie alpine soit sensiblement constante, on constate que les espèces communes aux localités 1 et 2, par exemple, ne sont pas les mêmes que celles qui sont communes aux localités 2 et 3, ou 3 et 4, ou 5 et 6, etc.

Lorsque la comparaison intéresse deux districts d'une certaine étendue, les chances de communauté florale sont augmentées par la multiplicité de leurs stations; autrement dit :

#### 6. LE COEFFICIENT DE COMMUNAUTÉ FONCTION DE LA DIVERSITÉ ŒCOLOGIQUE

*Le coefficient de communauté florale est d'autant plus élevé que chacun des territoires comparés possède une diversité œcologique plus considérable.*

## III

**Le coefficient générique.**

Dans toute association végétale, dans la prairie alpine en particulier, il y a lieu de distinguer *la diversité numérique des espèces* ou *richesse florale* de *la diversité systématique des espèces* ou *composition florale*.

Ces deux caractères, ainsi que je l'ai montré, varient dans une certaine mesure d'une manière indépendante, ou du moins sans que leurs variations présentent un parallélisme ou une proportionnalité nécessaire.

Il est toutefois possible de trouver une commune mesure à ces deux caractères par la considération du *coefficient générique* qui représente le rapport du nombre des genres au nombre des espèces d'un territoire déterminé, ou plutôt *le nombre de genres représenté par 100 espèces*.

En déterminant cette relation des genres vis-à-vis des espèces, pour un grand nombre de territoires d'étendue fort variable situés dans la zone alpine, je suis arrivé à reconnaître qu'elle est fonction constante de la diversité des conditions œcologiques, ce que j'ai exprimé par cette loi :

**7. LOI DU COEFFICIENT GÉNÉRIQUE**

*Le nombre des genres correspondant à 100 espèces est inversement proportionnel à la diversité des conditions œcologiques du territoire considéré.*

Autrement dit : lorsqu'on envisage des territoires de plus en plus variés dans leurs conditions œcologiques, on constate que chaque genre est représenté par un plus grand nombre d'espèces ; par conséquent : *que 100 espèces appartiennent à un plus petit nombre de genres*<sup>1</sup>.

---

<sup>1</sup> Ma définition du coefficient générique m'a valu quelques objections. Pourquoi, m'a-t-on dit, ne pas exprimer simplement le nombre moyen d'espèces correspondant dans chaque cas à un genre ? Cette manière de faire à laquelle j'ai songé présentait l'inconvénient de donner pour le quotient des rapports genres à espèces des nombres fractionnaires petits et très rapprochés. L'impos-



Telle est la relation fondamentale que j'ai établie par l'étude de la distribution de la flore dans la zone alpine et dans la zone culminale du Jura.

Afin de juger de son degré de généralité, j'entrepris de la vérifier sur des territoires plus étendus et situés dans d'autres conditions d'altitude et de latitude.

Le tableau suivant résume les résultats obtenus avec dix termes de comparaison remplissant ces conditions :

	Nombre des genres	Nombre des espèces	Coefficients génériques
Flore du monde entier	8527	102000	8,3
Flore d'Europe . . .	1220	9500	12,8
Italie, avec les îles . .	917	5050	18,1
France . . . . .	924	4700	19,7
Suisse . . . . .	697	2637	26,4
Allemagne (sans les espèces exclus <sup>1</sup> alpines)	717	2584	28
Flore valaisanne . .	592	1850	31
Flore de la chaîne du			
Jura . . . . .	580	1685	34,4
Scandinavie . . . . .	546	1572	35
Grande-Bretagne . .	491	1296	37,8

Ces chiffres sont tirés des ouvrages suivants :

Pour la flore du monde, du *Genera plantarum de Bentham et Hooker*.

» d'Europe, du *Conspectus floræ Europæ, de Nymann*,

» d'Italie, de *Flora italiana, de Arcangeli*.

» de France, du *Catalogue, de F. Camus*.

sibilité de les arrondir, sans en altérer trop profondément la valeur, donnait pour les comparaisons des nombres ne différant souvent que par la deuxième décimale. En considérant le nombre des genres pour cent espèces, on évite cet inconvénient.

Il suffit de se rappeler que lorsque le nombre des espèces correspondant à un nombre fixe de genres augmente, le coefficient générique diminue.



- Pour la flore de Suisse, de *La Flore suisse, de Greml.*  
» d'Allemagne, de *Die Flora von Deutschland, de Garke.*  
» valaisanne, du *Catalogue de la Flore valaisanne, par H. Jaccard.*  
» du Jura, de la *Flore du Jura de Godet.*  
» scandinave, de *Skandinaviens Flora von Hartmann.*  
» britannique, de *British Flora by Bentham and Hooker.*

Ces documents ne sont, malheureusement, pas absolument comparables. Les divergences des auteurs sur la manière d'envisager l'espèce en sont une des causes principales. Certains genres polymorphes sont ou bien découpés à l'infini, ou bien condensés à l'extrême. Les *Hieracium* en sont un exemple : tandis que l'auteur de la flore scandinave, sous l'influence de *Fries* sans doute, énumère 58 espèces d'Epervières, et que le Catalogue de H. Jaccard en mentionne 70 environ (!), Bentham et Hooker réunissent dans leur flore toutes les formes britanniques du genre en 7 espèces<sup>1</sup> !

On peut faire les mêmes remarques pour les genres *Rosa* et *Rubus* surtout, et dans une moindre mesure pour les *Potentilles* et les *Alchimilles*.

On peut remarquer toutefois que les flores d'Italie, de France, de Suisse et d'Allemagne, que nous avons prises

---

<sup>1</sup> Afin de ramener la diversité spécifique de ces genres à une juste proportion, j'ai opéré dans le tableau précédent une réduction proportionnelle des espèces indiquées en ne comptant, pour la Scandinavie, que 38 *Hieracium*, au lieu de 58 indiqués par la flore de Hartmann et pour la flore du Valais, 40, au lieu de 70 indiqués par le Catalogue de H. Jaccard.

Les diverses valeurs du coefficient générique pour les pays de l'Europe centrale ne dépendent pas de l'inégale diversité spécifique des genres riches en espèces, tels que : *Hieracium*, *Rubus*, *Rosa* et *Carex*. En faisant la somme des espèces de ces quatre genres, on obtient pour la flore de France 272 espèces; pour l'Allemagne 271, et pour la Suisse 274, soit des nombres presque égaux.

pour base de nos évaluations, sont sur ce point-là suffisamment concordantes pour ne pas nécessiter de corrections particulières. Ce sont elles aussi qui nous ont fourni les résultats les plus concluants.

La flore d'Europe et la flore du monde surtout présentent un obstacle beaucoup plus sérieux, c'est celui qui résulte du fait qu'elles sont incomplètement recensées.

La flore tropicale nous fournit chaque jour de nouveaux genres et de nouvelles espèces, et depuis la publication du *Genera* de Bentham et Hooker, le nombre des espèces connues a augmenté de moitié environ!

Néanmoins, les résultats consignés dans le tableau précédent présentent un réel intérêt et *confirment d'une manière indiscutable en lui donnant une valeur toute générale, la loi du coefficient générique précédemment énoncée.*

#### 8. LA RICHESSE FLORALE FONCTION DE L'ÉTENDUE

Comme nous l'avons constaté déjà pour les prairies des Alpes et surtout pour celles du Jura, une des premières conditions de diversité florale consiste dans *l'étendue* du territoire envisagé. Non pas que nous admettions une proportionnalité rigoureuse entre la richesse florale d'une contrée et son étendue, puisqu'il est surabondamment établi que deux territoires d'égale superficie, situés sous la même latitude, peuvent avoir une richesse florale fort inégale.

Ce que nous voulons dire, c'est que dans la contrée la plus uniforme en apparence au point de vue œcologique, alors même qu'elle constitue une station<sup>4</sup> unique, la richesse florale s'accroît avec la superficie que l'on considère de telle sorte que 200 m<sup>2</sup> de cette station possèdent plus d'espèces que 100 m<sup>2</sup>.

<sup>4</sup> Il est bien entendu que nous employons le terme station dans un sens purement œcologique.

Cet accroissement du nombre des espèces suivant l'étendue d'une station déterminée *n'est sans doute pas illimité*, mais sa limite n'est guère pratiquement déterminable, parce qu'il est difficile de rencontrer une station se poursuivant sur une grande étendue en restant parfaitement uniforme, ou du moins ne présentant d'autres causes de variations que celles tout à fait secondaires et presque inappréciables extérieurement qui existent dans n'importe quel substratum.

Théoriquement, cette limite serait réalisée par une station possédant sur toute son étendue rigoureusement les mêmes caractères œcologiques que sur un point quelconque de sa surface. A partir du moment où cette station posséderait toutes les espèces capables de s'y adapter, on peut admettre qu'elle n'en accueillerait pas de nouvelles par suite d'une augmentation d'étendue. Dans une pareille supposition, les facteurs secondaires que nous considérons comme les causes de la distribution des espèces à l'intérieur de cette station, ayant produit leur maximum d'effet, la distribution florale résultante présenterait un état d'équilibre stable.

En réalité, pareille station n'existe pas et ne saurait exister par le fait de sa contiguïté nécessaire avec d'autres ; l'homogénéité qu'elle pourrait avoir par elle-même serait modifiée par la diversité des stations avoisinantes, grâce aux éléments de concurrence qu'elles introduiraient.

#### 9. INFLUENCE DE LA CONFIGURATION TOPOGRAPHIQUE SUR LA RICHESSE FLORALE

En comparant la vallée de Bagnes à celles de Ferret et d'Entremont ou la flore alpine du bassin des Dranses à celle du bassin d'Avers (Grisons), j'ai montré combien varie, suivant la *configuration topographique des vallées*, le nombre des éléments subalpins qui s'introduisent dans la zone alpine et en augmentent la richesse

florale. Jusque vers 2000 m. les vallées de Ferret et d'Entremont possèdent nombre de types subalpins qui, dans la vallée de Bagnes, s'arrêtent net à l'étranglement de Mauvoisin.

Grâce à sa communication directe avec la zone inférieure chaude de la vallée du Rhône, la zone alpine du bassin des Dranses possède une centaine d'espèces subalpines et silvatiques qui manquent à la zone alpine du bassin d'Avers séparé de la vallée du Rhin par les gorges froides et sauvages de la Via Mala et de la Rofna, et de la zone des prairies subalpines par des escarpements rocheux ou par un épais rideau forestier.

#### 10. ISOLEMENT RELATIF DE LA ZONE ALPINE

Au point de vue de l'influence qu'exerce sur la flore d'une contrée déterminée celle d'une région avoisinante, la *zone alpine supérieure occupe une place à part* par le fait que ses éléments d'emprunt ne peuvent lui être fournis que *d'un seul côté* : par sa limite inférieure seulement.

Or, comme nous venons de le voir, il arrive assez souvent que la configuration topographique établit une limite tranchée entre la zone subalpine et la zone alpine, de sorte que dans ces cas-là, cette dernière se trouve réellement, au point de vue de sa végétation, complètement isolée, sa distribution florale représente alors un état d'équilibre à peu près stable de tous les éléments compris dans ses limites topographiques, équilibre résultant de l'action combinée des facteurs primaires et secondaires dans la concurrence qui s'établit entre tous ces éléments.

On peut se demander si, en cas d'isolement absolu d'une portion déterminée de la zone alpine, le même état d'équilibre se maintiendrait; si, par exemple, les types envahissants franchement alpins ne finiraient pas à la longue par étouffer une partie des types subalpins dont les graines,

dans des conditions ordinaires, sont constamment réintroduites par le vent ou les animaux.

A priori, cela ne semble pas probable, puisque on rencontre, dans presque toutes les portions de la zone alpine, nombre de types à distribution très disjointe et par conséquent trop complètement séparés de leurs autres stations pour que celles-ci puissent leur fournir des graines par voie d'immigration. Tels sont : (*Pleurogyne carinthiaca*, *Alsine aretioïdes*, *Aretia Vitaliana*, etc.)

## II. PAUVRETÉ DES FLORES INSULAIRES

D'autre part, il est curieux de constater que, *à étendue égale, la flore des îles* est non-seulement plus pauvre que celle des continents avoisinants quant au nombre de ses espèces, mais que leur coefficient générique est plus élevé, ce qui indique que la diversité spécifique de chaque genre est plus faible.

Le tableau suivant indique le coefficient générique de la flore de quelques îles ainsi que leur superficie en kilomètres carrés.

			C. g.	Superficie
Sardaigne .	1850 esp.	549 g.	30 ‰	23500 km <sup>2</sup> .
Iles Baléares.	1400 esp.	500 g.	36 ‰	5000 km <sup>2</sup> env.
Corse . . .	1625 esp.	599 g.	37 ‰	8800 km <sup>2</sup> .
Sicile . . .	2323 esp.	636 g.	27 ‰	25500 km <sup>2</sup> .

Tandis que l'Italie, la France et l'Espagne ont des coefficients génériques compris entre 18 et 19 ‰, les îles que nous venons de citer, qui n'en sont pourtant que des dépendances géographiques, possèdent, malgré leur grande superficie et leur proximité relative du continent, des coefficients génériques qui sont notablement plus élevés.

Autrement dit, sur ces îles, chaque genre possède en moyenne un nombre d'espèces presque moitié moindre que sur la portion de continent correspondant à la France, à l'Italie ou à l'Espagne.

C. Bicknell, dans sa *Flora of Bordighera and San Remo*, 1896, donne les chiffres suivants de genre et d'espèces pour une contrée de 400 km<sup>2</sup> environ, très voisine de la Corse, avec laquelle elle est comparable topographiquement et climatiquement; puisqu'elle s'étend depuis le bord de la mer jusqu'à l'altitude de 2000 mètres dans les Alpes maritimes :

Nombre des espèces.	Nombre des genres.	Coef. génér.	Superficie.
1700	630	37 ‰	400 km <sup>2</sup> .

Comme on le voit, cette petite portion de la Riviera possède un nombre d'espèces et de genres très voisin de celui de la Corse, placée dans des conditions analogues mais possédant une superficie vingt-deux fois plus grande.

La Sardaigne, presque trois fois plus étendue encore que la Corse, à laquelle elle confine, possède un coefficient générique de 30 ‰, soit de 7 ‰ seulement inférieur à celui de la Corse.

L'influence de l'étendue sur la richesse florale et spécialement sur la valeur du coefficient générique ressort également d'une façon très nette de la comparaison des trois régions voisines suivantes : Environs de Fréjus, environs de Bordighera et San Remo, et Vallée de Diano Marina sur la côte de Ligurie.

Voici les chiffres concernant ces trois régions :

	Nombre des espèces	Nombre des genres	Coef. générique	Altitude approximat.	Superficie approximat.
1. Environs de Fréjus <sup>1</sup>	1340	515	38 1/2 ‰	0-400 m.	500 km <sup>2</sup> .
2. Env. de Bordighera et San Remo <sup>2</sup> .	1700	630	37 ‰	0-2000 m.	400 km <sup>2</sup> .
3. Valle di Diano Marina <sup>3</sup>	820 <sup>4</sup>	515	49 1/2 ‰	0-500 m.	53 km <sup>2</sup> .

<sup>1</sup> D'après Perreymond. *Plantes phanérogames des environs de Fréjus*, 1833.

<sup>2</sup> D'après C. Bicknell. *Flora of Bordighera and San Remo*, 1896.

<sup>3</sup> D'après L. Ricca. *Catalogo delle piante vascolari spontanee della zona olearia nelle due valli di Diano Marina et di Cervo*, 1870.

<sup>4</sup> Avec l'adjonction de quelques *Hieracium* nouvellement signalés dans la région.



Si le coefficient générique de la région n° 2 est supérieur à celui de la région n° 1 pourtant plus étendue, c'est qu'elle embrasse toutes les altitudes comprises entre le niveau de la mer et la zone alpine, ce qui, en réalité, augmente sensiblement sa superficie florale tout en donnant plus de diversité à ses conditions écologiques.

L'exception à la loi de l'étendue que nous formulons plus loin, n'est donc qu'apparente ; il est même probable qu'en faisant rentrer dans la flore de Fréjus les cryptogames vasculaires et en apportant au Catalogue de Perreymond quelques modifications pour le rendre plus comparable à celui de Bicknell, la différence de  $1\frac{1}{2}\%$  entre leurs coefficients génériques serait encore accrue légèrement.

Quant à la région n° 3, bien qu'elle confine presque à la région n° 2, sa faible superficie et la faible altitude du territoire envisagé se traduit par une élévation considérable du coefficient générique.

Mais l'exemple le plus remarquable d'augmentation de la richesse florale et d'abaissement du coefficient générique suivant l'étendue nous est fourni par la flore de la Ligurie, où, sur une superficie de 6500 km<sup>2</sup> d'après O. Penzig, *Floræ ligusticæ synopsis* 1897, on compte 869 genres et 3166 espèces, soit un coefficient générique de 27,4 %, alors que les 400 km<sup>2</sup> de la même contrée explorés par C. Bicknell possèdent un coefficient générique de 37 %.

## 12. COEFFICIENT GÉNÉRIQUE DES FLORES INSULAIRES

Bien qu'il soit très difficile d'obtenir des données complètes et comparables, les résultats précédents m'ont engagé à déterminer les coefficients génériques d'un certain nombre d'îles situées sous diverses latitudes, présentant divers degrés d'isolement vis-à-vis du continent et possédant des superficies des plus variées, afin de voir s'il existe

entre la valeur de leur coefficient générique et leur étendue une relation appréciable.

Le tableau suivant (pages 96-97) résume les données que j'ai pu recueillir sur ce point.

Les îles envisagées dans le tableau suivant ont été groupées autant que possible par régions géographiques naturelles pour les rendre comparables. Malheureusement, comme nous le disions plus haut, les documents botaniques disponibles sont loin d'être complets et toujours comparables; d'un autre côté la configuration topographique et géologique ainsi que les conditions climatiques sont souvent si différentes qu'il semble même, a priori, qu'une comparaison entre la végétation des îles et leur étendue soit absolument illusoire. Néanmoins le tableau précédent montre que d'une manière générale, lorsqu'on considère des différences de quelques centaines de kilomètres carrés, et dans des conditions de climat analogues, *le coefficient générique des flores insulaires est d'autant plus petit que la superficie de l'île est plus grande.*

Des documents encore peu nombreux mais significatifs me permettent même de prévoir avec une grande probabilité que, toutes autres conditions restant semblables, la flore d'un archipel possède un coefficient générique plus élevé que celle d'une île unique de même superficie.

Il semble aussi que l'influence de la superficie sur la valeur du coefficient générique des flores insulaires soit plus sensible dans la zone tropicale que dans la zone tempérée. L'île de Ceylan, par exemple, malgré ses 64 000 km<sup>2</sup> et sa proximité du riche domaine floral indou, a un coefficient générique de 35-36 % seulement; tandis que des îles plus petites, comme la Sicile ou la Sardaigne, ont un coefficient générique de 27 % et 30 %, chiffre qui n'est atteint que par les Philippines, situées aussi dans la zone tropicale, mais possédant une superficie quatre fois et demie plus grande que Ceylan.



Tableau des coefficients génériques de quelques îles :

NOM DES ILES	Latitude approximative	Superficie en km. <sup>2</sup>	Nombre des genres	Nombre des espèces	Coefficient générique en %	OBSERVATIONS
<b>I. Océan glacial arctique.</b>						
Spitzberg . . . . .	76-80° N.	70,000	54	116	46	(A moins d'indications contraires, la superficie est celle de l'île principale avec les îles voisines).
Islande . . . . .	65° N.	105,000	175	433	40	D'après Hemsley : <i>Juscel flora</i> .
<b>II. Atlantique nord.</b>						
Bermudes . . . . .	32° N.	200	109	144	76	Calculé pour la flore indigène.
» . . . . .	—	—	231	326	71	Calculé pour la flore totale.
Açores . . . . .	38-40° N.	1,800	249	478	52	Chiffre approximatif évalué d'après divers documents incomplets.
Madère . . . . .	28° N.	800	—	—	60 ?	
<b>III. Méditerranée.</b>						
Sicile . . . . .	du 36° au 42° N.	25,500	636	2323	27	D'après Tornabene : <i>Flora Sicula</i> , 1887.
Sardaigne . . . . .		23,500	549	1830	30	D'après W. Barbey et F. Mayor : <i>Flora Sardoae</i> .
Corse . . . . .		8,800	599	1625	37	D'après de Marsilly : <i>Catalogue de la flore de Corse</i> , 1872.
Baléares . . . . .		4,500	480 environ	1200 environ	40	C. g. obtenu en combinant les indications des catalogues de Wilkomm (1872) et de Barcelo (1879-1884) et calculé sur la flore spontanée.
Céhalonie . . . . .		1,000 ?	460 ?	1000 ?	46	Catalogues incomplets.
Zante . . . . .	}	800 ?	350 ?	800 ?	45	Une grande partie de l'île est occupée par des cultures.
Malte . . . . .		500	317	716	44	D'après Stephani, Mayor et Barbey, Karpathos, 1895.
Karpathos . . . . .		300	290	522	55	D'après Th. de Heldreich.
Egine . . . . .		83	320	576	55	
Ischia . . . . .		36	425	960	36	
Capri . . . . .		10	403	780	51	
Capraja . . . . .		1-2	273	470	58	

IV. Atlantique sud.		Entre 2° et 20° S.	Ilots volcaniques d'une contenance d'une centaine de km. <sup>2</sup> (122) au maximum et 10 au minimum.			C. gén. moyen 75 %	D'après les indications de Hemsley et en n'envisageant que la flore indigène seulement.
Fernando Noronha . . .	Ascension . . .						
Ste-Hélène . . .	Trinidad . . .						
Tristan da Cunha . . .							
V. Océan Indien.		5°-10° N.	64,000	1050 environ	3000 environ	35-36 %	D'après Trimen, <i>Flora of Ceylan</i> , à laquelle il manque les Graminées et les Cypéracées (120 genres environ) et les Crypt. vasc. Id.
Ceylan . . .							
Socotora . . .		16° N.	3-4000	324	600	54	
Seychelles . . .		3° S.	2-300	180	258	70	
Rodriguez . . .		20° S.	—	119	176	68	
St-Paul, îles Amsterdam		38° S.	100 env.	12	16	75	
VI. Océan antarctique.		48° S. de 46° à 53° S.	3,700 2-400	18 — — —	21 — — —	C. gén. moyen 98	Pour la flore indigène seulement. Pour la flore indigène seulement.
Iles Kerguelen . . .	Heard Island . . .						
Crozet . . .	Marion . . .						
VII. Océanie australe.		40° S. 40° S. Entre 44° et 54° S.	270,000 68,000 150-800 environ	343 394 — —	1094 1063 — —	C. gén. moyen 79	D'après Engler.
Nouvelle Zélande . . .	Tasmanie . . .						
Macquarie, Auckland	Chatham Campbell . . .						
VIII. Océan Pacifique.		33,5° S. 18° N. 5-9° S.	52 — —	93 90 263	118 116 367	78 78 72	Flore totale. 1 Petites îles dont la plus grande mesure environ 200 km. <sup>2</sup> . 2 Archipel de onze îles dont les plus grandes ont environ 200 km. <sup>2</sup> ; elles s'étendent sur 900 km. de longueur. Flore indigène.
Juan Fernandez . . .	Mariannes <sup>1</sup> . . .						
Molouques S.-O. <sup>2</sup> . . .							
Galapagos . . .	Hawai . . .	0° 20° 10° N.	1500 env. 25,000 296,000	164 365 1002	332 1000 3466	50 36,5 29	
Philippines . . .							

La chose s'explique par l'intensité de la concurrence, laquelle est d'autant plus grande sur un espace donné qu'elle s'exerce entre les représentants d'un plus grand nombre de genres. C'est ainsi que, sur les 300 Urticacées connues dans l'Inde entière, Ceylan n'en possède que 68, soit un cinquième environ, bien que des 45 genres indous de cet ordre 27, *soit plus de la moitié*, se trouvent dans cette île.

En résumé, alors même qu'il s'agit d'archipels de grande étendue, situés dans le voisinage de continents appartenant à un domaine floral très riche, on constate que leur flore possède un coefficient générique toujours notablement inférieur à celui d'une portion continentale de même étendue et de conditions œcologiques analogues.

Toutes les îles que nous venons de voir possèdent une proportion de genres monotypes considérable, et, lorsque leur superficie ne mesure qu'une centaine de kilomètres carrés, *qu'elles sont très isolées et qu'on n'envisage que leur flore indigène*, leur coefficient générique s'élève à 80 %, et peut même atteindre 100 % alors même qu'il s'agit de terres situées dans des conditions très favorables au développement de la végétation.

De ce bref aperçu, que le manque de documents précis nous empêche pour le moment de compléter par de plus nombreux exemples, nous pouvons conclure qu'à égalité de conditions œcologiques, *l'étendue* et le *degré d'isolement* d'une contrée influent sur sa richesse florale et spécialement sur la valeur de son coefficient générique, ce qu'on peut exprimer par les deux propositions suivantes :

1<sup>o</sup> *A égalité de condition œcologiques, le coefficient générique diminue lorsque l'étendue du territoire envisagé augmente.*

2<sup>o</sup> *Dans les mêmes conditions d'analogie, le coefficient générique est plus élevé dans les îles que sur les portions continentales de même étendue qui s'en rapprochent le plus.*

### 13. FORTE PROPORTION DES GENRES MONOTYPES DANS LES FLORES INSULAIRES ET DANS LES ZONES ALPINE ET NIVALE

L'élévation du coefficient générique dans les flores insulaires résulte moins de la faible quantité du nombre des espèces que *de la forte proportion des genres monotypes ou ditypes*, ainsi que nous le montrent les chiffres suivants :

Nom des îles.	Total des genres.	Nombre genres monotypes.	% des genres monotypes.	Nombre des genres ditypes.
Les Molusques S.-O.	263	205	74 $\frac{0}{0}$ <sup>1</sup>	39
Iles Sandwich . . .	365	170	46 $\frac{0}{0}$	
Bermudes . . . . .	109	94	86 $\frac{0}{0}$	11
Juan Fernandez . . .	93	63	78 $\frac{0}{0}$	11
Iles de l'Amirauté . .	66	63	95 $\frac{0}{0}$	3

*Or c'est précisément ce que l'on observe aussi dans la zone alpine* où l'on constate qu'avec l'altitude la proportion des genres monotypes augmente. Ainsi pour la flore culminale des Alpes Graies on obtient les chiffres suivants <sup>3</sup> :

Proportion des genres monotypes suivant l'altitude.

De 2600-3200 m.	59 g. monotypes sur 103	soit 57 $\frac{0}{0}$
» 3200-3500 »	31 » »	42 » 73 $\frac{1}{2}$ $\frac{0}{0}$
» 3500-4000 »	14 » »	19 » 74 $\frac{0}{0}$

La conséquence de ce fait c'est que dans la zone alpine *le coefficient générique augmente avec l'altitude*.

Pour la même zone alpine des Alpes Graies entre 2600 et 4200 m. on constate les coefficients génériques suivants :

<sup>1</sup> Calculé d'après le nombre des genres indigènes de Phanérogames seulement.

<sup>2</sup> D'après le nombre des genres de la flore indigène.

<sup>3</sup> Etablis d'après les documents de Vaccari.

Entre 2600 et 3200	103 g. et 193 esp.	C. g. 53 $\frac{1}{3}$ ‰
» 3200 et 3500	42 g. et 61 esp.	68,8 ‰

Au delà, les conditions de vie n'étant plus accessibles qu'à un petit nombre de genres spécialement adaptés aux stations nivales, tels que *Androsace* et surtout *Saxifraga*, dont cinq espèces se maintiennent dans les plus hautes altitudes, le coefficient générique n'augmente plus.

En effet, au-dessus de 3500 m. on ne trouve plus dans la même région des Alpes Graies que :

19 genres avec 27 esp. dont 5 Saxifrages = 63 ‰ coeff. gén.

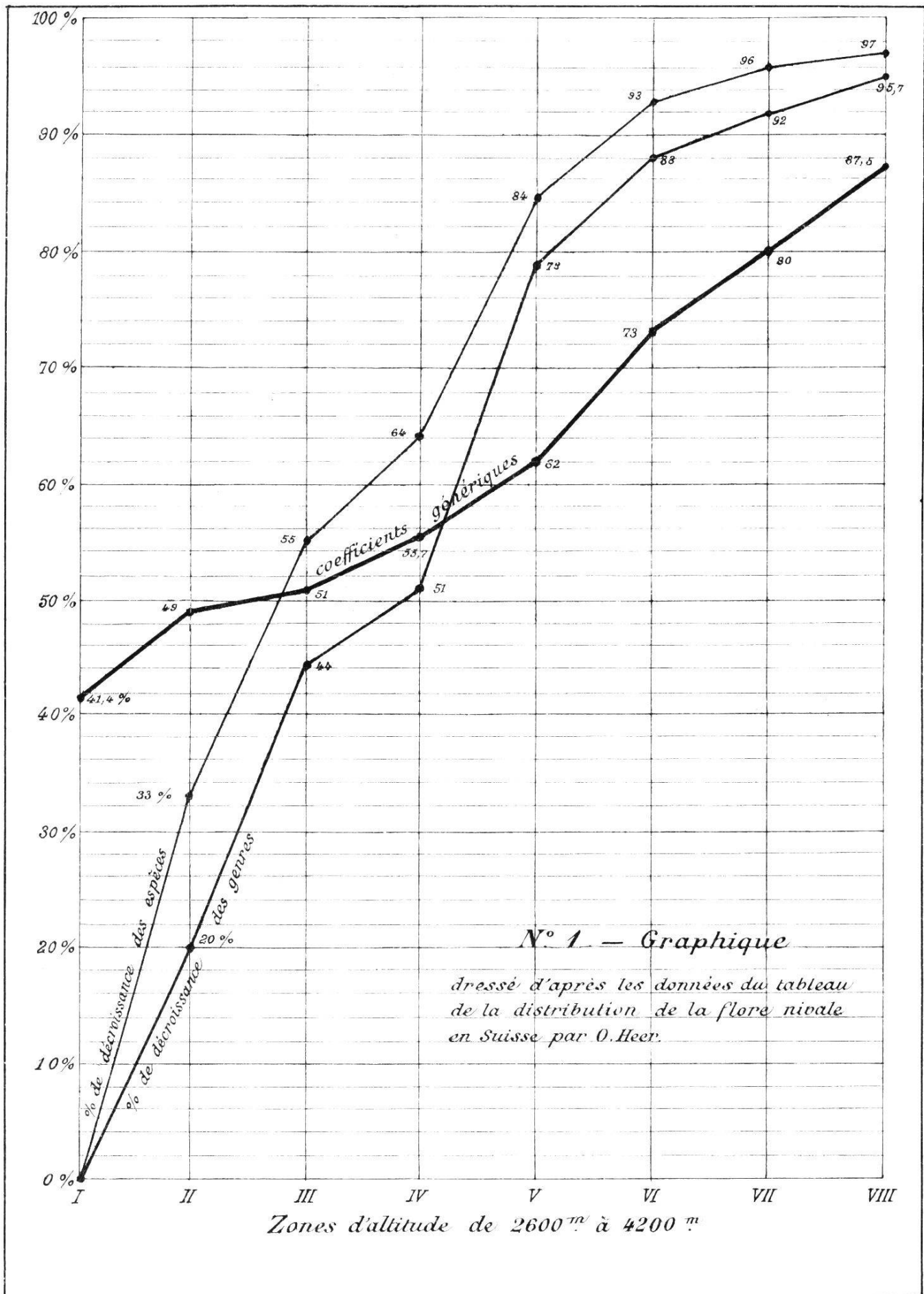
Les documents rassemblés par O. Heer dans « *Die nivale flora der Schweiz* » m'ont permis de constater une augmentation analogue du coefficient générique avec l'altitude.

Oswald Heer a subdivisé la zone nivale de la Suisse à partir de 8000', soit 2600 m. environ, en huit étages de 500' chacun, et a groupé dans un tableau synoptique les espèces végétales observées dans chacun d'eux.

Voici les valeurs des coefficients génériques correspondant aux divers étages établis par Heer de 500' en 500' à partir de 8000' ou 2600 m. environ.

			Coeff. génér.
I <sup>er</sup> étage	338 esp.	139 g.	41,4 ‰
II »	227 »	111 »	49
III »	153 »	78 »	51
IV »	122 »	68 »	55,7
V »	47 »	29 »	62
VI »	22 »	16 »	73
VII »	14 »	11 »	80
VIII »	8 »	6 »	87,5

Depuis la publication de la Flore nivale de Heer, l'exploration plus complète des hautes Alpes nous permettrait de modifier plusieurs des chiffres ci-dessus, mais sans altérer la conclusion générale qui s'en dégage et qu'on peut exprimer comme suit :



## 14. CROISSANCE DU COEFFICIENT GÉNÉRIQUE AVEC L'ALTITUDE

*Dans la zone alpine le coefficient générique croît avec l'altitude.*

Autrement dit, le nombre des genres diminue moins rapidement que le nombre des espèces, ce qu'indique le graphique n° 1 (Pl. xxvii), où nous voyons que du premier au huitième étage *la diminution du nombre des genres est en moyenne de 12 % plus faible que celle du nombre des espèces*. Ceci n'est d'ailleurs qu'une confirmation et un corollaire de la loi générale que nous avons établie, à savoir que le coefficient générique croît lorsque la diversité des conditions écologiques diminue.

Il est certain qu'à partir d'un certain niveau, l'augmentation de l'altitude agit comme cause d'uniformité. Dans la zone nivale supérieure, seules les espèces ayant une adaptation étroite et exclusive avec le milieu réussissent à se maintenir et, entre plusieurs espèces d'un même genre, celles-là seulement qui possèdent l'adaptation la plus complète persistent à l'exclusion des autres, si bien que, en définitive, la plupart des genres ne sont plus représentés que par une seule espèce.

N'aurions-nous pas affaire à un phénomène analogue dans la flore des îles?

On peut admettre que l'*isolement*, en laissant le champ libre à la concurrence d'un nombre limité d'espèces en grande partie soustraites au renfort de l'immigration, a eu pour résultat d'éliminer les espèces moins adaptées au profit de celles qui le sont davantage.

C'est à cette circonstance en tout cas qu'on doit rattacher la production de nombreuses espèces endémiques dont la proportion n'est nulle part plus accentuée que dans la flore des îles, et qui, fait significatif, s'observe aussi dans une large mesure dans la flore alpine.



## 15. ENDÉMISME ANCIEN ET ENDÉMISME RÉCENT

Il y a lieu d'ailleurs de distinguer deux types d'endémismes : *l'endémisme ancien* et *l'endémisme récent ou local*, le premier qu'on pourrait appeler endémisme par *ségrégation* et le second endémisme par *adaptation*.

Le premier, en effet, est la conséquence de l'isolement de genres anciens, définitivement séparés de leur aire originelle d'extension par suite de circonstances géologiques. Les types insulaires endémiques anciens appartiennent en majorité à des genres monotypes.

On peut admettre que la *faible superficie* des îles, en augmentant l'intensité de la concurrence entre les espèces, n'a laissé persister dans chacun de ces genres anciens qu'une ou un petit nombre des espèces les plus étroitement adaptées aux conditions de l'île.

Grâce à l'*isolement* qui les a soustraites à la concurrence des nombreux types continentaux, ces espèces ont pu persister dans leurs premières stations, tandis qu'elles disparaissaient de la flore des continents voisins grâce à la concurrence de types nouveaux avec lesquels des conditions climatiques nouvelles les ont mises en conflit.

Ce qui s'est passé pour la flore des îles s'est réalisé dans une certaine mesure pour quelques types de la flore nivale tertiaire, par suite de l'isolement qu'ils ont subi au cours de l'époque glaciaire. Leur étroite adaptation aux stations qu'ils habitent et les conditions spéciales de la vie dans les hautes Alpes les soustrait à la concurrence des espèces plus récentes.

A côté de ces types anciens, l'endémisme récent, conséquence de l'adaptation de plus en plus étroite des espèces aux conditions de milieu, a engendré ces nombreuses variétés locales, races géographiques et formes vicariantes dont la plupart sont incontestablement récentes et doivent



probablement leur création à la sélection d'adaptations locales sous l'influence d'une concurrence intensive.

Tous les genres ne se prêtent pas également à cette production d'adaptations locales, si abondamment réalisée dans la zone alpine européenne par les *Hieracium*, les *Achillea*, les *Potentilla*, etc.

L'archipel des Sandwich nous donne un remarquable exemple de l'importance que peut présenter l'endémisme récent dans les flores insulaires. Les îles Sandwich, qui sont complètement volcaniques et qui constituent l'archipel le plus isolé qui existe, puisque la plus courte distance qui le sépare d'un continent dépasse 3000 km., possèdent la plus forte proportion connue d'espèces endémiques. Les 76 centièmes environ de la flore totale sont formés d'espèces endémiques, et lorsqu'on n'envisage que les Dicotylédones, cette proportion s'élève à 85 %.

Le seul genre *Cyrtanda* comprend 29 espèces presque toutes endémiques. Voici en substance ce que dit à ce sujet Hildebrand, l'auteur de l'excellente *Flora of the Hawaiian Islands*, 1888 : « Le genre *Cyrtanda* est largement répandu dans toute la Malaisie et la Polynésie, mais le polymorphisme qu'il présente aux îles Hawaï (Sandwich) est extraordinaire; aucune espèce ne se rencontre sur toute l'étendue de l'archipel, et un très petit nombre d'entre elles seulement se rencontrent sur plus d'une des îles. Dans ce genre, la variation affecte chaque partie de la plante, de sorte qu'il est presque impossible de définir les limites de l'espèce... Il est toutefois possible de deviner quelques anneaux de la chaîne de leur parenté. »

Les huit îles qui constituent l'archipel des Sandwich sont d'inégale ancienneté, la flore des îles les plus jeunes est plus pauvre et moins différenciée que celle des îles de formation plus ancienne. Cette constatation, jointe aux précédentes, nous permet de conclure que la diversité florale des Sandwich est en grande partie la conséquence

d'un endémisme récent, par adaptation à des conditions spéciales variées.

Grâce à la hauteur des montagnes qui atteignent et dépassent 4000 m., on peut en un jour s'élever de la zone tropicale à celle des neiges éternelles, et l'on constate que sur la même île certaines portions ont une chute d'eau annuelle de  $4\frac{1}{2}$  m., tandis qu'elle n'est sur d'autres points que de trois quarts de mètre.

Les conditions locales varient tellement d'un point à un autre que les huit îles de l'archipel ne possèdent en commun qu'une infime proportion du total des espèces, tellement que près de la moitié des espèces indigènes, soit 382, ne se trouvent que sur une seule des îles.

L'endémisme remarquable que nous avons signalé à propos du genre *Cyrtanda* est d'ailleurs *un phénomène général qui s'observe à un degré plus ou moins accentué dans tous les genres dominants de cet archipel.*

Malgré le grand isolement de l'archipel des Sandwich, dont la superficie totale ne dépasse pas 25 000 km<sup>2</sup> (celle de l'île Hawaï, la plus grande, étant de 12 à 13 000 km<sup>2</sup>), on constate que sa flore, grâce à l'importance de l'endémisme local que nous avons signalé, possède un coefficient générique de 30 % lorsqu'on n'envisage que la flore indigène, et de 36,5 % lorsqu'on tient compte de sa flore totale (1000 esp. et 365 g.).

C'est à peu près celui qu'on observe pour la flore de l'île de Tasmanie, pourtant beaucoup plus grande, mais possédant un nombre presque égal d'espèces. (1063 esp., 394 g. Coeff. gén., 37 %. Superf., 68 000 km<sup>2</sup>.)

#### IV

En examinant de plus près la composition florale de la zone alpine du territoire Trient-Wildhorn-Dranse et celle de la flore culminale du Jura méridional, j'ai été frappé de

voir que le coefficient générique des Dialypétales et celui des Gamopétales avait sensiblement la même valeur que le coefficient générique calculé sur la flore totale, ainsi que l'indiquent les tableaux suivants :

1. *Territoire T.-W.-D.*

	Genres	Espèces	Coeff. gén. %
Dialypétales . .	80	242	33
Gamopétales . .	75	223	33,6
Flore totale . .	221	661	33,4

2. *Prairies jurassiques* (240 espèces environ).

	Genres	Espèces	Coeff. gén. %
Dialypétales . .	56	89	63
Gamopétales . .	55	87	63
Flore totale . .			61

Dans le premier territoire où l'on envisage plus de 600 espèces, la concordance des coefficients génériques est surprenante; dans le second, bien qu'elle soit moins complète, elle est encore plus extraordinaire, étant donné le petit nombre (240) des espèces envisagées.

En face d'un pareil résultat, je fus impatient d'en vérifier la valeur générale en considérant la flore de territoires plus étendus tels que la Suisse, la France et l'Allemagne. Voici les chiffres que j'obtins pour ces trois pays :

	Coefficients génériques pour :		
	Suisse	Allemagne	France
Dialypétales . .	26,2	28,3	19
Gamopétales . .	26	28	19
Flore totale . .	26,4	28	19,7

J'observai, en outre, que pour chacun des territoires considérés, le coefficient générique pour la famille des Composées présentait une valeur constamment rapprochée de

celle du coefficient générique de la flore totale, comme l'indiquent les chiffres suivants :

Territoires envisagés	C. g. total ‰	C. g. pour Composées ‰
Suisse . . . . .	26,4	22
Allemagne . . . . .	28	24,8
Espagne . . . . .	18,8	18,5
France . . . . .	19,7	19
Territoire T.-W.-D. .	33,4	33
Prairies jurassiques .	60	60
C. g. moyen . . .	31	30

La concordance de ces chiffres, pour n'être pas absolue, n'en est pas moins extraordinaire. J'eus l'idée d'étendre mes calculs aux autres grandes subdivisions des plantes vasculaires : les Apétales, Monocotylédones, Gymnospermes et Cryptogames vasculaires, ainsi qu'aux principales familles : Rosacées, Légumineuses, Graminées, etc.

Les résultats obtenus sont coordonnés dans le tableau suivant.

Comme on peut s'en rendre compte par ce tableau, les coefficients génériques des Dialypétales et des Gamopétales, ainsi que celui des Composées, présentent avec le coefficient générique total une concordance très remarquable. Lorsqu'on calcule la valeur moyenne des coefficients génériques pour les quinze territoires que nous comparons, *on voit qu'ils concordent à 1,5 ‰ près* (dernière colonne du tableau).

Dans la plupart des cas le coefficient générique des Composées est légèrement inférieur au coefficient générique total; cela provient en général du fait que dans les flores européennes le genre *Hieracium* accuse une diversité spécifique considérable que certains auteurs se plaisent encore à accentuer en élevant au rang *d'espèce* ce qui souvent n'est que *variété*.

	Flore du globe	Europe	Espagne	Italie	France	Suisse	Allemagne	Scandinavie	Grande- Bretagne	Flore valaisanne	T.-W.-D.	Avers	Ubaye	Vallée de Joux	Cercy la Tour	Coeff. gén. moyen
Flore totale . . . . .	8,3	12,8	18,8	18,2	19,7	26,4	28	35	37,8	31	33,4	37,4	40	42	43,5	28,8
Dialypétales . . . . .	10,8	12	17	16,6	19	26	28,3	37,1	38,5	33	33	37	40	43	42,2	29,1
Gamopétales . . . . .	7,5	11,5	18,2	16,7	19	26	28	37	37	31,4	33,6	39	40,5	42	45,8	28,9
Apétales . . . . .	7	17	29	17,1	18,5	24,8	28	33	37	30	30	36	40	31	33,3	27,4
Monocotylédones . . . . .	8	16	22	20,5	21	27	24,5	28,6	36,3	30,1	31	30	37,4	40,6	41,2	29,5
Crypt. vasc. + Gymnosp. . . . .	3,7	26	36,6	31	31	38	40	37	43	40,1	50	55	55,5	45	60	39,5
Monoc. + Crypt. + Gymnosp. . . . .	7,4	17	—	—	22	28,4	26,5	—	37,5	—	37,7	34,2	40	—	—	—
Composées . . . . .	8,3	11,2	18,5	14	19	22	24,8	31,3	36	32	33	40	37,1	42	45,2	27,6
Crucifères . . . . .	12	12,9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Légumineuses . . . . .	6,2	6,1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Rosacées . . . . .	8	9	—	10,4	11,5	11,4	11,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Labiées + Personées . . . . .	7	8	—	—	19	23,5	25	—	32	—	—	—	—	—	—	—
Graminées . . . . .	9	20	25	24,5	21	31	28,5	36,5	42	—	—	—	—	—	—	—

D'autre part, on constate que cette concordance avec le coefficient générique total ne s'étend d'une façon générale ni aux autres subdivisions des Apétales, Monocotylédones, Gymnospermes et Cryptogames, ni aux autres familles importantes, telles que Légumineuses, Labiées, Graminées, etc., etc.

Toutefois, la moyenne des 15 coefficients génériques pour Apétales et Monocotylédones ne s'écarte du coefficient générique total que de 0,8 % pour les Apétales et 2,2 % pour les Monocotylédones.

Enfin, constatons que *les coefficients génériques obtenus ne sont pas régulièrement proportionnels au nombre des espèces observées.*

Si l'on dresse un tableau semblable au précédent pour la flore des îles, on constate qu'il n'existe pas, entre la valeur du coefficient générique total et celle des diverses subdivisions Dialypétales, Gamopétales, etc., de concordance pareille à celle que nous avons signalée pour les flores continentales.

**Tableau des coefficients génériques correspondant aux Dialypétales Gamopétales etc., dans la flore des îles.**

	Sardaigne	Corse	Baléares d'après Catalogue Wilkinson, 1873	Sicile	Ischia	Sandwich	Bermudes	Juan Fernandez	Coeff. gén. moyen
Flore totale . . . . .	30 %	37	50	27	44	36,5	71	78	46,4
Dialypétales . . . . .	24	33	47	27,5	37	42	78	82	46,3
Gamopétales . . . . .	38	41	60	30	54	24	72	50	46,1
Apétales . . . . .	35	40	50	22,5	34	44	66	80	46,4
Monocotylédones . . . . .	26	35	56	23	45	48	67	76	47
Crypt. vasc. + Gymn.	55	50	70	45	48	20	52	34 !	47
Composées . . . . .	40	50	66	29	50	41	59	32	46

Mais, tandis que dans la flore d'une même île les coefficients génériques entre Flore totale, Dialypétales, Gamopétales, Composées, etc., *varient du simple au double,*

*n'est-il pas extraordinaire de constater que leur valeur moyenne pour les huit îles du tableau précédent concorde à 1 % près !*

Les îles groupées ci-dessus l'ont été au hasard des documents dont je disposais, aucune autre considération n'est intervenue dans leur choix ; au moment de rédiger cette partie de mon travail, en réunissant les chiffres dispersés dans mes notes, je pensais ne constater entre les coefficients génériques des diverses catégories de plantes aucune concordance.

Par le fait que cette concordance porte sur sept termes différents, il n'est guère possible de l'attribuer exclusivement au hasard du groupement des îles comparées. Des circonstances indépendantes de ma volonté m'empêchent pour le moment d'étendre mes recherches sur ce point à un plus grand nombre d'îles ; toutefois, d'après les indications du tableau ci-dessus, et considérant surtout les relations curieuses concernant la distribution florale établies au cours de ce travail, on peut admettre que l'ensemble des îles considérées constituant un territoire suffisamment étendu, la concordance constatée n'est que l'expression de la loi générale qui règle la répartition relative des Dyalypétales, Gamopétales, etc., sur les grands territoires.

Lorsqu'on détermine le coefficient générique, non plus pour des territoires considérables comprenant diverses zones d'altitude, mais seulement pour des portions d'une zone unique, telle que la zone alpine, par exemple, on obtient les résultats suivants :



*Tableau comparatif des coefficients génériques pour la zone alpine des bassins d'Ubaye, Avers et T.-W.-D.*

Coef. génér. moyen pr les trois territ.		T.-W.-D. C. g.	Avers C. g.	Ubaye C. g.
‰		‰	‰	‰
37	Dialypétales. . .	33	37	40
38	Gamopétales . . .	33,6	40,7	40,5
35	Apétales . . . .	30	36	39,9
33	Monocotylédones .	31	30	37,4
54	Cryptogames . . .	50	55	55,5
37	Total. . . . .	33,4	37,4	40
37	Composées . . . .	33	42	37,1

Ce tableau, tout en confirmant la concordance que nous avons constatée entre les coefficients génériques des Dialypétales, des Gamopétales, des Composées et le C. g. de la flore totale<sup>1</sup> nous montre dans trois points très éloignés de la zone alpine, que le coefficient générique des Monocotylédones est constamment inférieur au coefficient générique total, tandis que celui des Cryptogames vasculaires est notablement plus élevé.

Dans les différents pays d'Europe que nous avons comparés, la valeur du coefficient générique des Cryptogames vasculaires est, il est vrai, constamment supérieur à celle du coefficient générique total, tandis que celle des Monocotylédones lui est tantôt supérieur, tantôt inférieur. Le coefficient générique des Monocotylédones est supérieur au coefficient générique total dans la flore d'Espagne, de France, de Suisse et d'Italie.

Il lui est inférieur dans la flore d'Allemagne<sup>1</sup>, de Scandinavie et de Grande-Bretagne.

En groupant ces divers pays d'après la proportion de

<sup>1</sup> Sans les Alpes bavaroises.

leurs espèces monocotylédones, on obtient le tableau suivant :

	% des Monocotyl.	C. g. total	C. g. des Monocotyl.	Différences
Scandinavie . . .	26,8	35	28,6	— 6,4
Grande-Bretagne.	24,5	37,8	36,3	— 1,5
Allemagne. . . .	21,5	28	24,5	— 3,5
Suisse . . . . .	20	26,4	27	+ 0,6
France . . . . .	20	19,7	21	+ 1,3
Italie . . . . .	21	18,1	20,5	+ 2,4
Espagne . . . . .	17	18,8	22	+ 3,2

Ce tableau montre nettement que, *d'une manière générale*, la proportion des Monocotylédones augmente en Europe avec la *latitude*, ainsi que le coefficient générique des Monocotylédones comparé à celui de la flore totale. L'irrégularité qu'on observe à propos de l'Allemagne, qui, malgré sa latitude moyenne inférieure à celle de la Grande-Bretagne, présente pourtant une différence plus forte entre le coefficient générique des Monocotylédones et le coefficient générique total, constitue une exception plus apparente que réelle à la loi générale que nous venons d'exprimer. En effet, la portion orientale de l'Allemagne participe déjà au climat continental des plaines russes et les conditions de sa végétation ne correspondent pas du tout à celles qu'on trouve plus à l'occident sous la même latitude; son climat est en réalité plus septentrional que sa latitude ne le comporterait. Pour la Grande-Bretagne, c'est l'inverse qui se manifeste, et son climat maritime la place au point de vue thermique en réalité plus au sud que la moyenne de l'Allemagne.

D'un autre côté, les comparaisons suivantes, concernant diverses régions des Alpes, d'altitude différente, nous permettent de constater que *le coefficient générique des Monocotylédones, comparé au coefficient générique total, augmente avec l'altitude*.

	Altitude inférieure Mètres	C. g. total	C. g. Monoc.	Diffé- rences
Flore valaisanne . . . .	420	32	30	2
Zone alpine T.-W.-D. . .	1900	33,4	31	2,4
Zone nivale Alpes suisses .	2600	41,4	36	5,4
» »	3150	57,7	50	7,7

On observe cet accroissement même lorsqu'on envisage un petit nombre d'espèces, ainsi qu'une superficie restreinte. La répartition de 193 espèces nivales recueillies par Vaccari, au-dessus de 3200 m., dans 22 localités des Alpes Graies, nous donne :

Coeff. gén. total, 53,4. C. g. des Monocotyl., 50. Différence, — 3,4.

De ce qui précède, nous pouvons conclure que, d'une façon générale, dans les territoires que nous avons comparés : *Le coefficient générique des monocotylédones, comparé au coefficient générique de la flore totale, diminue en même temps que la latitude et l'altitude augmentent.* Autrement dit : lorsqu'en Europe on s'avance du Sud au Nord et que dans les Alpes on s'élève de la base au sommet, on constate que le nombre moyen des espèces des genres de Monocotylédones augmente.

L'examen détaillé de la flore nous montre que cet accroissement du coefficient générique est spécialement attribuable à l'augmentation relative des types *xérophytes* des Graminées, Cypéracées et Liliflorées, d'où il résulte que la valeur relative du coefficient générique des Monocotylédones, dans les territoires que nous avons comparés, peut dans une certaine mesure nous donner la caractéristique biologique du climat.

## V

### Proportion relative des espèces suivant leur degré de fréquence.

Les divers degrés de fréquence des espèces d'un territoire donné s'expriment généralement comme suit :

Très rare, rare, assez rare, assez commune, commune, très commune, ou plus simplement par les quatre termes : *Rares, peu communes, assez communes, communes*, correspondant à espèce : *Pas fréquente, peu fréquente, assez fréquente, fréquente*.

Ces dénominations, telles qu'on les applique en général dans les flores, possèdent une valeur en partie subjective qui dépend du degré d'exploration de la contrée qu'elles concernent ainsi que du jugement des auteurs des flores.

Il est toutefois possible de leur donner une valeur purement objective. Si l'on subdivise par exemple un territoire déterminé en quatre portions aussi comparables que possible, et qu'on note les espèces qui se trouvent sur une portion seulement, sur deux à la fois, sur les trois ou sur les quatre à la fois, on appellera *rares* ou *pas fréquentes* celles de la première catégorie, *peu communes* ou *peu fréquentes* celles de la seconde, *assez communes* ou *assez fréquentes* celles de la troisième, enfin *communes* ou *fréquentes* celles de la quatrième.

Si au lieu de diviser notre territoire en quatre, nous le divisons en six, nous pourrions obtenir ainsi l'évaluation précise du nombre d'espèces correspondant aux six degrés de fréquence énumérés plus haut.

C'est en partant de ce principe que j'ai déterminé le nombre des espèces correspondant à ces divers degrés de fréquence pour dix localités de la prairie alpine comprenant ensemble 370 espèces, et pour 12 localités de la prairie-pâturage, dans la zone culminale du Jura méridional, comprenant 240 espèces.

En portant en abscisse le nombre des localités explorées et en ordonnée le nombre des espèces (exprimé en % du nombre total) correspondant au nombre des localités sur lesquelles elles se trouvent, on peut établir un graphique indiquant la proportion relative des espèces d'un territoire donné suivant leur degré de fréquence.

Les graphiques 2 et 3 (Pl. xxviii et xxix) ont été dressés de cette façon : Chacun d'eux présente trois tracés distincts : dans le graphique n° 2, le premier tracé indique la proportion des espèces trouvées respectivement sur une seule localité ou sur 2, 3, 4, 5... 12 localités à la fois. Ce tracé, bien qu'il indique une décroissance générale du nombre des espèces en allant de la fréquence minimum à la fréquence maximum, présente cependant quelques irrégularités, bien compréhensibles étant donné le nombre relativement petit d'espèces considérées.

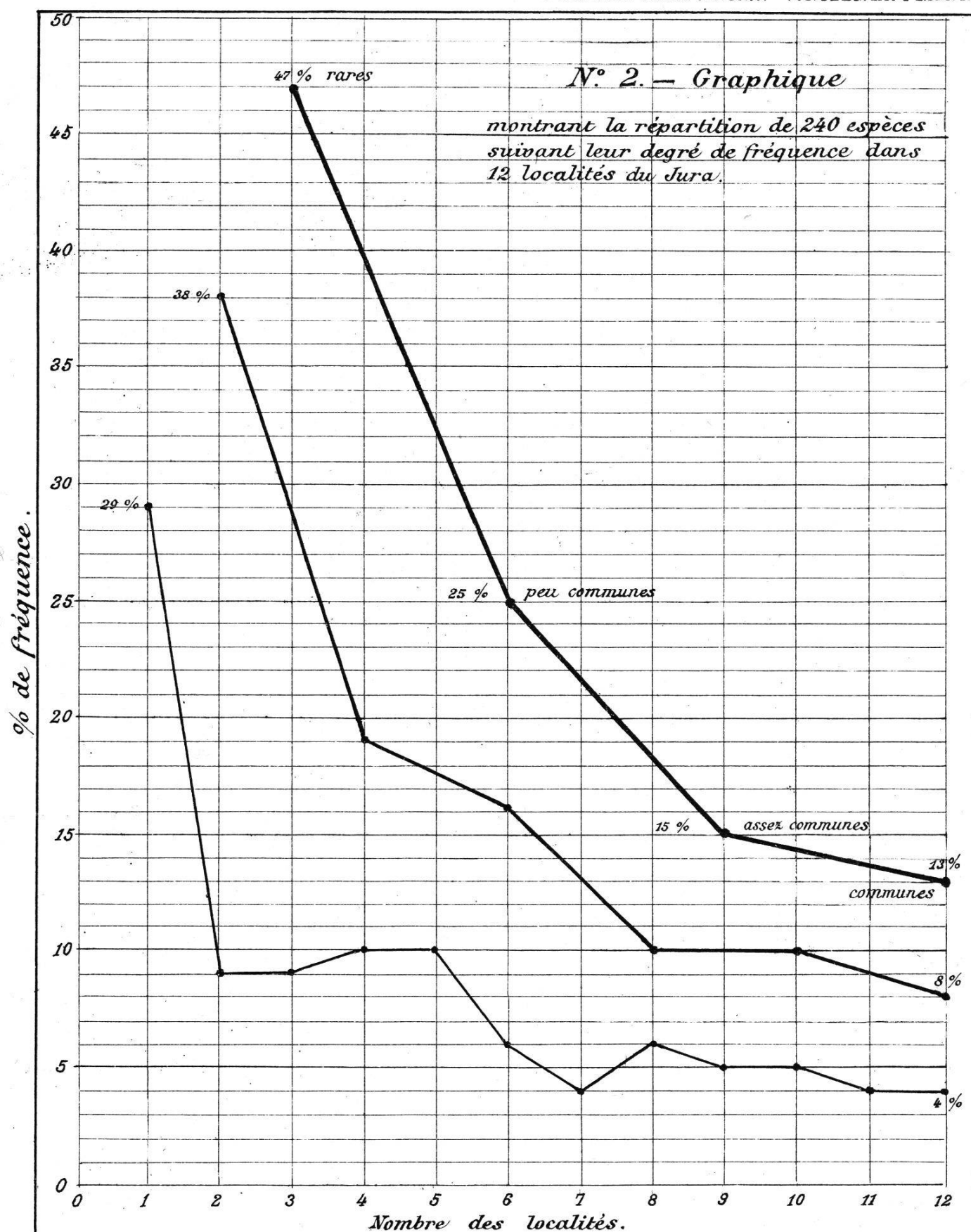
Lorsque, au lieu d'envisager séparément les 12 localités, on les groupe deux par deux, de façon à ne tenir compte que de 6 degrés de fréquence, on obtient un tracé déjà beaucoup plus régulier correspondant aux proportions suivantes :

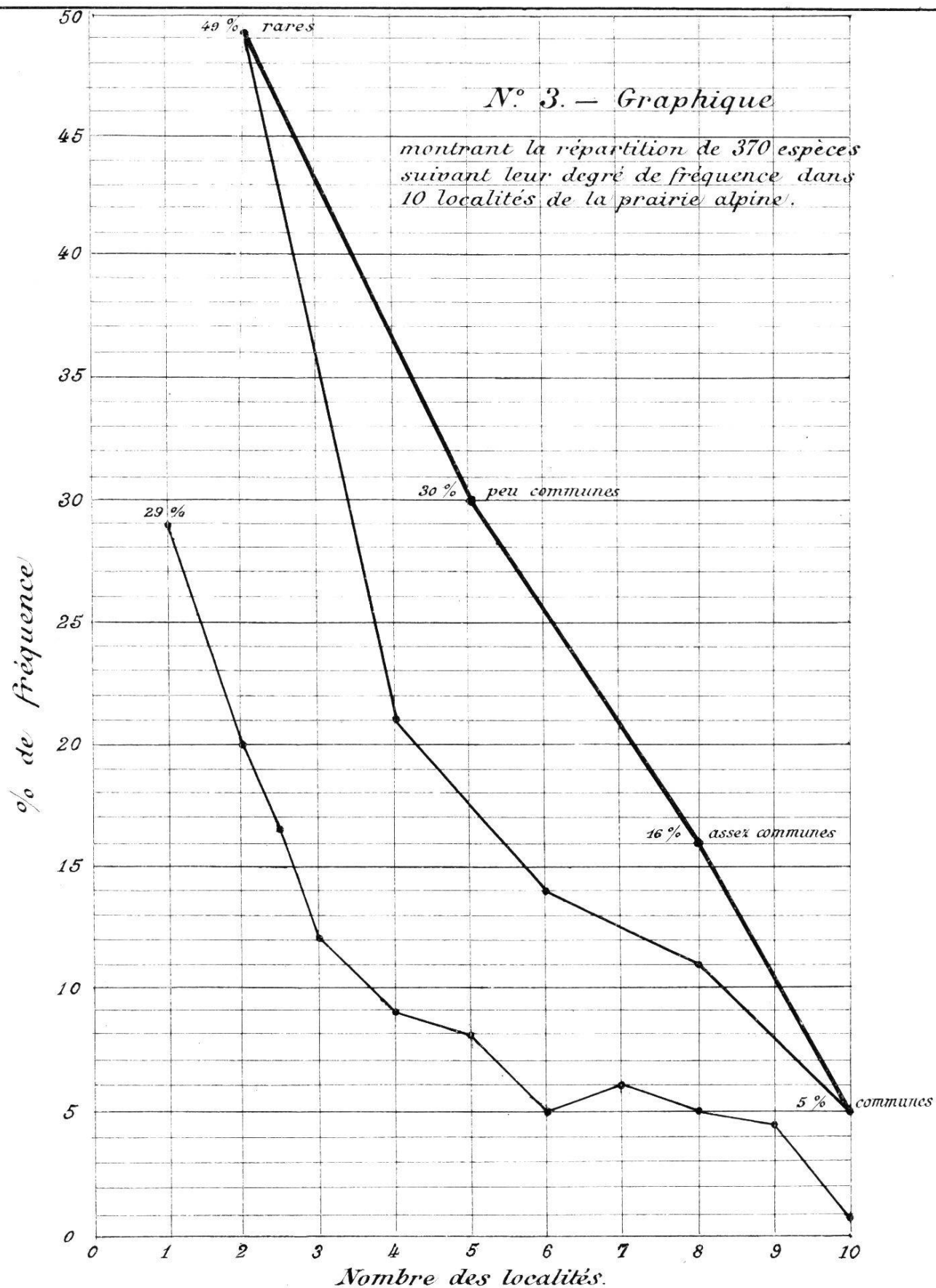
Espèces notées sur	1 et 2 localités :	38 %
» » » 3 et 4 »	:	19 %
» » » 5 et 6 »	:	16 %
» » » 7 et 8 »	:	10 %
» » » 9 et 10 »	:	10 %
» » » 11 et 12 »	:	8 %

Enfin, lorsqu'on groupe les espèces de façon à n'envisager que quatre degrés de fréquence, on obtient le troisième tracé correspondant aux proportions suivantes :

Espèces rares	notées sur	1, 2 ou 3 localités :	47 %
» peu communes	» »	4, 5 ou 6 »	: 25 %
» assez communes	» »	7, 8 ou 9 »	: 15 %
» communes	» »	10, 11 ou 12 »	: 13 %

En procédant de la même manière pour les 370 espèces







récoltées sur 10 localités de la prairie alpine T.-W.-D., on obtient le graphique n° 3 (Pl. xxix) correspondant aux chiffres suivants :

1<sup>er</sup> tracé :

Espèces notées sur	1	localité :	29	$\frac{0}{10}$
»	»	» 2 »	20	$\frac{0}{10}$
»	»	» 3 »	12	$\frac{0}{10}$
»	»	» 4 »	9	$\frac{0}{10}$
»	»	» 5 »	8	$\frac{0}{10}$
»	»	» 6 »	5	$\frac{0}{10}$
»	»	» 7 »	6	$\frac{0}{10}$
»	»	» 8 »	5	$\frac{0}{10}$
»	»	» 9 »	4,5	$\frac{0}{10}$
»	»	» 10 »	0,9	$\frac{0}{10}$

2<sup>me</sup> tracé :

Espèces notées sur 1 et 2 localités :	49	$\frac{0}{10}$ rares.
» » » 3 et 4 »	21	$\frac{0}{10}$ assez rares.
» » » 5 et 6 »	13	$\frac{0}{10}$ assez communes.
» » » 7 et 8 »	11	$\frac{0}{10}$ communes.
» » » 9 et 10 »	5,4	$\frac{0}{10}$ très communes.

3<sup>me</sup> tracé :

Espèces notées sur 1 et 2 localités seulement :	49	$\frac{0}{10}$ rares.
» » » 3, 4 et 5 » »	30	$\frac{0}{10}$ peu communes.
» » » 6, 7 et 8 » »	16	$\frac{0}{10}$ assez communes.
» » » 9 et 10 » »	5,4	$\frac{0}{10}$ communes.

*Le tracé correspondant à ces quatre degrés de fréquence est une ligne presque droite.*

Les deux graphiques, nos 2 et 3, nous montrent clairement que dans la formation végétale (prairie alpine) que nous avons envisagée, *la proportion des espèces « PAS FRÉQUENTES » ou « RARES » est notablement plus considérable que celle des espèces « FRÉQUENTES » ou « COMMUNES ».*

On constate en outre que le nombre des espèces correspondant aux quatre catégories de fréquence que nous avons considérées *diminue d'une façon remarquablement régulière des espèces rares aux espèces communes.* Autrement dit, les graphiques nos 2 et 3 nous montrent que, parmi les espèces qui constituent les prairies alpines du

territoire Trient-Dranse-Wildhorn ou les prairies culminales du Jura méridional, les *espèces « rares »* sont les plus nombreuses et les *espèces communes* les moins nombreuses ; quant aux espèces peu communes et assez communes, leur nombre est intermédiaire entre celui des espèces rares et celui des espèces communes.

Les documents réunis par L. Vaccari dans son intéressante étude sur la flore culminale des Alpes Graies <sup>1</sup> m'ont permis de vérifier d'une manière complète cette curieuse loi de répartition des espèces dans la zone alpine.

Les 178 espèces notées par Vaccari sur 18 stations des Alpes Graies comprises entre 2800 m. et 3150 m. se répartissent comme suit :

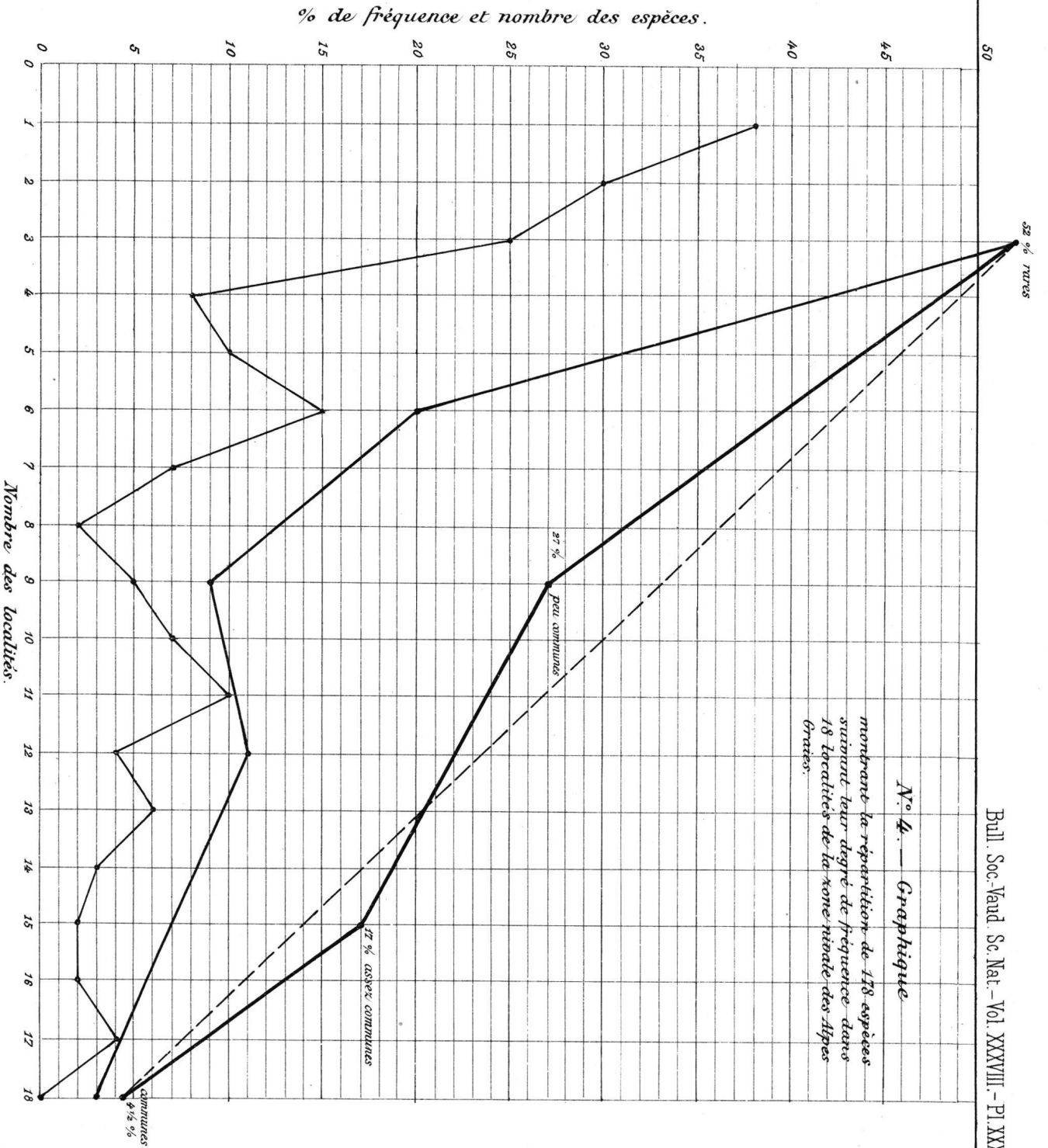
Nomb. des stat.	Nomb. des esp.	Degré de fréquence.
1	38	} = 93 espèces soit 52 % très rares
2	30	
3	25	
4	8	
5	10	} = 33 » » 20 % rares
6	15	
7	7	
8	2	} = 14 » » 8 % assez rares
9	5	
10	7	
11	10	} = 21 » » 11 % assez com.
12	4	
13	6	
14	3	} = 11 » » 7 % communes
15	2	
16	2	
17	4	} = 6 » » 3 % très com.
18	0	

Les données ci-dessus sont traduites par les tracés 1 et 2

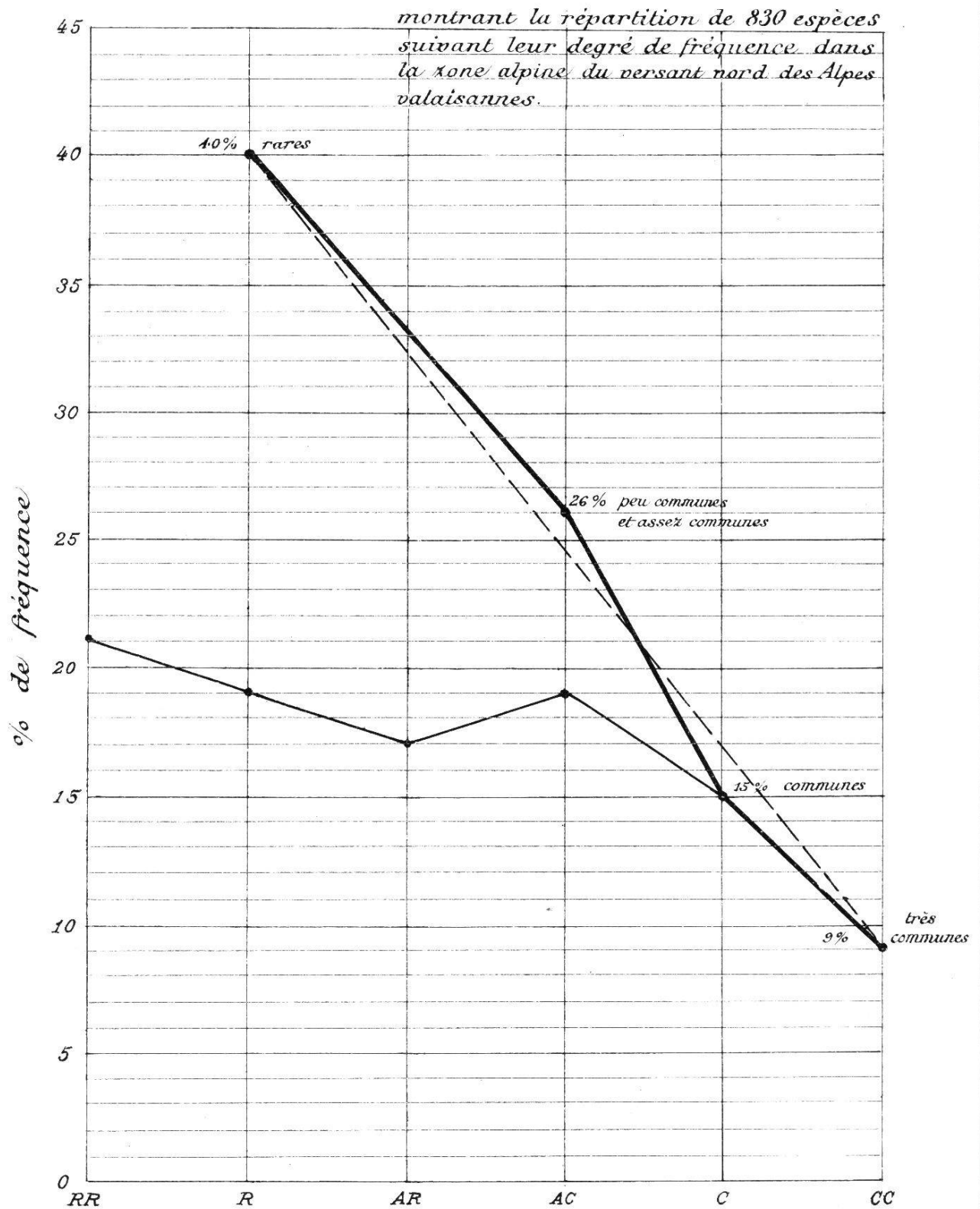
<sup>1</sup> L. Vaccari. *Flora cacuminale della valle d'Aosta*, « Nuovo giornale botanico italiano », vol. VIII, nos 3 et 4, 1901.

N<sup>o</sup> 4. — Graphique

montrant la répartition de 178 espèces  
suivant leur degré de fréquence dans  
18 localités de la zone nival des Alpes  
Grises.



N° 5. — Graphique



du graphique n° 4 (Pl. xxx), le troisième tracé du même graphique ne concerne que 4 degrés de fréquence obtenus en appelant *rare*s les espèces qui se rencontrent sur 1, 2 et 3 localités seulement; *peu communes* celles qui sont notées sur 4 à 9 localités; *assez communes* celles qui se rencontrent à la fois sur 10 à 15 localités et *communes* celles qui se rencontrent sur 16 à 18 localités. Les proportions correspondant à ces trois termes sont alors :

*Rare*s 52 %, *peu communes* 27 %, *assez communes* 17 %, *communes* 4,5 %.

J'ai essayé de vérifier la généralité de cette loi en m'appuyant sur les appréciations du degré de fréquence données par H. Jaccard dans son *Catalogue de la flore valaisanne*.

L'auteur y distingue les six degrés de fréquence suivants : CC = très communes; C = communes; AC = assez communes; AR = assez rares; R = rares; RR = très rares.

Pour établir le graphique n° 5 (Pl. xxxi), j'ai envisagé les 830 espèces notées *au-dessus de 1900 m.* dans la zone alpine du district 3 du Valais, c'est-à-dire sur le versant nord de la chaîne pennine comprise entre le Trient et le Simplon. Etant très homogène dans ses caractères topographiques et climatiques, cette région m'a paru particulièrement appropriée à la vérification que je cherchais.

Voici le nombre des espèces correspondant respectivement aux 6 et aux 4 degrés de fréquence sus indiqués et traduits dans le graphique n° 5.

RR.	174 espèces soit 21 %	} 40 % <i>rare</i> s.
R.	155 » » 19 %	
AR.	144 » » 17 %	} 26 % <i>peu communes et</i>
AC.	157 » » 19 %	
C.	123 » » 15 %	15 % <i>communes.</i>
CC.	77 » » 9 %	9 % <i>très communes.</i>
	830	100 %

Le graphique obtenu avec six degrés de fréquence, tout en exprimant une décroissance manifeste du nombre des espèces rares au nombre des espèces communes, présente cependant une irrégularité correspondant au nombre des espèces assez communes. Il faut se souvenir que les appréciations de fréquence des catalogues floristiques ne reposent pas sur des données absolument rigoureuses, elles sont en quelque sorte personnelles, ce qui dans le cas particulier, étant donné la compétence de l'auteur, leur donne une grande valeur, mais n'empêche pas qu'on puisse admettre que quelques-unes des espèces signalées comme assez communes ne puissent être en réalité assez rares ou communes.

Quoi qu'il en soit, lorsqu'on ne considère plus que quatre degrés de fréquence on obtient les proportions suivantes : rares 40 %; peu communes et assez communes réunies, 26 %; communes 15 %, et *très communes* 9 %, ce qui confirme la loi précédemment établie.

Il restait à voir si cette loi de fréquence si frappante dans la distribution de la flore alpine présente une plus grande généralité et si elle s'applique par exemple à n'importe quelle région comprenant plusieurs zones d'altitude.

Les documents permettant d'établir une pareille vérification sont malheureusement assez rares. Pour le moment je n'en ai dépouillé que deux séries. La première nous est fournie par la *Flore de la vallée de Joux*, du D<sup>r</sup> S. Aubert, dans laquelle l'auteur évalue le degré de fréquence de près de 900 espèces par des chiffres allant de 1-10. La seconde série a été extraite de la *Topographie botanique des environs de Cercy-la-Tour (Nièvre)*, par M. Gagnepain, qui donne la répartition de 936 espèces suivant 9 degrés de fréquence : CCC, CC, C; AC, PC, AR; R, RR, RRR.

En ce qui concerne la vallée de Joux, on constate, comme on pouvait s'y attendre, que les nombres d'espèces correspondant aux 10 degrés de fréquence sont assez variables ainsi que le montre le tableau suivant :

Degré de fréquence de 1 à 10.	Nombre des espèces.	Fréquence suivant 3 degrés.
1	178	304 = 36 % <i>rares</i> .
2	55	
3	71	
4	54	122 = 14,3 % <i>peu communes</i> .
5	68	
6	91	
7	29	120 = 14,2 % <i>assez communes</i> .
8	149	
9	9	
10	144	302 = 35,6 % <i>communes</i> .

En appelant *rares* les espèces dont la fréquence est, d'après Aubert, de 1-3, *moyennes* (peu communes et assez communes réunies) et celles dont la fréquence est comprise entre 4 et 7, enfin, *communes*, celles dont la fréquence, d'après Aubert, est 8, 9 ou 10, on obtient, en chiffres ronds, les proportions suivantes : *Rares*, 36 %; *moyennes*, 28 %; *communes*, 36 %. Nous voyons donc que dans la flore de la Vallée de Joux, le nombre des espèces communes est sensiblement égal à celui des espèces rares, tandis que celui des espèces de moyenne fréquence est inférieur aux deux précédents.

Pour la florule de Cercy-la-Tour, on obtient la répartition suivante :

Fréquence suivant 9 degrés	Nombre des espèces	Fréquence suivant 3 degrés.
CCC =	48	383, soit 41 % <i>communes</i> .
CC =	149	
C =	186	
AC =	146	319, soit 34 % <i>moyennes</i> .
PC =	90	
AR =	83	
R =	141	234, soit 25 % <i>rares</i> .
RR =	84	
RRR =	9	



Dans la flore de Cercy-la-Tour, ce sont donc les espèces communes qui sont les plus nombreuses et les espèces rares les moins nombreuses.

Leur répartition suit donc *une loi inverse de celle que nous avons observée dans la zone alpine*.

Entre ces deux cas extrêmes, la flore de la Vallée de Joux paraît constituer un intermédiaire

Il est certain que dans les divers territoires que nous avons envisagés les conditions de concurrence et d'adaptation des espèces sont fort différentes. Dans la zone alpine, la grande variété des conditions écologiques favorise au plus haut degré les adaptations étroites d'où résultent la localisation des espèces rares et le faible développement des espèces envahissantes : la majeure partie des espèces possède une distribution discontinue, et le nombre de celles qui entrent en concurrence sur un espace restreint est considérable. Tandis que les 10 prairies alpines T.-W.-D. ont en moyenne 130 espèces, les 12 prairies-pâturages des sommets du Jura méridional situées à l'altitude de 1500-1700 mètres, 91 en moyenne, les prairies de la zone silvatique de la Vallée de Joux n'en possèdent qu'une trentaine environ sur une surface comparable.

Dans la zone inférieure, ce nombre est en général encore plus faible, la vigueur de certaines espèces s'y manifeste dans une telle mesure, que la croissance des espèces plus frêles y est presque complètement entravée. La conséquence, c'est que les espèces communes et envahissantes jouent un rôle prépondérant dans la zone inférieure, tandis qu'elles ne rencontrent pas dans la zone alpine supérieure une uniformité de conditions suffisante pour y acquérir la même extension.

La Vallée de Joux qui, par ses prairies inférieures et ses grandes forêts humides, participe aux conditions de la zone inférieure, se rapproche beaucoup des conditions de la zone alpine par les sommets de la chaîne du Jura. Aussi

voyons-nous la distribution de ses espèces, suivant leur degré de fréquence, présenter en même temps un grand nombre d'espèces rares et un nombre presque égal d'espèces communes.

Nous pouvons donc en conclure que *la proportion relative des espèces RARES, MOYENNES et FRÉQUENTES varie avec l'altitude et la configuration topographique.*

Bien qu'il nous manque encore les documents nécessaires pour déterminer d'une façon absolue la relation qui existe entre la proportion des espèces correspondant aux divers degrés de fréquence et les conditions d'altitude et de relief, on peut constater en tout cas que, dans notre pays où l'accroissement de l'altitude est toujours accompagné d'une variété topographique croissante, *le nombre des espèces rares augmente avec l'altitude, tandis que le nombre des espèces communes diminue.*

La régularité avec laquelle se manifeste dans la prairie alpine la diminution du nombre des espèces, lorsqu'on envisage des types de plus en plus fréquents, est tout à fait remarquable.

J'avais toujours supposé, pour ma part, que le degré d'adaptation existant entre les conditions œcologiques d'une station et les exigences physiologiques des espèces qui y vivent constituait la règle dominante de la distribution de ces espèces. Or tout ce qui précède nous montre que cette distribution obéit à une loi mathématique dans laquelle les relations de nombre dominant les exigences physiologiques et les variations œcologiques.

## VI.

### Conclusions générales.

La distribution florale dans la zone alpine est essentiellement déterminée par ses conditions biologiques actuelles.

Dans la portion de cette zone que nous avons envisagée,

le nombre des espèces *strictement localisées* est très peu considérable.

On peut distinguer parmi les espèces alpines à distribution restreinte : 1<sup>o</sup> Les espèces tertiaires fixées, ne variant presque pas, ne s'étendant plus, et se bornant à conserver autant que possible les positions acquises où elles existent depuis fort longtemps.

2<sup>o</sup> Les variétés récentes qui sont pour ainsi dire des *endémismes locaux* et qui ne sont pas encore suffisamment *spécifiées* pour devenir envahissantes.

En général, les espèces de la première catégorie occupent des stations assez spéciales où elles ne rencontrent qu'une concurrence restreinte. Ces espèces-là sont à peu près les seules dont la distribution actuelle dépende des conditions anciennes.

La *distribution florale* de la grande majorité des espèces alpines résulte de la concurrence qui s'établit entre elles sous l'influence des conditions biologiques actuelles.

Chaque localité ne possède en réalité qu'une petite partie des espèces qu'elle pourrait « hospiter ».

Même les espèces les plus communes ont une distribution plus ou moins sporadique et un très petit nombre seulement sont véritablement ubiquistes.

En chaque point de la zone alpine, la distribution florale présente avec les conditions œcologiques locales qui la déterminent, certaines relations constantes ayant le caractère de lois.

Voici l'énumération des plus importantes de ces lois :

1. Loi de la  
richesse flo-  
rale.

**La richesse florale d'une portion déterminée de la zone alpine est étroitement proportionnelle à la diversité de ses conditions œcologiques.**

2. Loi du coef-  
ficient de com-  
munauté.

**La ressemblance des conditions œcologiques de deux territoires rapprochés appartenant à la même région naturelle se traduit par leur coefficient de communauté florale sans qu'il y ait proportionnalité rigoureuse entre la valeur de ces coefficients et celle des analogies observées.**

Malgré l'uniformité physionomique qu'elles présentent, les diverses localités de la prairie alpine<sup>1</sup> sont constituées par des associations florales TRÈS différentes, alors même que le territoire envisagé est peu étendu, et possède des conditions œcologiques très uniformes en apparence.

Bien que la composition florale d'une même formation varie profondément d'une localité à l'autre, les coefficients de communauté observés se rapprochent d'une valeur moyenne caractéristique pour la région considérée.

Le coefficient générique, soit le rapport du nombre des genres au nombre des espèces, est inversement proportionnel à la diversité des conditions œcologiques du territoire considéré.

A égalité de conditions œcologiques, le coefficient générique diminue lorsque l'étendue du territoire envisagé augmente<sup>2</sup>.

Dans les mêmes conditions d'analogie, le coefficient générique est plus élevé dans les îles que sur les portions continentales de même étendue qui s'en rapprochent le plus<sup>3</sup>.

Dans la zone alpine, le coefficient générique croît avec l'altitude.

\* \* \*

La détermination du coefficient générique des grandes subdivisions de la flore (Dialypétales, Gamopétales, etc.) et de celui des principales familles (Composées, Légumineuses, Graminées), nous a permis de constater que, dans les pays d'Europe que nous avons considérés (Scandinavie, Grande-Bretagne, Allemagne, Suisse, France, Espagne et Italie) :

Le coefficient générique des Dialypétales et des Gamopétales ainsi que celui de la famille des Composées, présente une valeur constamment rapprochée et souvent identique à celle du coefficient générique de la flore totale.

Lorsqu'on envisage la valeur moyenne des coefficients génériques pour l'ensemble de tous ces pays, on constate que la con-

3. Loi de la diversité de composition florale.

4. Loi de la constance relative du coefficient de communauté.

5. Loi du coefficient générique.

6. Loi de l'étendue.

7. Loi de l'isolement.

8. Loi de l'altitude.

9. Loi de la concordance du coefficient générique total avec les coefficients génériques des grandes subdivisions de la flore.

<sup>1</sup> Nous prenons le terme de « prairie alpine » dans son sens le plus large, signifiant formation végétale de la zone supérieure et du type prairie.

<sup>2</sup> La pauvreté spécifique des flores insulaires est connue depuis longtemps; par contre on n'a pas, jusqu'ici, à ma connaissance, envisagé la valeur de leur coefficient générique, ni relevé l'analogie qu'il présente avec celui des flores d'altitude.

cordance s'étend à toutes les grandes subdivisions de la flore à l'exception des Gymnospermes et des Cryptogames vasculaires.

Cette concordance ne s'observe qu'exceptionnellement pour les Apétales, les Monocotylédones et les grandes familles végétales autres que les composées, et jamais pour les Gymnospermes et les Cryptogames vasculaires<sup>1</sup> dont le coefficient générique est toujours notablement supérieur au coefficient générique total.

La concordance constatée entre le coefficient générique total et le coefficient générique des grandes subdivisions de la flore ne s'observe pas d'une manière générale dans les flores insulaires.

10. Coefficient  
générique des  
Monocotylédo-  
nes.

Dans les pays de l'Europe occidentale, le coefficient générique des Monocotylédones diminue progressivement tant avec l'accroissement de la latitude qu'avec celui de l'altitude.

\*  
\*   \*  
\*

11. Loi du de-  
gré de fré-  
quence.

Dans nos contrées, le nombre des espèces communes diminue avec l'altitude, tandis que le nombre des espèces rares augmente, de sorte que dans la zone alpine les espèces « RARES » sont les plus nombreuses<sup>2</sup> et les espèces « COMMUNES » les moins nombreuses. Les espèces dont le degré de fréquence est intermédiaire entre les deux extrêmes sont en nombre intermédiaire entre celui des espèces rares et celui des espèces communes.

Cette loi ne s'applique qu'à la zone alpine et paraît avoir une expression inverse dans la zone inférieure.

\*  
\*   \*  
\*

A part les documents que j'ai recueillis moi-même dans la zone alpine et sur lesquels reposent les conclusions principales de ce travail, il m'a été difficile d'obtenir pour les divers territoires que j'ai envisagés des données absolument comparables et complètes; néanmoins j'ai l'impression que la plupart des lois auxquelles j'arrive par l'étude de la distribution de la flore alpine ont une valeur générale et que plusieurs exceptions apparentes disparaîtront par la connaissance plus complète des flores régionales.

<sup>1</sup> Dans tout ce travail nous n'avons jamais envisagé que les *Cryptogames vasculaires* et jamais les *Cryptogames cellulaires* trop incomplètement recensés pour permettre des comparaisons utiles.

<sup>2</sup> Je dis *nombreuses* et non pas *fréquentes*, ce qui rendrait ma proposition non seulement paradoxale mais absurde.

Les relations entre la distribution florale et les conditions œcologiques que nous venons de résumer dans les douze lois précédentes, sont de deux sortes; les unes sont purement *numériques*; telles sont celles qu'on observe, 1<sup>o</sup> entre la diversité des conditions biologiques et le *nombre* des espèces d'un territoire déterminé (loi de la richesse florale); 2<sup>o</sup> entre l'analogie des conditions biologiques de deux localités et le *nombre* de leurs espèces communes (loi du coefficient de communauté); les autres sont à la fois *numériques* et *spécifiques*: telle est en particulier la relation qu'on observe entre le nombre des genres et le nombre des espèces suivant la diversité des conditions biologiques (loi du coefficient générique). Cette loi nous montre que les différentes espèces d'un même genre sont plus vite éliminées par la concurrence que celles qui appartiennent à des genres différents.

Au fur et à mesure qu'une station *s'uniformise*, on constate qu'elle s'appauvrit plus rapidement en espèces qu'en genres et que finalement, lorsque l'uniformité biologique est maximum, les espèces qui restent associées appartiennent toutes à des genres différents.

Ce phénomène qui peut être rapproché de celui qu'on observe dans la flore des îles où les genres monotypes prédominent nous permet d'envisager le *genre non seulement comme une unité taxinomique plus ou moins arbitraire, mais comme une unité biologique réelle ayant une valeur intrinsèque*.

\*  
\*   \*  
\*

*Cette même conclusion me paraît s'appliquer aux grandes subdivisions ou classes de végétaux que nous avons envisagées.*

La concordance constatée dans les flores européennes entre les coefficients génériques des Dialypétales et des Gamopétales et le coefficient générique total, me semble la



preuve que les végétaux de ces deux classes ont un pouvoir d'adaptation sensiblement équivalent puisque *dans la concurrence qui s'établit entre elles pour la conquête du terrain leurs divers genres présentent une diversité spécifique semblable*.

Lorsqu'on considère un territoire très étendu, ou qu'on détermine les coefficients génériques moyens des divers pays de l'Europe, on constate même que cette concordance s'étend au coefficient générique de toutes les grandes subdivisions de la flore sauf celles des Gymnospermes et des Cryptogames.

Nous en pouvons conclure que dans un territoire très étendu, tel que l'Europe occidentale, les Dialypétales, Gamopétales, Apétales et Monocotylédones ont *en moyenne* sensiblement le même *pouvoir d'adaptation*, mais que les conditions propres à leurs exigences physiologiques respectives ne sont pas réparties dans les mêmes proportions, puisque le nombre de leurs espèces n'est pas le même. Lorsqu'on envisage de grandes étendues il semble que les conditions locales qui avantagent ou entravent le développement de ces diverses classes de végétaux se compensent et tendent vers une valeur moyenne également favorable non pas à la diversité spécifique absolue, mais à la diversité spécifique moyenne des genres représentés, telle que l'exprime le coefficient générique.

Dans certaines régions équatoriales ou australes à climat tropical humide, le coefficient générique des Cryptogames vasculaires descend parfois au-dessous de celui des autres classes, ce qui indique l'existence de conditions particulièrement favorables à la diversité spécifique moyenne des végétaux de cette classe.

\*  
\*   \*  
\*

En résumé, la distribution florale dans la zone alpine, telle qu'elle apparaît à la suite de ces recherches, est en



réalité sur chaque point le résultat d'une véritable *sélection naturelle*, qui, sous l'influence de la concurrence, s'exerce entre les nombreuses espèces susceptibles de s'y adapter.

L'élimination porte tout d'abord sur les espèces qui présentent entre elles le plus d'affinité systématique.

Cette élimination se fait par degré; elle est d'abord spatiale, c'est-à-dire que les diverses espèces sont d'autant moins « fréquentes », qu'elles sont moins aptes à la concurrence dans les conditions considérées. Or, dans la zone alpine, la répartition *numérique* des espèces correspondant aux divers degrés de fréquence paraît s'effectuer suivant une loi mathématique indiquant une proportion régulièrement décroissante du nombre des espèces rares à celui des espèces communes. La « rareté » et la « communauté » ne sont en général pas des propriétés absolues des espèces, elles ne sont que relatives et dépendent des conditions écologiques. Telle espèce « rare » dans certaines conditions et certain territoire peut être commune ailleurs. D'autre part, chaque espèce possède des exigences biologiques fort différentes : les unes sont *exclusives*, les autres *tolérantes*, tandis que d'autres paraissent presque *indifférentes* et sont susceptibles de s'accommoder de conditions fort variées.

Ces dernières ont évidemment plus de chances d'être *fréquentes* que les autres lorsqu'on envisage un grand area. Mais comme, en réalité, le nombre des espèces de cette catégorie n'est pas considérable, on constate que dans toute région limitée possédant des conditions écologiques complexes et variées, elle sont avantageusement concurrencées par une quantité d'espèces à exigences plus spécialisées, qui trouvent à satisfaire leurs exigences soit sur un point, soit sur un autre. C'est ainsi que je m'explique cette prédominance du nombre des espèces « rares » dans la zone alpine. D'ailleurs plusieurs types « fréquents » dans

la zone subalpine ne s'élèvent dans la zone alpine qu'à la faveur de conditions spéciales et viennent augmenter le nombre des espèces « rares » de cette dernière zone.

Il semble donc bien en définitive que, dans l'action combinée des *facteurs propres aux organismes* (exigences physiologiques, pouvoir d'accommodation plus ou moins grand) et des *facteurs écologiques* (conditions climatiques, topographiques et édaphiques), ces derniers l'emportent, non pas dans la composition florale totale, mais dans la distribution locale des espèces suivant leur degré de fréquence.

Puisque les espèces qu'on rencontre dans la prairie alpine sont, en somme, toutes adaptées à ce type de formation, la variété infinie que présente le groupement des espèces dans les diverses localités de cette formation doit donc être, avant tout, le fait de variations secondaires dans les conditions biologiques ou dans leur groupement. Ces facteurs secondaires qui ne constituent, pour aucune des espèces concurrentes, une cause absolue d'exclusion, n'agissent que comme causes favorisantes opérant en chaque point de la prairie alpine une véritable *sélection* parmi les nombreuses espèces concurrentes possibles.

Si mon raisonnement est juste, c'est donc, en définitive, *essentiellement à la distribution et au groupement des facteurs secondaires* qu'est attribuable la distribution des espèces, et les curieuses variations locales que l'on peut observer dans la composition de la prairie alpine ne sont que le résultat de la sélection naturelle opérée par des causes extérieures aux organismes qui en sont l'objet.

Or, comme nous l'avons vu, la distribution florale révèle une ordonnance inattendue exprimée par diverses relations numériques telles que : la relation du coefficient générique avec la diversité des conditions biologiques, la constance relative du coefficient de communauté, la relation constante qui existe entre le nombre des espèces d'une contrée et sa

complexité biologique, la proportion relative du nombre des espèces correspondant aux divers degrés de leur fréquence, et celle que présentent entre eux les coefficients génériques des Dialypétales, des Gamopétales, des Apétales, etc., vis-à-vis du coefficient générique total.

Ces éléments d'ordonnance ne sauraient être considérés comme propriétés intégrantes des diverses espèces végétales, il faut en conclure qu'ils existent dans la distribution des facteurs œcologiques eux-mêmes.

Plus encore que le monde animal, le monde des plantes peut être considéré comme le réactif le plus sensible et le plus immédiat du monde inorganique et de ses variations. Il en manifeste non seulement les variations, mais comme l'étude de sa distribution vient de nous le montrer, il nous révèle que le désordre harmonieux qui préside au groupement des fleurs dans les prairies comme au groupement des étoiles dans le firmament, n'est qu'apparent et cache en réalité une parfaite ordonnance. Dans aucune de ses manifestations, la nature n'échappe à la loi du nombre et de la mesure!

---

## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

### DES OUVRAGES SPÉCIAUX UTILISÉS

---

ARCANGELI. *Flora italiana*.

AUBERT. *Flore de la Vallée de Joux*. (Bulletin Soc. vaud. Sc. nat., vol. XXXVI.)

BARBEY W., F. MAJOR et STEPHANI. *Karpathos*. Lausanne 1895.

BARCELO. *Flore des Baléares*.

BENTHAM and HOOKER. *British Flora*.

BICKNEL C. *Flora of Bordighera and San Remo*.

BRIQUET J. *Recherches sur la flore des montagnes de la Corse et ses origines*. (Annuaire du Conservatoire et du Jardin botanique de Genève, 1901).

BURNAT E. *Flore des Alpes maritimes*.

- CAMUS. *Catalogue de la Flore de France*. 1888.
- CERIO et BELLINI. *Flora dell' Isola di Capri*. 1890.
- FLAHAULT Ch. *Rapport sur les herborisations de la Société botanique de France... dans la vallée de l'Ubaye*. Session de Barcelonette août 1897. (Bull. Soc. bot. de France, tome XLIV.)
- GAGNEPAIN. *Topographie botanique des environs de Cercy-la-Tour (Nièvre)*. 13<sup>e</sup> Bulletin d'Autun. 1900.
- GARKE. *Deutschlandsflora*. 16<sup>e</sup> édit. 1890.
- GODET. *Flore du Jura*.
- GREMLI. *Flore analytique de la Suisse*. Edit. française. 1886.
- GRECK DELICATA. *Flora Melitensis*. 1853.
- GUSSONE J. *Enumeratio plantarum vascularium in insula Inarime*. 1854.
- HARTMANN. *Handbok i Scandinaviens Flora*. 1870.
- HELDREICH (Th. de). *Flore de l'île de Céphalonie*. 1882.
- *Flore de l'île d'Egine*. (Bull. Herb. Boissier, t. VI.) 1898.
- HEER O. *Die nivale Flora der Schweiz*.
- HEMSLEY. *Report of the scientific Resultats of the voyage of the Challenger*. (Botany, vol. I.) 1885.
- HILDEBRAND. *Flora of the Hawaiian Islands*. 1888.
- JACCARD H. *Catalogue de la flore valaisanne*. 1895.
- LOWE. *Flora of Madeira*.
- MARSILY (de). *Catalogue de la flore de Corse*. 1872.
- MARGOT et REUTER. *Essai d'une flore de l'île de Zante*. 1838.
- MORIS et de NOTARIS. *Florula caprariae*. 1839.
- NYMANN. *Conspectus Florae Europaeae*.
- PENZIG O. *Florae ligusticae Synopsis*. 1897.
- PERREYMOND. *Plantes phanérogames des environs de Fréjus*. 1833.
- SCHRÖTER. *Notes diverses sur l'Avers*.
- RICCA L. *Catalogo delle piante vasc. spontanee della zone olearia nelle due valli di Diano Marina et di Cervo*. 1870.
- TORNABENE F. *Flora sicula*. 1887.
- TRIMEN H. *A Hand-Book of the Flora of Ceylon*. 5 vol. 1893-1900.
- VACCARI L. *Flora cacuminale della valle d'Aosta*. (Nuovo Giornale botanico italiano. Vol. VIII. 1901.
- WILKOMM. *Catalogue de la flore des Baléares*. 1873.
- WILKOMM et LANGE. *Prodromus florae hispanicae*, 1861-1880, avec supplementum, 1893.
-