Zeitschrift: Mémoires de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Herausgeber: Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Band: 3 (1929-1930)
Heft: 4

Artikel: Le Coefficient générique de P. Jaccard et sa signification
Autor: Maillefer, Arthur
DOI: https://doi.org/10.5169/seals-249679

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: 02.10.2025

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

MÉMOIRES DE LA SOCIÉTÉ VAUDOISE DES SCIENCES NATURELLES
N° 19 1929 Vol. 3, N° 4

LABORATOIRE DE PHYSIOLOGIE VÉGÉTALE ET DE GÉNÉTIQUE
DE L'UNIVERSITÉ DE LAUSANNE

Le Coefficient générique de P. Jaccard et sa signification

PAR

Arthur MAILLEFER

(Présenté à l'assemblée générale du 20 mars 1929.)

Dans une précédente publication [1], j'ai montré que le « coefficient générique » de Paul Jaccard est une fonction du nombre des espèces comprises dans la statistique et cela pour des raisons purement statistiques et non biologiques. J'ai émis l'idée qu'il serait peut-être plus simple d'apprécier la « diversité des conditions écologiques » par le nombre des espèces, compte tenu de l'étendue de la station. Alvar Palmgren [2] avait du reste exprimé la même opinion en 1925.

Je veux maintenant essayer de trouver la relation qu'il y a entre le coefficient générique et le nombre des espèces et discuter les lois de P. Jaccard relatives au coefficient générique.

Les lois de Paul Jaccard.

Voici, d'après sa plus récente publication [3], les dix lois qui résument les études de Jaccard sur la distribution géographique des espèces:

[1] A. MAILLEFER. — Les courbes de Willis: Répartition des espèces dans les genres de différente étendue. *Bull. Soc. vaudoise des Sc. nat.* Vol. 56, p. 617, Lausanne, 1928.

[2] A. PALMGREN. — Die Artenzahl als pflanzengeographischer Charakter. *Fennia* 46. N° 2, Helsingfors, 1925.

[3] P. JACCARD. — Die statistisch-floristische Methode als Grundlage der Pflanzensoziologie (Extrait de Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden von E. Abderhalden, Abt. XI, Tell 5, p. 165-232, Berlin, 1928. (Je donne ces lois en français en prenant leur texte dans d'autres publications de P. Jaccard.)

1. *La richesse en espèces d'un territoire donné est proportionnelle à la diversité de ses conditions écologiques.*

2. *La ressemblance des conditions écologiques de deux territoires voisins, appartenant à la même région naturelle, s'exprime par leur coefficient de communauté, sans toutefois qu'il y ait une proportionnalité stricte entre les valeurs de ces coefficients et les analogies écologiques observées.*

3. *Les pâturages alpins sont, malgré l'unité physionomique qu'ils montrent, composés de sociétés végétales très différentes, même quand la région est très peu étendue et montre en apparence une grande uniformité écologique.*

4. *Le* coefficient générique, *c'est-à-dire le rapport du nombre des genres à celui des espèces, est inversément proportionnel à la diversité des conditions écologiques de la région considérée.*

5. *Dans les mêmes conditions écologiques le* coefficient générique *décroît avec l'étendue de la région considérée.*

A la page 188, Jaccard ajoute: « Das scheint auf dem ersten Blick im Widerspruch zu stehen mit unserem ersten Gesetz,... Aber wie man leicht constatieren kann, ist eben der generische Koeffizient innerhalb weiter Grenzen unhabhängig vom Artenreichtum ».

6. *Dans des conditions analogues, le* coefficient générique *des îles est plus grand que celui des régions continentales les plus proches.*

7. *Le* coefficient générique *croît avec l'altitude.*

8. *Le* coefficient générique *des Dialypétales et celui des Gamopétales, ainsi que celui de la Famille des Composées sont très voisins, souvent même égaux à celui de l'ensemble de la flore.*

9. *Dans les contrées occidentales de l'Europe, le* coefficient générique *croît aussi bien avec la latitude qu'avec l'altitude.*

10. *Dans nos régions, le nombre des espèces fréquentes décroît avec l'altitude tandis que le nombre des espèces rares augmente, de telle manière que dans la région alpine, les espèces rares sont les plus nombreuses et les espèces fréquentes les moins nombreuses.*

Comme on le voit, les lois 4 à 9 utilisent le coefficient générique; ce sont ces lois que je discuterai, plus la première loi, qui est liée, comme je vais le montrer, avec la loi 4.

Variation du coefficient générique suivant le nombre des espèces.

D'après la première loi, la richesse en espèces, donc le nombre des espèces d'un territoire donné, est proportionnelle à la diversité des conditions écologiques; d'après la loi 4, le coefficient générique est proportionnel aussi à la diversité des conditions écologiques; d'où l'on doit tirer la conclusion que le coefficient générique est inversément proportionnel au nombre des espèces. Comme P. Jaccard dit page 188 que le coefficient générique est entre des limites éloignées indépendant du nombre des espèces, il s'en suit qu'au moins une des deux lois ci-dessus est fausse ou mal exprimée.

Remarquons que ces « lois » n'en sont pas; comme personne n'a mesuré quantitativement d'une autre façon la « diversité des conditions écologiques », dire que le nombre des espèces est proportionnel à la diversité des conditions écologiques revient à dire: on prend comme mesure de cette diversité le nombre des espèces croissant dans une station donnée (en tenant compte de l'étendue de cette station). C'est donc une définition et non une loi. Pour le coefficient générique, il en est de même. La diversité des conditions écologiques est donc définie par Paul Jaccard de deux manières qui sont incompatibles, au moins si l'on entend le terme proportionnel dans son sens mathématique.

Nous croyons que P. Jaccard comprend effectivement le mot proportionnel un peu autrement que les mathématiciens et qu'il faudrait énoncer ses « lois » de la façon suivante pour exprimer l'idée de Paul Jaccard sans commettre d'erreur au point de vue mathématique: « Quand la diversité des conditions écologiques augmente, le nombre des espèces croît et le coefficient générique diminue. »

Avant d'entrer dans le fond du sujet, je dois dire ici que ce n'est que sur ce point spécial, valeur du coefficient générique, que je suis en désaccord avec Paul Jaccard et que j'estime beaucoup ses travaux, car c'est lui qui le premier, il y a bientôt trente ans, a cherché à formuler les lois quantitatives de la phytogéographie et de la phytosociologie et j'ai l'impression que la voie qu'il a choisie est la bonne et que l'on viendra de plus en plus à appliquer ses méthodes.

M. P. Jaccard a été un précurseur de la sociologie végétale.

Dans mon premier travail, j'ai montré que le coefficient générique devait être fonction du nombre des espèces; cela ressort également de la combinaison des lois 1 et 4 de Paul Jaccard. C'est cette fonction que je vais essayer de déterminer.

Le coefficient générique est le nombre de genres représentés par 100 espèces; on le détermine en divisant le nombre des genres par celui des espèces et en multipliant par 100 ce quotient. Cette multiplication par 100 n'a qu'un intérêt pratique et purement accessoire; les calculs se simplifient si l'on en fait abstraction. C'est pourquoi, dans la première partie de ce travail, je ne m'occuperai que du quotient du nombre des genres par celui des espèces et pour la clarté de l'exposé je le désignerai sous le nom de *quotient générique* en le notant par Q.

Le coefficient générique sera donc égal à 100 Q.

J'ai présenté les premiers résultats de cette étude à la Section de botanique de la Société helvétique des Sciences naturelles le 1er septembre 1928. M. P. Jaccard y assistait; voici le résumé de sa réponse tel qu'il l'a consignée dans les « Actes » :

« L'auteur (P. J.) montre en s'appuyant sur des exemples concrets que le coefficient générique n'est pas seulement fonction du nombre des espèces, mais est nettement influencé par les conditions écologiques. Dans un territoire donné, et sur des localités de même étendue hébergeant un même nombre d'espèces, la valeur du coefficient générique est nettement sous la dépendance des conditions écologiques. Le rôle de la nature physico-chimique du sol est à cet égard le plus important des facteurs de variation exprimé par le coefficient générique. C'est la tâche de l'écologiste de préciser dans quelle mesure soit tel ou tel facteur dominant, soit l'ensemble des conditions édaphiques d'une station donnée, modifient la relation théorique du nombre des genres au nombre des espèces telle que peut la prévoir le raisonnement mathématique de Willis et de Maillefer. »

« Indépendamment de sa signification biologique, le coefficient générique constitue pour la sociologie végétale un précieux moyen de comparaison. »

Dans une conversation que j'ai eue avec M. P. Jaccard après la séance, j'ai fait valoir que le coefficient générique est sûrement fonction du nombre des espèces, mais qu'il était parfaitement possible qu'il fût aussi fonction d'autres circonstances, par exemple des conditions écologiques, mais qu'on n'en aurait la certitude qu'en éliminant d'abord l'effet dû uniquement au nombre des espèces.

L'observation montre que le quotient Q augmente quand le nombre des espèces contenues dans la statistique diminue. *Quelle est la loi qui lie Q au nombre s des espèces?* On pourrait résoudre cette question par le calcul des probabilités; mais la complexité des données rendrait sans doute la solution laborieuse; on peut aussi trouver la solution expérimentalement. C'est ce second moyen que j'ai utilisé.

Comme le but de cette étude est de comparer la distribution théorique des espèces dans les genres à cette même distribution telle qu'on l'observe dans la nature, en utilisant le quotient (ou le coefficient) générique comme caractéristique de cette distribution, j'ai pris comme base la Flore de la Suisse de Schinz et Keller, car un grand nombre de travaux de géobotanique sont basés sur cette flore et j'avais ainsi un abondant matériel statistique à ma disposition. J'aurais sans doute pu me baser sur une Flore du monde entier, mais le travail eût été formidable; je montrerai du reste que le résultat ne change pas quelle que soit la flore de base adoptée.

J'ai donc préparé autant de billets qu'il y a d'espèces dans la flore suisse[1]; sur chacun de ces billets, j'ai écrit le numéro d'une espèce et son numéro de genre. Au début, j'ai cru utile d'avoir un nombre rond de billets; c'est pourquoi j'ai laissé de côté les Lycopodiales, les Filicales hétérosporées, et le *Botrychium simplex*. Ces suppressions n'auront du reste aucune influence sur le résultat cherché. Voici la répartition des fréquences du nombre d'espèces par genre dans cette flore:

[1] SCHINZ und KELLER. — Flora der Schweiz, IVte Auflage.

Tableau I.

Répartition des espèces dans les genres de la Flore suisse.
x = nombre d'espèces par genre;
y = nombre des genres à x espèces.

x	y	x	y	x	y
1	331	12	3	23	3
2	133	13	6	24	1
3	56	14	4	26	1
4	36	15	1	28	1
5	27	16	2	29	2
6	20	17	4	30	1
7	15	18	2	31	1
8	8	19	4	34	1
9	7	20	5	74	1
10	7	21	1	85	1
11	8	22	2		

Le nombre des genres est de 695, celui des espèces de 2575; le quotient générique est 0,2699, le coefficient générique 26,99.

J'ai donc eu une collection de 2575 billets représentant autant d'espèces et 695 genres.

La question que je me suis proposé de résoudre est la suivante: Si l'on prend des lots de s billets (représentant s espèces), et qu'on compte le nombre g des genres représentés, puis qu'on calcule pour chaque lot le quotient générique $Q = g/s$, quelles seront les valeurs moyennes $Q_{moy.}$ et la déviation étalon σ de ces quotients pour les différentes valeurs de s?

Il est possible de former les lots de s espèces de plusieurs manières:

1°. — On peut classer les billets *dans l'ordre des numéros des genres*, c'est-à-dire dans l'ordre où ils sont dans la flore ou *ordre systématique*, et en faire des lots par exemple de 5, puis de 10, de 20, de 30, ... de s espèces et déterminer dans chaque cas le quotient générique moyen et sa déviation étalon.

2°. — On peut classer les billets *dans l'ordre croissant des nombres d'espèces par genre* et considérer successivement

le premier billet, les deux premiers, les trois, les quatre, les ... les s premiers et déterminer pour chacun des lots ainsi formés le quotient générique. On obtient ainsi pour chaque valeur de s le *quotient générique maximum*: $Q_{max.}$. A chaque valeur de s ne correspond qu'une valeur de Q; la déviation étalon est donc nulle.

3°. — On peut classer les billets dans *l'ordre décroissant des nombres d'espèces par genre* et considérer successivement le premier, les deux premiers, ... les s premiers billets. On obtient ainsi pour chaque valeur de s le *quotient générique minimum* $Q_{min.}$. Ici encore, la déviation étalon est nulle.

4°. — On peut enfin *mélanger les billets aussi complètement que possible dans une urne* et en tirer successivement des lots de s billets dont on détermine le quotient générique. En répétant plusieurs fois l'opération, il sera possible de déterminer pour les différentes valeurs de s le quotient générique moyen et sa déviation étalon. Ce quotient moyen sera le *quotient générique probable*: $Q_{prob.}$.

Remarquons que dans ce cas il est possible d'effectuer de trois manières le tirage des billets:

a) On peut après avoir tiré un billet noter ses numéros et le remettre dans l'urne avant de tirer le suivant.

b) On peut tirer tous les billets d'un lot, noter les numéros et remettre le lot dans l'urne avant de tirer le lot suivant.

c) On peut tirer tous les billets d'un lot, ne pas les remettre dans l'urne et continuer les tirages jusqu'à ce que l'urne soit vide.

La manière b est sans doute celle qui correspond le mieux aux conditions réalisées dans la nature, car la présence d'une espèce dans une station n'empêche pas sa présence dans une autre. La manière c est de beaucoup la plus commode et fournit beaucoup plus rapidement des résultats; en effet, si l'on fait des lots de 5 billets, on peut les réunir ensuite en lots de 10 billets, puis de 20, 30, 40, etc., et obtenir ainsi rapidement (rapidité relative) de nombreuses valeurs du quotient générique. C'est pour cette raison que j'ai utilisé la manière c; la différence entre les résultats des méthodes b et c ne doit du reste pas être très grande. Mais si un mathématicien reprenait la question par le calcul, ce qui est vivement à souhaiter, il devrait utiliser la manière b.

En résumé, nous aurons à chercher en fonction du nombre *s* des espèces: 1° la valeur du *quotient générique quand les espèces restent liées entre elles dans l'ordre systématique* de la flore; 2° celle du *quotient générique maximum*; 3° celle du *quotient générique minimum*, et 4° celle du quotient générique dans le cas où la distribution des espèces se fait au hasard et qui sera le *quotient générique probable*.

1° Variation du quotient générique quand les espèces restent dans l'ordre de la flore.

On forme des lots de 10, de 20, de 30 espèces en les prenant dans l'ordre de la flore qui sert de base; dans chaque lot on compte les genres représentés; cela permet de déterminer pour chaque lot le quotient générique. Les résultats bruts de ces comptages sont donnés dans le tableau II.

Tableau II.

Fréquence brute des quotients génériques Q dans des lots de *s* espèces, celles-ci restant rangées dans l'ordre systématique.

Q	NOMBRE DES ESPÈCES *s*											
	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	200	400
0,0	0	22	22	15	13	8	3	5	3	2	0	0
0,1	121	77	67	51	45	27	19	18	27	26	21	0
0,2	68	105	102	127	133	72	75	79	75	83	157	180
0,3	90	108	153	160	166	83	85	87	92	84	212	188
0,4	84	89	83	90	95	43	54	46	37	37	61	54
0,5	61	58	41	36	30	6	5	3	4	7	8	0
0,6	36	34	24	13	9	4	4	7	4	2	0	0
0,7	32	11	6	4	2	0	0	0	0	0	0	0
0,8	11	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0,9	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1,0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total	508	505	499	496	493	243	245	245	242	241	459	422

Le tableau III donne les mêmes résultats, mais les fréquences sont exprimées en $^0/_{00}$ en arrondissant chaque nombre au nombre entier le plus voisin.

Tableau III

Fréquences en $^0/_{00}$ des quotients génériques dans des lots de s espèces, celles-ci restant rangées dans l'ordre systématique.

Q	NOMBRE DES ESPÈCES, s												
	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	200	400	2575
0	0	44	44	30	26	33	12	20	12	8	0	0	0
0,1	238	152	134	103	91	111	78	73	112	108	46	0	0
0,2	134	208	204	256	270	296	306	322	310	344	342	427	0
0,3	177	214	307	323	337	342	347	355	380	349	462	445	1000
0,4	165	176	166	181	193	177	220	188	153	154	134	128	0
0,5	120	115	82	73	61	25	20	12	17	29	17	0	0
0,6	71	67	48	26	18	16	16	29	17	8	0	0	0
0,7	63	22	12	8	4	0	0	0	0	0	0	0	0
0,8	22	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0,9	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1,0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total	1000	1000	999	1000	1000	1000	999	999	1001	1000	1001	1000	1000

On remarquera la forte asymétrie des distributions surtout pour les petits nombre d'espèces.

Le tableau IV donne la valeur du quotient générique moyen $Q_{obs.}$ obtenu par ces statistiques en fonction du nombre s des espèces par lot et la valeur σ de la déviation étalon de ce quotient générique moyen. La colonne intitulée $Q_{calc.}$ donne la valeur du quotient générique calculé par la formule

$$Q - 0{,}2688 = \frac{0{,}7312}{s}$$

qui est de la forme

$$Q - c = \frac{1 - c}{s} \quad \text{où } c = 0{,}2688.$$

C'est une hyperbole équilatère astreinte à passer par les points

$$(s = 1,\ Q = 1) \text{ et } (s = 2575,\ Q = 0{,}2699).$$

cette dernière valeur étant le quotient générique pour la flore totale. Cette hyperbole a pour asymptotes les droites $s = 0$ et $Q = c = 0{,}2688$. On voit qu'il y a une concordance remarquablement bonne entre les valeurs obtenues par les comptages de billets tirés au sort et celle obtenue par le calcul.

Tableau IV.

Nombre d'espèces s	Q obs.	σ	Q calc.
1	1.	0,	1,
10	0,343	0,307	0,342
20	0,306	0,164	0,305
30	0,296	0,144	0,294
40	0,287	0,131	0,287
50	0,286	0,123	0,284
60	0,283	0,112	0,281
70	0,281	0,107	0,279
80	0,279	0,101	0,278
90	0,280	0,098	0,277
100	0,278	0,096	0,276
200	0,273	0,078	0,273
400	0,273	0,057	0,271
2575	0,2699	0,	0,2699

Dans la discussion qui suit, je vais montrer que cette relation entre le quotient générique et le nombre des espèces, dans le cas où les genres ne sont pas disloqués, n'est qu'un cas particulier d'une relation plus générale.

Le quotient générique, dans un groupe formé de s espèces, ne peut prendre qu'un certain nombre de valeurs, entre son maximum qui est $s/s = 1$, quand chaque espèce appartient à un genre différent, et $1/s$ quand toutes les espèces appartiennent au même genre. Ces limites ne pourraient du reste être atteintes que si le nombre des espèces et celui des genres dans la flore de base étaient infinis, ce qui ne peut être réalisé. (Voir plus loin les valeurs maxima et minima que peut prendre le quotient générique dans le cadre d'une flore de base.)

Dans le cas d'un nombre infini d'espèces et de genres, les valeurs possibles du quotient générique Q en fonction du nombre des espèces comprises dans un lot seront:

$s =$	1	2	3	4	5	s
	1/1	2/2	3/3	4/4	5/5	s/s
		1/2	2/3	3/4	4/5	$(s-1)/s$
			1/3	2/4	3/5	$(s-2)/s$
				1/4	2/5	$(s-3)/s$
					1/5	$(s-4)/s$
						.....
						$2/s$
						$1/s$

Pour chaque nombre s d'espèces, le quotient générique est susceptible de prendre s valeurs comprises entre s/s et $1/s$; si le nombre des espèces était infini, la valeur du quotient générique maximum serait de 1; sa valeur minimum serait représentée par l'hyperbole équilatère

$$Q = \frac{1}{s}$$

Pour 100 espèces, le *quotient générique* Q pourrait avoir toutes les valeurs entre 1 et 0,01 avec un espacement d'un centième entre les valeurs possibles; le *coefficient générique* lui varierait entre 1 et 100 avec un espacement d'une unité entre ses valeurs possibles. En dessous de $s = 100$, l'espacement entre deux valeurs voisines possibles du coefficient générique est plus grand que 1, par exemple, pour $s = 50$, il est de 2: pour $s = 25$, il est de 4; pour $s = 20$, il est de 5; pour $s = 10$, il est de 10; pour $s = 5$, il est de 20; etc. On voit donc que pour les valeurs de s en dessous de 50, ce qui correspond à la valeur de s (nombre des espèces) dans la grande majorité des formations végétales, on peut s'attendre à des écarts considérables entre les coefficients génériques de deux stations différentes de la même formation; l'absence d'une espèce pour $s = 50$ fait varier de deux unités la valeur du coefficient générique; s'il n'y a que 20 espèces, l'absence ou la présence d'une espèce changera la valeur du coefficient de 5 unités.

On peut conclure de ce qui vient d'être dit qu'*il ne faut pas, dans le cas de florules ayant peu d'espèces, attacher trop d'importance à des différences du coefficient générique de quelques unités.*

La valeur moyenne du quotient générique, dans le cas où

le nombre des espèces et celui des genres sont infinis, sera pour chaque valeur du nombre s des espèces au milieu de l'intervalle entre s/s et $1/s$; il aura donc la valeur suivante:

$$Q = \frac{1}{s} + \frac{1}{2}\left(1 - \frac{1}{s}\right) = \frac{s+1}{2s}$$

$$Q = \frac{1}{2} + \frac{1}{2s} = \frac{1}{2} + \frac{1 - \frac{1}{2}}{s}$$

Remarquons que ce n'est qu'un cas de l'équation plus générale

$$Q = c + \frac{1 - c}{s}$$

qui représente, si l'on fait varier la valeur de c entre 0 et 1, toute une série d'hyperboles équilatères passant toutes par le point ($Q = 1$, $s = 1$), et partageant chacune la distance entre les paires de valeurs s/s et $1/s$ dans le même rapport.

Comme on le voit, cette équation est de la même forme que celle qui représente la valeur du quotient générique en fonction du nombre s des espèces quand les espèces restent liées dans leur ordre systématique. Pour trouver la valeur de c, il suffit de poser la condition que le quotient générique doit prendre la valeur 26,99 pour $s = 2575$ et l'on trouve $c = 0{,}2688$, comme je l'ai dit plus haut; c est donc déterminé par la valeur du quotient générique de l'ensemble de le flore qui sert de base.

$$\text{Pour } c = 0,\ Q = \frac{1}{s}$$

$$\text{pour } c = 1,\ Q = 1.$$

2. — Quotient générique maximum.

Si l'on classe les billets représentant les espèces de la flore de base dans l'ordre croissant du nombre d'espèces par genre, donc en commençant par les espèces des genres à une espèce en considérant successivement le premier billet, les deux premiers, puis les trois premiers et ainsi de suite comme constituant des lots dont on détermine le quotient générique, les valeurs ainsi trouvées seront les quotients génériques maxima qu'on puisse attendre d'après la constitution de la flore de base; si, en effet, on prenait pour commencer les espèces des gen-

res à deux espèces, le quotient générique décroîtrait plus rapidement: il en serait de même si l'on commençait par les genres à davantage d'espèces.

Pour obtenir le quotient générique le plus grand qui soit possible dans un lot d'un certain nombre *s* d'espèces, dans le cadre de la flore suisse qui nous sert de base, il faut donc pratiquer comme suit:

Numéroter les genres de 1 à 695 en commençant par ceux à une espèce, en continuant par ceux à deux, puis à trois, etc. espèces, numéroter les espèces de 1 à 2575 en prenant les genres dans l'ordre de leur numérotation; le quotient générique maximum s'obtiendra en divisant le numéro du genre par le numéro de l'espèce, numéro qui est en même temps le nombre *s* d'espèces auquel se rapporte le quotient générique.

On aura pour les genres à *une* espèce [1]:

N° du genre	N° de l'espèce	Quotient générique
1	1	$\frac{1}{1}$
2	2	$\frac{2}{2}$
3	3	$\frac{3}{3}$

et ainsi de suite jusqu'à

331	331	$\frac{331}{331}$

Pour les genres à *deux* espèces:

N° du genre	N° de l'espèce	Quotient générique
332	332	$\frac{332}{332}$
332	333	$\frac{332}{333}$
333	334	$\frac{333}{334}$
334	335	$\frac{333}{335}$

[1] Se reporter au tableau I.

et ainsi de suite jusqu'à

N° du genre	N° de l'espèce	Quotien générique
464	597	$\frac{464}{597}$

et ainsi de suite jusqu'au dernier genre, celui qui a le plus grand nombre (85) d'espèces dans la flore, où l'on a:

N° du genre	N° de l'espèce	Quotien générique
695	2491	$\frac{695}{2491}$
695	2492	$\frac{695}{2492}$
695	2493	$\frac{695}{2493}$

et ainsi de suite jusqu'à la dernière espèce où l'on a:

695	2575	$\frac{695}{2575}$.

On voit que tant que l'on reste dans le même genre, le quotient générique, quotient du nombre des genres par celui des espèces, peut être représenté par une hyperbole équilatère:

$$Q = \frac{g}{s}$$

g étant constant tant qu'on reste dans le même genre; g est le numéro du genre et s le numéro de l'espèce, les genres étant classés dans l'ordre croissant du nombre de leurs espèces. C'est ainsi que j'ai calculé les valeurs du coefficient générique maximum qui m'ont servi à construire la courbe I de la figure 1. Je n'ai pas dessiné la courbe dans tous ses détails; je me suis contenté de faire passer un tracé continu par les points correspondant à la dernière espèce de chaque genre. Du reste à l'échelle du dessin, la forme en escalier de la courbe est presque insensible. Dans la figure 2, se rapportant à une flore plus restreinte, celle du Tanzboden, j'ai dessiné la courbe des C. gén. maxima avec tous ses détails.

3. — Quotient générique minimum.

Nous avons vu que si le nombre des genres et des espèces était infini, la valeur minimum que pourrait prendre le quotient générique serait de $1/s$ dans un groupe de s espèces.

Nous nous proposons de déterminer sa valeur dans le cadre d'une flore donnée, celle de Schinz et Keller.

On peut obtenir ce quotient générique minimum en classant les billets portant les numéros génériques et spécifiques de la flore de base dans l'ordre décroissant du nombre d'espèces par genre; on prend ensuite successivement le premier, puis les 2, puis les 3, etc. premiers; en comptant dans chaque lot le nombre des genres on obtient le quotient générique minimum pour toutes les valeurs de s (nombre des espèces).

Il est plus pratique de commencer par l'autre bout de la distribution et de retrancher du nombre total des espèces, chaque espèce successivement en commençant par les genres à une espèce et en continuant par ceux à 2, à 3, à 4, etc. espèces.

Prenons l'ensemble de la flore:

Il y a 695 genres et 2575 espèces; le quotient générique est 695/2575. Enlevons successivement les espèces appartenant à des genres mono-spécifiques,

nous aurons	694	genres et	2574	espèces;	quotient gén.:	694/2574
»	693	»	2573	»	»	693/2573
»	692	»	2572	»	»	692/2572
. . .	. . .	. . .	. . .	. . .	. . .	. . .
»	365	»	2245	»	»	365/2245

Nous retranchons ensuite successivement les espèces des genres bispécifiques.

nous aurons	364	genres et	2244	espèces;	quotient gén.:	364/2244
»	364	»	2243	»	»	364/2243
»	363	»	2242	»	»	363/2242
»	363	»	2241	»	»	363/2241
. . .	. . .	. . .	. . .	. . .	. . .	. . .
»	231	»	1978	»	»	231/1978

et ainsi de suite jusqu'au dernier genre à 85 espèces;

nous aurons	1	genres et	85	espèces;	quotient gén.:	1/85
»	1	»	84	»	»	1/84
»	1	»	83	»	»	1/83
. . .	. . .	. . .	. . .	. . .	. . .	. . .
»	1	»	3	»	»	1/3
»	1	»	1	»	»	1/2
»	1	»	1	»	»	1/1

On voit que tant qu'on reste dans le même genre, la forme de la courbe du quotient générique minimum est une hyperbole équilatère de la forme

$$Q = \frac{a}{x}$$

où a est le numéro du genre dans l'ordre croissant des nombres d'espèces par genre; par conséquent, chaque fois qu'on passe d'un genre à l'autre, la valeur de a change. Le quotient générique minimum est représenté en fonction du nombre des espèces par une série de fragments d'hyperboles équilatères formant comme les marches d'un escalier. Tant que nous sommes dans le plus grand genre (ici celui à 85 espèces), le quotient générique sera

$$Q_{min} = \frac{1}{x} .$$

La courbe qui le représente se confond avec celle du quotient générique minimum dans le cas où le nombre des espèces et celui des genres seraient infinis.

La courbe IV, fig. 1, représente la variation du coefficient générique minimum en fonction du nombre d'espèces; la courbe a été égalisée et l'on a laissé de côté ses inégalités en marches d'escalier. Dans la figure 2, se rapportant à la florule du Tanzboden, j'ai figuré la courbe des C. gén. minima avec tous ses détails.

4. — Quotient générique probable.

Comme je l'ai dit plus haut, j'ai tiré au hasard d'une urne des billets portant chacun le numéro d'un genre et celui d'une espèce de ce genre, de la Flore suisse de Schinz et Keller, en les réunissant pour former des lots de 5, de 10, de 20, etc. billets (espèces). Les billets n'ont pas été remis dans l'urne

après chaque tirage; les tirages ont été continués jusqu'à épuisement des billets. Avec ce mode de faire, j'ai obtenu naturellement un plus grand nombre de lots à peu d'espèces que de lots avec beaucoup d'espèces.

J'ai calculé pour chaque lot le quotient générique, puis pour tous les lots de même nombre d'espèces le quotient générique moyen Qp, qui sera le quotient générique probable, et la déviation étalon σ.

Le tableau V donne, en fonction du nombre s des espèces par lot, le quotient générique moyen probable Qp, sa déviation étalon σ et le nombre n des lots utilisés.

Tableau V.

s	Qp	σ	n	s	Qp	σ	n
5	0,997	0,025	305	140	0,772	0,016	14
10	0,979	0,046	586	160	0,750	0,017	12
20	0,953	0,047	340	180	0,734	0,022	11
30	0,934	0,048	291	200	0,721	0,030	88
40	0,918	0,042	272	300	0,638	0,009	10
50	0,896	0,042	251	400	0,601	0,012	4
60	0,884	0,042	266	500	0,556	0,018	5
80	0,871	0,038	337	600	0,511	0,019	4
100	0,824	0,035	161	800	0,458	0,008	6
120	0,791	0,025	13	1000	0,419	0,004	4

Connaissant, en fonction du nombre s des espèces, le quotient générique probable et par conséquent le coefficient générique, quand la distribution des espèces se fait au hasard, nous pourrons comparer ces valeurs avec celles des coefficients observés dans la nature. Pour cette comparaison, nous pouvons, comme première approximation, faire la différence entre le coefficient observé et le coefficient générique probable; c'est pour faciliter cette opération que j'ai établi le tableau VI, qui donne avec deux chiffres le coefficient générique probable en fonction du nombre des espèces; ce tableau a été obtenu du tableau V après égalisation graphique des données; les nombres du tableau VI ne peuvent prétendre à une exactitude parfaite; mais ce tableau suffira dans la pratique pour décider si un coefficient générique observé est plus grand ou plus petit que celui qu'on aurait si le

hasard était seul en jeu, et aussi pour apprécier l'ordre de grandeur de l'écart.

Tableau VI.

s	C.g	σ[1]	s	C.g	σ[1]
1	100,0	0,0	97 à 103	82	3,1
2	99,9		104 à 112	81	
3	99,7		113 à 119	80	
4	99,5		120 à 127	79	2,7
5	99,4	2,5	128 à 136	78	
6 à 8	99		137 à 145	77	2,5
9 à 11	98	4,5	146 à 153	76	
12 à 15	97		154 à 163	75	2,3
16 à 20	96	4,7	164 à 172	74	
21 à 24	95		173 à 181	73	
25 à 29	94		182 à 192	72	
30 à 34	93	4,6	193 à 202	71	2,0
35 à 40	92	4,4			
41 à 45	91		200	70,6	2,0
46 à 50	90	4,2	300	65,1	1,8
51 à 56	89		400	60,8	1,7
57 à 63	88	4,0	600	54,1	1,4
64 à 69	87		800	49,0	0,8
70 à 76	86	3,7	1000	44,2	0,4
77 à 82	85	3,4	1500	37,1	0,3
83 à 89	84		2000	31,7	
90 à 96	83	3,2	2575	26,99	0,0

[1] La valeur de σ correspond toujours au nombre d'espèces divisible par 10 dans l'intervalle placé en regard.

Je donne également dans ce tableau la valeur de la déviation étalon σ; je rappelle que la déviation étalon est, en même temps qu'une mesure de la variabilité, l'erreur probable d'un coefficient générique pris isolément; il y a donc autant de chances pour que le coefficient générique moyen, que l'on peut considérer comme la valeur la plus probable de ce coefficient, soit compris entre les limites $C.g + \sigma$ et $C.g - \sigma$ ou qu'il soit en dehors de ces limites. On voit qu'entre 10 et 100 espèces, limites entre lesquelles se tient le plus souvent le nombre des espèces des formations végétales, la déviation étalon varie entre 2 et 4,7 unités; la vraie valeur du coefficient générique ne sera donc connue qu'à 4 à 9 unités près (double de l'erreur probable). *Quand donc on trouvera de faibles différences entre les coefficients génériques de deux associations végétales, il ne faudra pas leur attacher trop d'importance. Ce n'est que lorsque systématiquement on trouvera des C. g. toujours trop faibles ou trop forts pour une série de formations végétales de même nature qu'on devra rechercher la cause de ces différences.*

La courbe des coefficients génériques probables est représentée par la courbe II de la figure 1.

Il ne m'a pas été possible de trouver une équation satisfaisante pour la courbe II des coefficients génériques probables; il y aurait un grand intérêt à connaître cette équation ainsi que celles de tout le faisceau de courbes comprises entre la courbe des C. gén. max. et celle des C. gén. min. Mais si un mathématicien étudiait cette question, il devrait plutôt travailler avec l'inverse du C. gén., c'est-à-dire avec le nombre moyen d'espèces par genre. Il devrait se baser sur le mémoire de Yule [1], où la théorie de Willis a été étudiée plus mathématiquement que je n'ai pu le faire dans mon travail sur les courbes de Willis.

[1] G. Udny-Yule. — A mathematical Theory of Evolution, based on the Conclusions of Dr. J. G. Willis. Phil. Trans. Royal Soc. London, Ser. B. Vol. 213, 1924.

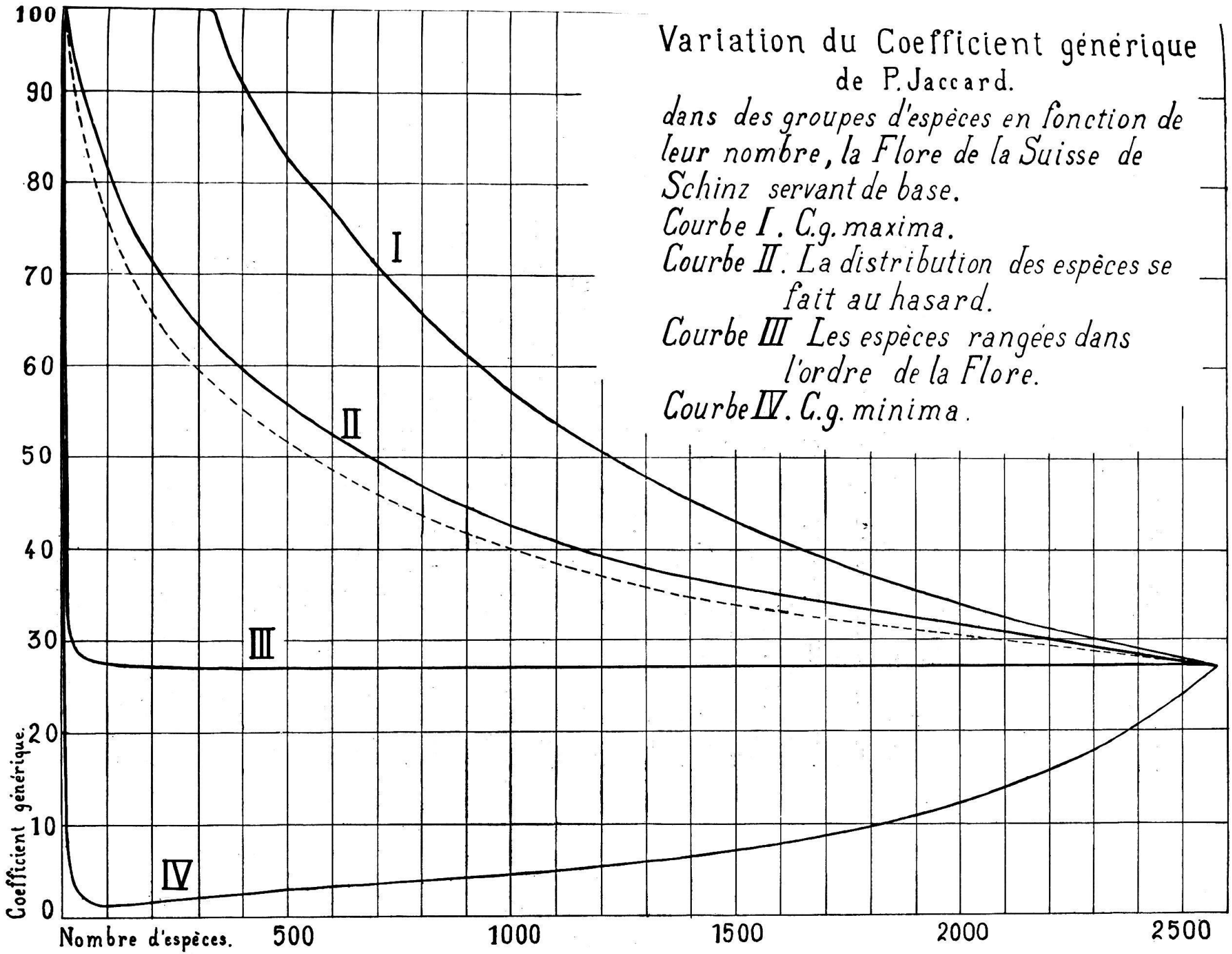
Variation du Coefficient générique
de P. Jaccard.
dans des groupes d'espèces en fonction de leur nombre, la Flore de la Suisse de Schinz servant de base.
Courbe I. C.g. maxima.
Courbe II. La distribution des espèces se fait au hasard.
Courbe III Les espèces rangées dans l'ordre de la Flore.
Courbe IV. C.g. minima.
I
II
III
IV
Coefficient générique.
100
90
80
70
60
50
40
30
20
10
0
Nombre d'espèces.
500
1000
1500
2000
2500

Fig. 1.

Les coefficients génériques observés dans la nature.

Nous sommes ainsi armés pour l'étude du C. gén. dans la nature; nous n'aurons qu'à le comparer au C. gén. correspondant au même nombre d'espèces du tableau VI; la comparaison se fera le plus simplement en faisant la différence entre le C. gén. observé et le C. gén. probable; nous désignerons cette différence par δ; nous aurons donc:

$$\delta = \text{C. gén. observé} - \text{C. gén. probable.}$$

Si δ est positif, le C. gén. observé est plus grand que la probabilité ne le voudrait et vice-versa. La différence δ exprime au fond la quintessence de ce que P. Jaccard soupçonne dans le C. gén.; c'est le C. gén. débarrassé de l'influence du nombre des espèces. Si dans un cas donné, δ est positif, nous pourrons dire que le « C. gén. pur » est élevé et cela d'autant plus que δ est plus grand; toutes les lois de P. Jaccard doivent alors s'appliquer d'une manière beaucoup plus nette lorsqu'on remplacera dans leur définition le mot C. gén. par l'expression: différence entre le C. gén. observé et le C. gén. probable, ou simplement par δ. S'il se trouvait alors que les lois ne fussent pas vraies, c'est que le C. gén. ne serait qu'une fonction du nombre des espèces et n'aurait en lui-même aucune valeur comme mesure des conditions écologiques.

Je vais essayer sur quelques exemples de vérifier les lois de P. Jaccard. J'ai calculé pour toute une série de formations végétales, de florules et de flores, les valeurs du coefficient générique et du coefficient δ, en utilisant les nombreuses listes publiées par divers auteurs. Il est difficile d'avoir ici un matériel absolument homogène; les surfaces étudiées sont inégales; certaines listes sont relevées à une certaine saison, d'autres à un autre moment de l'année; d'autres sont basées sur des relevés nombreux en diverses saisons; certains auteurs donnent la liste des espèces accidentelles, d'autres ne font qu'en mentionner le nombre, d'autres n'en parlent même pas.

Malgré ces imperfections, on verra cependant certaines conclusions se manifester avec suffisamment de certitude.

Variation du coefficient générique et de δ dans des flores de régions plus ou moins étendues.

Pour la comparaison des flores qui ont un plus grand nombre d'espèces que la flore suisse qui m'a servi de base, le tableau V ne peut plus être utilisé; mais, comme à partir de 1000 espèces et en-dessus, la courbe représentant le coefficient générique probable en fonction du nombre des espèces est voisine d'une droite, il est plausible de faire la supposition, un coup d'œil sur la figure 1 le montre, d'admettre qu'entre 2575 espèces (flore de base) et 102 000 espèces, nombre admis par P. Jaccard pour le monde entier, la variation du quotient générique se fait en suivant une droite; on peut alors déterminer les valeurs (tout au moins approchées) du coefficient générique probable dans cet intervalle par extrapolation.

Dans le tableau suivant, je donne le nombre *g* des genres, celui des espèces, *s*, le coefficient générique observé, C. g, et la différence δ entre le C. g observé et le C. g probable, en me basant sur les nombres publiés par P. Jaccard [1], auxquels j'ajoute quelques déterminations personnelles, d'après différents auteurs.

Tableau VII

donnant le nombre des genres, *g*, le nombre des espèces, *s*, le coefficient générique observé, C. g. et la valeur de δ, différence entre le coefficient générique observé et le coefficient générique probable.

	g	*s*	C. g.	δ
Monde entier	8527	102000	8,3	0
Europe	1220	9500	12,8	— 3
Italie (avec les îles)	917	5050	18,1	— 3
France	924	4700	19,7	— 3
Algérie et Tunisie	891	3300	27	+ 4

[1] *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* XXXVIII (1902) p. 87. — *Rev. gén. de Bot.* t. 26 (1914) p. 62. — *Mém. Soc. vaud. Sc. nat.* N° 14 (1926). — *Bull. Soc. Hist. nat. Afrique du Nord* (1928).

	g	*s*	C. g.	δ
Suisse	697	2637	26,4	0
Allemagne (— esp. alp.)	717	2584	28	+ 1
Valais	592	1850	31	— 2
Province de Cadix	613	1748	35	+ 1
Canton de Vaud (Rapin)	536	1703	31,4	— 4
Chaîne du Jura	580	1685	34,4	— 1
Maroc (J. Ball)	525	1627	32,3	— 3
Scandinavie	546	1572	35,8	— 1
Belgique	517	1415	37	— 1
Grande-Bretagne	491	1415	37,8	— 2
Aclens (Corboz)	353	774	45,6	— 5
Sahel de Sousse	383	753	50,8	+ 1
Vallée de Joux	326	734	44,4	— 7

On voit que les différences entre zéro et les valeurs de δ sont toujours faibles; cela est d'autant plus remarquable que l'appréciation des genres et des espèces est sans doute très différente d'un auteur à l'autre; il y a donc une concordance remarquable entre les valeurs de δ dans les différentes flores.

Nous pouvons tirer la conclusion que *nous pouvons utiliser comme approximative la table VI des valeurs probables, établie en prenant pour base la Flore de la Suisse, pour d'autres régions, provisoirement tout au moins pour l'ancien continent, régions tempérées.*

Les *valeurs de δ sont en général négatives*; pour les régions ayant un plus grand nombre d'espèces que la Suisse, on ne doit pas attribuer une trop grande importance à ce fait, la valeur du coefficient générique probable ayant été déterminée par extrapolation; pour les régions ayant un nombre d'espèces moindre que la Suisse, nous verrons plus loin à quoi il faut l'attribuer. Il est possible aussi que le coefficient générique de la Suisse, qui sert de base à nos calculs, ait été évalué un peu trop fort; il serait peut-être un peu plus bas si l'on avait laissé de côté les plantes cultivées et les adventices rares.

Voyons maintenant si vraiment un coefficient générique élevé, une fois corrigé de l'influence du nombre des espèces, indique une faible diversité des conditions écologiques. Laissons d'abord la parole à P. Jaccard:

« Lorsque nous constatons par exemple que la flore de la province de Cadix comprend 1748 espèces et 613 genres,

soit un coefficient générique de 35 %, tandis que la flore de la Belgique, pays de cinq à six fois plus étendu, possède 1415 espèces et 517 genres, soit un coefficient générique de 36 ½%; nous pouvons en conclure qu'à surface égale la province de Cadix possède une diversité des conditions écologiques beaucoup plus grande que la Belgique... La Suisse, dont la surface productive ne dépasse que peu celle de la Belgique, possède 2460 espèces et 660 genres, soit un C. g. de 27 %, ce qui correspond à l'extraordinaire variété topographique et climatique de la Suisse[1] ».

Or le tableau VII nous donne pour la province de Cadix $\delta = +1$, pour la Belgique $\delta = -1$ et pour la Suisse $\delta = 0$. Il n'y a donc pratiquement aucune différence entre les valeurs de δ pour ces trois pays, l'erreur probable du coefficient générique et de δ dépassant l'unité; même si on accordait confiance et signification à la faible différence des valeurs de δ d'une des flores à l'autre, on en déduirait que la province de Cadix où δ est plus grand que 1, présenterait une moins grande diversité des conditions écologiques que la Belgique où $\delta = -1$, ce qui est précisément le contraire de ce que P. Jaccard affirme en considérant les coefficients génériques et qui est certain, car le nombre plus grand des espèces à Cadix qu'en Belgique pour une surface moindre nous montre que c'est bien là que la « diversité des conditions écologiques » est la plus grande. Si le coefficient y est plus faible, c'est simplement parce que ce coefficient est fonction du nombre des espèces; compte tenu de l'influence du nombre des espèces, il ne reste aucune relation entre le coefficient générique corrigé, c'est-à-dire δ, et la « diversité des conditions écologiques ».

Revenons au tableau VII dans son ensemble; si l'opinion de P. Jaccard était fondée, nous devrions en tirer les conclusions suivantes: il y a plus de diversité des conditions écologiques dans l'Europe, dans la France, dans l'Italie, voire dans le Canton de Vaud ou même dans la Vallée de Joux ou la Commune d'Aclens que dans le monde entier, car δ y est plus petit. Ce qui est évidemment absurde.

Même en s'en tenant à des parties de la Flore suisse, puisque c'est celle-ci qui nous a servi de base, on arriverait aux

[1] P. Jaccard. — *Revue gén. de Bot.* t. 26 (1914), p. 62.

conclusions également absurdes que la diversité des conditions écologiques est plus grande à la Vallée de Joux ou dans la commune d'Aclens que dans le canton de Vaud dont elles font partie; elle serait de même plus grande dans le canton de Vaud que dans la Suisse entière.

Il ne reste donc rien de la valeur du coefficient générique comme moyen de mesurer la diversité des conditions écologiques si on le considère indépendamment de ce qu'il est: une fonction du nombre des espèces. Cette diversité se jugerait d'une manière beaucoup plus simple d'après le nombre des espèces, compte tenu de la superficie occupée par la flore considérée.

Les données du tableau VII étant ordonnées suivant le nombre croissant des espèces, on voit que le C. gén. décroît assez régulièrement quand le nombre des espèces augmente ; δ varie assez irrégulièrement, cependant si l'on fait abstraction des flores ayant un plus grand nombre d'espèces que la Suisse, et où le C. gén. probable a été obtenu par extrapolation, on voit que δ a une légère tendance à diminuer avec le nombre des espèces. Il y a donc une corrélation négative entre δ et le nombre des espèces. Le fait s'explique comme nous le verrons en étudiant les prairies de la région Follatères-Dents de Morcles par une liaison entre espèces du même genre.

La cinquième loi de P. Jaccard est exacte, mais elle signifie simplement: Le nombre des espèces croît avec l'étendue de la flore considérée. Arrhenius, Romell, puis Kylin [1] ont essayé une formulation plus précise de cette loi.

On peut tirer de cette étude les conclusions suivantes : *Dans les régions géographiques assez étendues, si le coefficient générique diminue quand le nombre des espèces augmente, c'est parce que, les espèces étant réparties dans les genres suivant la loi de Willis, le coefficient générique se trouve être une fonction du nombre des espèces de la même manière que dans des lots d'espèces pris absolument au hasard. Si l'on corrige le coefficient générique de ce qu'il doit au hasard, en déterminant la différence δ entre le C. g. observé et le C. g. probable déterminé par le calcul des probabilités ou par des tirages au sort, on voit qu'il ne*

[1] Voir ALBERT FREY. — Anwendung graphischer Methoden in der Pflanzensoziologie, in Handbuch ber biologischen Arbeitsmethoden von E. Abderhalden, Abt. XI, Teil 5, p. 214 (1928).

dépend plus d'une manière appréciable du nombre des espèces.

2° *Pour des régions étendues (pays) la quatrième loi de P. Jaccard — diminution du coefficient générique avec l'augmentation de la diversité des conditions écologiques — est une conséquence de l'augmentation du nombre des espèces avec l'augmentation de cette diversité ; cette loi n'indique rien de plus.*

3° *La cinquième loi de P. Jaccard — décroissance du coefficient générique avec l'augmentation de la surface considérée — s'explique exactement de la même façon.*

On verra que pour des régions restreintes (stations, formations), δ reste fonction du nombre des espèces et nous chercherons à déterminer la signification de cette relation.

Le coefficient générique des flores insulaires.

La sixième loi de P. Jaccard dit: Dans des conditions analogues, le coefficient générique des îles est plus grand que celui des régions continentales voisines. Voici comment P. Jaccard essaie d'expliquer ce fait:

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

. . . . . .

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

mot fortement sélectionnée, que les grands pays, où la concurrence s'exerce sur une population plus nombreuse, placée dans des conditions plus variées [1]. »

Il est facile de vérifier si cette loi est exacte. Je donne (Tableau VIII) le tableau du nombre des espèces et des genres et le coefficient générique des îles tel qu'il a été publié par P. Jaccard [2] et j'inscris en regard du coefficient générique la valeur de δ, différence entre le coefficient observé et le coefficient générique probable.

Tableau VIII.

Tableau des coefficients génériques pour quelques îles, d'après P. Jaccard, et de la valeur de δ.

Océan glacial arct.:	Nombre des genres	Nombre des espèces	Coeff. générique	δ
Spitzberg	54	116	47	—33
Islande	175	433	40	—22
Atlantique nord:				
Bermudes (flore indigène)	109	144	76	— 1
Bermudes (toute la flore)	231	326	71	+ 9
Açores	249	478	52	—15
Méditerranée:				
Sicile	636	2323	27	+ 1
Sardaigne	549	1830	30	— 4
Corse	599	1625	37	— 5
Baléares	480	1200	40	— 2
Céphalonie	460?	1000?	46?	— 2
Zante	350?	800?	44?	— 5
Malte	317	716	44	— 6
Egine	290	522	56	0
Ischia	425	960	44	0
Capri	403	780	52	+ 1
Capraje	273	470	58	+ 1

[1] P. Jaccard.— Chorologie sélective. *Mém. Soc. vaud. Sc. nat.* N° 1 (1922), page 101.

[2] *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* Vol. XXXVIII (1902), p. 96-97.

Océan indien:	Nombre des genres	Nombre des espèces	Coeff. générique	δ
Ceylan	1050	3000	35	—13
Socotora	324	600	54	0
Seychelles	180	258	70	+ 3
Rodriguez	119	176	68	— 5
St-Paul, îles Amsterdam	12	16	75	—21
Océan antarctique:				
Iles Kerguelen	18	21	86	— 9
Océanie australe:				
Nouvelle Zélande	343	1094	31	—13
Tasmanie	394	1063	37	— 7
Océan Pacifique:				
Juan Fernandez	93	118	79	— 1
Mariannes	90	116	78	— 2
Moluques	263	367	72	+ 9
Galapagos	164	332	49	—14
Hawaï	365	1000	36,5	— 5
Philippines	1002	3466	29	+ 7

On voit que sur 30 cas, δ n'est plus grand que l'unité que 7 fois et ce n'est que pour les Philippines et la flore totale des Bermudes qu'il est vraiment grand; il y a là-bas trop peu d'espèces pour le nombre des genres. Trois fois, δ est nul, c'est-à-dire que le nombre des espèces est bien dans la proportion probable. Enfin δ est négatif 20 fois sur 30. Il y a donc prédominance des valeurs négatives de δ; cette valeur négative est surtout grande pour le Spitzberg et l'Islande, les Açores, Ceylan, St-Paul, la Nouvelle-Zélande et les Galapagos. Il y a décidément dans ces îles trop d'espèces pour trop peu de genres. Nous verrons plus loin comment peuvent s'expliquer les valeurs négatives de δ.

La conclusion qu'on doit tirer de ce tableau, où les exemples ont été choisis par P. Jaccard lui-même, est que *si le coefficient générique des îles est en général plus grand que celui des continents voisins, c'est simplement parce que leur flore ne comporte en général que peu d'espèces*; ce petit nombre d'espèces suffit pour démontrer la faible « diversité des conditions écologiques »; il est inutile de faire intervenir le coefficient générique pour cela. La valeur de δ qui représente le coefficient générique dégagé de l'influence du nombre des

espèces est donc en général trop petit, alors que si le coefficient générique avait une valeur intrinsèque indépendante du nombre des espèces, on aurait dû s'attendre, d'après la sixième loi de Jaccard, à trouver δ systématiquement plus grand que l'unité.

La première loi permet mieux d'apprécier[1] la « diversité des conditions écologiques » ; en considérant le tableau, on verra que les Philippines, avec leurs 3466 espèces, présentent des conditions plus variées que la Nouvelle-Zélande par exemple, avec ses 1094 espèces.

Concordance entre le coefficient générique de l'ensemble de la flore et ceux des Dialypétales, des Gamopétales et des Composées.

C'est l'objet de la huitième loi de P. Jaccard; il la commente comme suit[2]:

« Dans l'Europe centrale, tout au moins, et lorsque l'on envisage des territoires de grande étendue, on constate qu'il se produit à cet égard une véritable compensation entre les diverses formations végétales, les unes favorisant la diversité spécifique d'un genre ou d'une famille, tandis que d'autres, au contraire, l'entravent, et cela dans une mesure telle que ces actions contraires s'équilibrent et que sous l'influence de la concurrence, ce facteur d'ordonnance plus puissant que les variations des conditions écologiques locales, plus puissant même que l'influence des causes historiques (voie de migration) ou celles de facteurs chorologiques régionaux, assure à chacun des grands groupes concurrents une proportion déterminée dans la distribution floristique globale. »

L'explication de la huitième loi ressortira de l'étude du tableau IV et de la courbe III (fig. 1). Ce tableau montre qu'entre $s = 100$ et $s = 2575$, le quotient générique (par conséquent aussi le C. gén.) ne varie que peu; si donc *les espèces sont liées systématiquement, c'est-à-dire si elles restent dans l'ordre de la flore, le quotient générique ne varie que peu avec le nombre des espèces comprises dans la statistique,* au moins tant qu'on ne considère pas des groupes de moins

[1] Voir aussi page 115.

[2] P. Jaccard. — La chorologie sélective. *Mém. Soc. vaud. Sc. nat.* N° 2 (1922), p. 93.

de 100 espèces; pour les groupes de 20 espèces, la variation n'est du reste pas encore très grande; mais il faut remarquer que la déviation étalon, erreur probable d'un C. gén. isolé, est excessivement grande (environ 10 à 30 unités pour moins de 100 espèces); cette déviation étalon diminue avec le nombre des espèces, mais pour 400 espèces, elle est encore de 6 unités. Il ne faudra donc pas s'étonner si la loi ne s'observe que pour les très grands groupes taxonomiques.

Le fait que le C. gén. ne soit que peu différent dans les divers grands groupes systématiques est en somme *la résultante* de ce

1° *qu'en considérant dans une flore un lot d'espèces appartenant à une même unité systématique, on ne sépare pas les espèces du même genre,* qu'il y a donc liaison entre ces espèces de la même manière qu'en prenant des lots d'espèces dans l'ordre d'une flore, et de ce

2° *que la répartition des espèces dans les genres se fait suivant la loi de Willis*[1] *et que les constantes de l'équation de cette distribution sont à peu près les mêmes dans les divers groupes taxonomiques, probablement parce que la loi suivant laquelle les nouvelles espèces et les nouveaux genres naissent est la même dans tout le règne végétal et aussi dans le règne animal.*

C'est un grand mérite de P. Jaccard d'avoir, déjà en 1902[2], c'est-à-dire bien avant Willis, énoncé cette loi de l'uniformité de la répartition des espèces dans les genres.

La huitième loi de P. Jaccard n'est cependant qu'une traduction approximative de la loi statistique qui s'exprime plus exactement par l'équation de l'hyperbole équilatère donnée plus haut (p. 121). Cette loi ne s'applique que lorsqu'il y a dans les groupes taxonomiques considérés un nombre assez grand d'espèces, et son exactitude augmente avec ce nombre; on la trouvera à peu près juste dans les flores de régions étendues pour toutes les grandes familles; c'est du reste ce que démontre l'analogie des courbes de Willis pour toutes les familles de plantes et d'animaux lorsqu'on considère le monde entier; dans des flores de régions plus restreintes, la loi ne s'appli-

[1] J.-C. Willis. — Age and Area, a study in the geographical distribution and Origin of Species. Cambridge (1922).

[2] P.-J. Jaccard. — Lois de distribution florale dans la zone alpine. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* XXXVIII, N° 144 (1902).

quera plus qu'aux très grandes familles, à des ordres ou à des classes. Plus le nombre des espèces d'un groupe systématique considéré sera petit, plus le C. gén. sera grand; mais l'augmentation du C. gén. se fera suivant une autre loi que celle du C. gén. probable. Cela explique probablement le C. gén. trop grand que P. Jaccard signale pour les Monocotylédones dans les régions septentrionales.

Le C. gén. de la flore totale doit être fonction du C. gén. de chacun des groupes taxonomiques qui la composent et du nombre des groupes qui sont représentés dans la flore. *La présence ou l'absence de certains de ces groupes, qui peuvent être dues à des causes historiques ou à des causes climatiques ou édaphiques, auront une influence sur le C. gén.; il sera donc prudent de ne pas comparer les C. gén. de régions trop distantes.*

D'après la huitième loi de P. Jaccard, le C. gén. étant à peu près le même, dans la flore totale d'une région assez étendue, que celui des groupes taxonomiques principaux, il s'en suit que dans chacun de ces groupes, puisque le nombre des espèces est différent d'un groupe à l'autre, on doit trouver une valeur de δ (différence entre le C. gén. trouvé et le C. gén. probable) différente et plus petite (le C. gén. diminuant avec le nombre des espèces) que pour la flore totale. On peut tirer deux conclusions de ceci:

1. *On ne peut utiliser indifféremment le C. gén. d'une classe taxonomique où le C. gén. de la flore totale pour en tirer des conclusions de sociologie végétale.*

2. *Si dans une flore, il y a exclusion pour une raison ou une autre d'un nombre notable de groupes taxonomiques, on doit s'attendre à trouver un coefficient générique trop petit.*

Le coefficient générique des prairies ou formations semblables de la région Follatères-Dents de Morcles.

J'ai profité de la belle monographie de Gams[1] pour étudier les variations du coefficient générique d'un type de formation à l'autre et suivant l'altitude. J'ai utilisé les listes des

[1] Helmut Gams. — Von den Follatères zur Dent de Morcles. *Beiträge zur geobotanischen Landesaufnahme*, 15, Berne (1927).

formations herbeuses comprises de la page 424 à la page 519.

Le tableau IX donne le numéro donné par Gams à la liste[1], le nombre de genres, *g*, le nombre d'espèces, *s*, le coefficient générique, l'altitude en mètres, la valeur de δ, différence entre le coefficient générique observé et le coefficient générique probable (voir tableau VI); la colonne intitulée δ′ trouvera son explication à la fin de ce chapitre.

Tableau IX.

Stipetum calamagrostidis. Gams, p. 424.

N°	alt.	*g*	*s*	C. g	δ	δ′
1	500	82	108	76	— 5	+ 2
2	655	37	45	82	— 9	— 5
3	700	48	56	86	— 3	+ 1
4	1180	41	46	89	— 1	+ 2
5	480	25	25	100	+ 6	+ 7
6	1140	58	66	88	+ 1	+ 5

δ moyen = — 1,83 δ′ moyen = + 2.

Trisetetum distichophylli, Poetum cenisiæ. Gams, p. 431.

N°	alt.	*g*	*s*	C. g	δ	δ′
1	1930	20	20	100	+ 4	+ 6
2	2060	34	37	92	0	+ 2
3	2070	11	11	100	+ 2	+ 3
4	2145	23	25	92	— 2	— 1
5	2180	30	32	94	+ 1	+ 3
6	2200	17	18	94	— 2	— 1
7	2250	17	20	85	—12	— 9
8	2275	18	19	95	— 1	0
9	2320	18	20	90	— 6	— 4
10	2435	13	14	93	— 4	— 3
11	2500	14	14	100	+ 3	+ 4
12	2350	10	11	91	— 7	— 6
13	2400	10	10	100	+ 2	+ 3
14	2530	14	16	88	— 8	— 8

[1] Le lecteur est prié de se reporter au mémoire de Gams pour trouver les caractéristiques de chacune des stations.

N°	alt.	*g*	*s*	C. g	δ	δ′
15	2332	20	21	95	0	+ 1
16	2440	4	4	100	0	+ 1
17	2430	9	9	100	+ 2	+ 2
18	2520	12	12	100	+ 3	+ 3
19	2580	10	10	100	+ 2	+ 3
20	2600	6	6	100	+ 1	+ 1
21	2630	8	9	89	— 9	— 9
22	2690	13	13	100	+ 3	+ 4

δ moyen = — 1,18 δ′ moyen = — 0,225.

Brometum erecti, Sesleriobrometum, etc. Gams, p. 438.

N°	alt.	*g*	*s*	C. g	δ	δ′
		a. « Hauptvariant ».				
1	460	35	37	95	+ 3	+ 5
2	480	44	48	92	+ 2	+ 5
3	730	28	29	97	+ 1	+ 5
4	540	41	46	89	— 1	+ 2
5	530	54	61	89	+ 1	+ 4
6	690	30	30	100	+ 7	+ 9
		b. « Waldvariant ».				
7	880	61	76	80	— 6	0
8	750	49	57	86	— 2	+ 1
9	510	24	24	100	+ 5	+ 7
10	490	15	18	83	—13	—12
		c. « Seslerio-Variant ».				
11	457	26	26	100	+ 6	+ 8
12	695	43	45	93	+ 2	+ 6
13	595	34	34	100	+ 7	+10
14	580	41	45	91	0	+ 4
		d. « Regenerationsvariant ».				
15	870	59	69	86	— 1	+ 3
16	890	39	46	85	— 5	— 2
17	1150	35	42	83	— 8	— 5
18	707	45	50	90	0	+ 4
19	730	22	23	96	+ 1	+ 3
20	490	28	31	90	— 3	— 1

δ moyen = — 0,2 δ′ moyen = + 2,8.

Phleetum Boehmeri (= *phleoidis*). Gams, p. 448.

No	alt.	*g*	*s*	C. *g*	δ	δ′
1	950	54	67	81	— 6	— 1
2	1100	69	81	85	0	+ 6
3	1165	65	78	83	— 2	+ 3
4	950	51	61	84	— 4	0
5	950	33	35	94	+ 2	+ 4
6	640	50	59	86	— 2	+ 2
7	925	85	106	80	— 1	+ 6
8	925	50	61	82	— 6	— 2

δ moyen = — 2,375 δ′ moyen = + 2,25.

Calamagrostidetum variæ et *Caricetum ferruginæ*. Gams, p. 454.

No	alt.	*g*	*s*	C. *g*	δ	δ′
1	1490	22	25	88	— 6	— 5
2	1585	15	17	88	— 8	— 7
3	1170	45	50	90	0	+ 4
4	1530	22	25	88	— 6	— 5
5	1450	11	11	100	+ 2	+ 3
6	1760	45	49	92	+ 2	+ 6
7	1845	47	55	85	— 4	0
8	1900	21	22	95	0	+ 1
9	1900	29	32	91	— 2	0
10	1910	34	39	87	— 5	— 2
11	1900	34	36	94	+ 2	+ 4
12	1940	38	39	97	+ 5	+ 8
13	1650	45	46	98	+ 8	+11
14	1910	47	53	89	0	+ 3

δ moyen = — 0,857 δ′ moyen = + 1,7.

Brachypodietum pinnati. Gams, p. 460.

No	alt.	*g*	*s*	C. *g*	δ	δ′
			Hauptvariant.			
1	790	30	33	91	— 2	0
2	1090	27	33	82	—11	— 9
3	1165	37	43	86	— 5	— 2
4	1200	38	44	86	— 5	— 2
			Föhrenwaldvariant.			
5	1210	23	27	85	— 9	— 7
6	870	20	22	91	— 4	— 3

			Eupterisvariant.			
No	alt.	*g*	*s*	C. g	δ	δ′
7	1145	37	40	93	+ 1	+ 4
8	1300	27	28	96	+ 2	+ 4
			Subalpine Varianten.			
9	1900	17	18	94	— 2	— 1
10	1730	34	39	87	— 5	— 2
11	1760	26	26	100	+ 6	+ 8
12	2050	28	31	90	— 3	— 1

δ moyen = — 3,08 δ′ moyen = — 0,75.

Elyno-Semperviretum et *Festucetum violaceæ*. Gams, p. 467.

No	alt.	*g*	*s*	C. g	δ	δ′
			Triseto-Seslerietum.			
1	2080	14	16	88	— 8	— 8
2	2100	60	72	83	— 3	— 2
3	2080	28	29	97	+ 3	+ 5
4	2200	37	38	97	+ 5	+12
5	2215	34	36	94	+ 2	+ 4
			Elyno-Semperviretum.			
6	2240	37	43	86	— 5	— 2
7	2620	31	33	94	+ 1	+ 3
			Regenerationsvariant.			
8	2025	40	44	91	0	— 3
			Festucetum violaceæ.			
9	1850	25	28	89	— 5	— 3
10	2070	58	65	89	+ 2	+ 6
11	2170	43	50	86	— 4	0
12	2220	41	47	87	— 3	0
			Passage au *Calamagrostidetum tenellæ*.			
13	2160	44	54	81	— 8	— 4
14	2230	46	49	94	+ 4	+ 8
			Divers.			
15	2180	23	23	100	+ 5	+ 7
16	2310	33	39	85	— 5	— 4
17	2540	8	8	100	+ 1	+ 2
18	2100	16	16	100	+ 4	+ 4
19	2200	18	18	100	+ 4	+ 5
20	2140	21	22	98	+ 3	+ 4

δ moyen = — 0,45 δ′ moyen = + 1,7.

Calamagrostidetum tenellæ. Gams, p. 475.

No	alt.	*g*	*s*	C. g	δ	δ′
1	1340	41	48	85	— 5	— 2
2	1810	35	39	90	— 2	— 1
3	1850	48	56	86	— 3	— 1
4	1950	44	57	77	—11	— 8
5	2070	47	60	78	—10	— 6
6	1750	59	75	79	— 7	— 2
7	2060	58	84	69	—15	—10
8	2250	39	44	89	— 2	— 1
9	2340	19	20	95	— 1	+ 1
10	1890	58	73	79	— 7	— 2
11	2050	31	35	89	— 3	— 1
12	2060	34	37	92	0	+ 2
13	2070	38	41	93	+ 2	+ 5
14	2090	41	48	85	— 5	— 2
15	2000	55	67	82	— 5	0
16	2300	33	35	94	+ 2	+ 4

δ moyen = — 4,5 δ′ moyen = — 1,5

Holcetum lanati. Gams, p. 484.

No	alt.	*g*	*s*	C. g	δ	δ′
1	c.450	52	61	85	— 3	+ 1
2	c.450	42	50	84	— 6	— 2
3	c.450	35	44	80	—11	— 8
4	c.450	35	41	87	— 4	— 1
5	c.450	31	38	82	—10	— 7

δ moyen = — 6,8 δ′ moyen = — 3,8.

Agrostidetum capillaris (= *tenuis* = *vulgaris*). Gams, p. 488.

a. Variantes occidentales.

Brometum und Genistella-Varianten.

No	alt.	*g*	*s*	C. g	δ	δ′
1	465	74	100	74	—12	— 2
2	660	45	60	75	—13	— 9
3	800	36	41	88	— 3	0
4	850	43	50	86	— 4	0
5	970	46	56	82	— 7	— 3
6	1040	44	51	86	— 3	0

		Callunetum-Varianten.				
No	alt.	*g*	*s*	C. g	δ	δ′
8	790	37	41	90	— 1	+ 2
9	995	52	59	88	0	+ 4
	Myrtillus- und Myrtillus-Genistella-Varianten.					
10	1200	31	33	91	— 2	0
11	1550	46	54	85	— 4	0
12	1620	30	33	91	— 2	0
		Ericetum-Variant.				
13	485	14	14	100	+ 3	+ 4
		b. Variantes orientales.				
14	1000	32	42	76	—15	— 8
15	1120	52	67	78	— 8	— 4
16	1300	34	37	92	0	+ 2
17	990	41	48	85	— 5	— 2
18	1490	69	82	84	— 1	+ 5
19	1520	48	53	90	+ 2	+ 4
20	1800	30	31	97	+ 4	+ 6
21	1940	16	16	100	+ 4	+ 4

δ moyen = — 3,19 δ′ moyen = + 0,14.

Trisetetum flavescentis. Gams, p. 500.

No	alt.	*g*	*s*	C. g	δ	δ′
		Brometum-Varianten.				
1	910	64	77	83	— 2	+ 3
2	860	26	32	81	—12	—10
3	1020	43	53	81	— 8	— 5
4	1190	59	67	88	+ 1	+ 6
5	1320	53	61	87	— 1	+ 3
6	1320	61	69	88	+ 1	+ 6
		Fettvariant.				
7	1340	43	54	80	— 9	— 5
		Agrostis capillaris-Varianten.				
8	730	61	68	90	+ 3	+ 8
9	1020	50	64	78	— 9	— 5
10	1575	74	95	78	— 5	+ 2
11	1530	43	56	77	—12	— 8
12	1580	42	49	86	— 4	0

Arrhenatherum-Variant.

No	alt.	*g*	*s*	C. g	δ	δ′
13	1520	15	16	94	— 2	— 2

Cynosorus-Varianten.

14	645	70	92	77	— 6	0
15	1095	61	78	78	— 7	— 2

δ moyen = — 4,8 δ′ moyen = — 0,733.

Cynosuretum cristati. Forêts de châtaigniers.

(sans les arbres). Gams, p. 510.

No	alt.	*g*	*s*	C. g	δ	δ′
1	c.500	72	103	70	—12	— 5
2	c.500	69	98	70	—12	— 6
3	550	73	104	70	—11	— 5
4	600	38	43	88	— 3	0
5	565	41	52	79	—10	— 7
6		64	77	83	— 2	+ 3

δ moyen = — 8,3 δ′ moyen = — 3,333.

Prairies à Poa alpina sur sol acide. Gams, p. 515.

No	alt.	*g*	*s*	C. g	δ	δ′
1	2170	34	39	87	— 5	— 2
2	2190	29	34	85	— 8	— 5
3	2280	45	54	83	— 6	— 2
4	2440	43	55	78	—11	— 7
5	2070	18	21	86	— 9	— 8
6	2075	25	30	83	—10	— 8
7	2090	11	12	92	— 5	— 5
8	2060	33	37	89	— 3	— 1
9	2320	25	25	100	+ 6	+ 7
10	2030	47	60	78	—10	— 6
11	2145	51	63	81	— 7	— 2

δ moyen = — 6,18 δ′ moyen = — 3,555

Caricetum albæ. Gams, p. 529.

N°	alt.	*g*	*s*	C. g	δ	δ′
1	1100	32	42	76	—15	—12
2	450	40	53	75	—14	—11
3	675	38	47	81	— 9	— 6
4	780	26	30	87	— 6	— 4
5	520	32	36	89	— 2	— 1

δ moyen = — 9,2 δ′ moyen = — 4,2.

Festucetum heterophyllæ. Gams, p. 522.

N°	alt.	*g*	*s*	C. g	δ	δ′
1	1300	21	22	95	0	+ 1
2	655	40	56	71	—18	—15
3	1190	40	53	75	—14	—11
4	1280	30	33	91	— 2	0
5	1480	16	16	100	+ 4	+ 4

δ moyen = — 6 δ′ moyen = — 4,2.

	δ moyen	δ′ moyen
Stipetum calamagrostidis	— 1,83	+ 2,0
Trisetetum distichophylli	— 1,18	— 0,225
Brometum erecti	— 0,2	+ 2,8
Phleetum Bœhmeri	— 2,375	+ 2,25
Calamagrostidetum variæ	— 0,857	+ 1,7
Brachipodietum pinnati	— 3,08	— 0,75
Elyno-Semperviretum	— 0,45	+ 1,7
Calamagrostidetum tenellæ	— 4,5	— 1,5
Holcetum lanati	— 6,8	— 3,8
Agrostidetum capillaris	— 3,19	+ 0,14
Trisetetum flavescentis	— 4,8	— 0,733
Cynosuretum cristatis	— 8,3	— 3,333
Prairies à Poa alpina	— 6,18	— 3,555
Caricetum albæ	— 9,2	— 4,2
Festucetum heterophyllæ	— 6,0	— 4,2
Curvuletum	— 4,42	— 4,0

En groupant tous les résultats obtenus pour les formations herbeuses de la région Follatères-Dents de Morcles, d'après le nombre des espèces et d'après la valeur de δ, on obtient un tableau de corrélation (Tableau X). Les valeurs

de s (nombre des espèces) ont été groupées en catégories de 6, par exemple: 2, 3, 4, 5, 6 et 7 (moyenne 4,5), 8, 9, 10, 11, 12, 13 (moyenne 10,5), 14, 15, 16, 17, 18 et 19 (moyenne 16,5), etc. Les valeurs de δ ont été groupées par catégories de 3, par exemple — 34, — 33, et — 32 (moyenne — 33), — 31, — 30 et — 29 (moyenne — 30), ... — 7, — 6 et — 5 (moyenne — 6), — 4, — 3 et — 2 (moyenne — 3), — 1,0 et + 1 (moyenne 0), 2,3 et 4 (moyenne 3), etc. Ce groupement s'imposait vu le grand nombre des catégories et le nombre relativement petit des données.

Si en prenant, dans chaque catégorie de même nombre d'espèces, la moyenne des valeurs de δ correspondantes, on la trouvait la même pour toutes les catégories de nombres d'espèces ou, pour s'exprimer autrement, si on trouvait une corrélation nulle entre le nombre des espèces et la valeur δ, et si de plus la moyenne des valeurs δ était nulle, cela voudrait dire que le coefficient générique est simplement une fonction du nombre des espèces, les variations de la valeur δ pour un même nombre d'espèces s seraient simplement dues au hasard.

Si d'autre part on constatait une corrélation entre le nombre des espèces et la valeur δ, il faudrait rechercher quelle est la cause de ce fait.

Tableau X.

Corrélation entre le nombre des espèces, *s*, et la valeur δ (différence entre le coefficient générique observé et le coefficient générique probable donné par le tableau VI. (Prairies de la région des Follatères-Dents de Morcles.)

Nombre d'espèces *s*	δ −18	−15	−12	−9	−6	−3	−0	+3	+6	+9	Somme
4,5	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	2
10,5	0	0	0	0	2	0	1	6	1	0	10
16,5	0	0	1	3	0	4	1	5	0	0	14
22,5	0	0	1	1	3	2	6	3	4	0	20
28,5	0	0	0	1	3	2	1	3	3	0	13
34,5	0	0	2	1	0	8	5	5	1	0	22
40,5	0	2	0	2	6	3	2	1	2	0	18
46,5	0	0	1	2	5	3	4	4	0	1	20
52,5	0	2	1	3	2	5	4	1	0	0	18
58,5	1	0	3	2	3	6	3	0	0	0	18
64,5	0	0	0	2	3	0	2	1	0	0	8
70,5	0	0	0	0	1	1	2	1	0	0	5
76,5	0	0	0	0	3	2	0	0	0	0	5
82,5	0	1	0	0	0	0	2	0	0	0	3
88,5	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
94,5	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2
100,5	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
106,5	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	2
112,5	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
118,5	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
124,5	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Somme	1	5	10	19	36	36	36	30	11	1	185

Nous trouvons les valeurs suivantes:

Nombre moyen des espèces par liste $= s = 39{,}03 \pm 1{,}13$

$\sigma_s = 22{,}79 \pm 0{,}80$

δ moyen $= -2{,}93 \pm 0{,}19$ $\sigma_\delta = 5{,}30 \pm 0{,}19$

Coefficient de corrélation $= r = -0{,}412 \pm 0{,}04$.

Coefficient de régression $= \rho = -0{,}096$.

Remarquons en passant que la déviation étalon de δ, qui est 5,3, est aussi l'erreur probable d'une valeur isolée de δ

et d'un coefficient générique isolé; *un coefficient générique isolé n'a donc pas grande signification en lui-même; ce n'est que des moyennes de C. gén. qui pourront en avoir une.*

Autre remarque: *la déviation étalon du coefficient générique moyen, égale à celle de* δ, *des prairies de Gams* (5,3) *est du même ordre de grandeur que la déviation étalon du C. gén. probable obtenu par tirage de billets,* qui est de 4,4 pour les lots de 39 billets, ce qui est le nombre moyen d'espèces dans les prairies de Gams. Il y a donc ici encore quelque chose qui parle pour que la valeur du C. gén. dépende du nombre des espèces par le simple jeu du hasard.

Les chiffres donnés ci-dessus montrent nettement qu'il y a corrélation entre les valeurs de δ et le nombre des espèces; cette corrélation est négative; le coefficient de régression nous dit que pour une augmentation de 100 espèces, δ diminue de 9,6; si l'on avait affaire à un tableau ordinaire de corrélation, c'est-à-dire si la ligne de corrélation était une droite, on serait forcé de conclure que δ (C. gén. corrigé de l'influence du nombre des espèces) diminue avec le nombre des espèces; il y aurait donc confirmation de la quatrième loi de P. Jaccard, puisque le nombre des espèces croît avec la variabilité des conditions écologiques.

En réalité, il n'en est pas ainsi: la ligne de corrélation n'est pas une droite; elle ne peut pas l'être, car, pour $s = 1$, le C. gén. est toujours 100, donc δ doit être nul pour $s = 1$; pour le nombre des espèces qui a servi de base pour les tirages au sort, soit 2575, δ doit aussi être nul. Nous ne pouvons donc utiliser une droite pour exprimer la valeur de δ en fonction du nombre s des espèces.

De 1 à environ 125 espèces, la ligne de corrélation peut cependant être considérée comme pratiquement droite; δ est nul pour $s = 1$ et diminue (augmente en valeur absolue), avec l'augmentation du nombre s des espèces; la courbe des C. gén. moyens observés pour les différentes valeurs de s dans les prairies de Gams est donc en dessous de la courbe des C. gén. probables (courbe II, fig. 1). En utilisant les données de Gams jusqu'à 125 espèces, et à vue d'œil pour le reste, j'ai tracé la courbe en pointillé de la fig. 1, qui représente approximativement le C. gén. pour des formations supposées semblables aux prairies de Gams et ayant jusqu'à 2575

espèces. Cette courbe est purement schématique sauf dans sa première partie.

En faisant pour les stations de Gams la différence entre le C. gén. observé et le C. gén. moyen (courbe en pointillé), j'obtiens la valeur δ' que j'ai inscrite dans les tableaux; une vérification m'a montré qu'il n'y a plus aucune corrélation entre δ' et le nombre des espèces. C'est pourquoi j'utiliserai ces valeurs pour discuter l'influence de l'altitude sur le C. gén.

Pour chaque formation (Tableau IX), j'ai donné les valeurs moyennes de δ et de δ'; on verra que dans certaines formations δ et δ' sont négatifs avec une valeur absolue assez grande, par exemple Caricetum albæ ($\delta' = -4{,}2$), Festucetum heterophyllæ ($\delta' = -4{,}2$), et Curvuletum ($\delta' = -4$); dans d'autres, δ' est positif (Phleetum Boehmeri ($\delta' = +2{,}25$), Brometum erecti ($\delta' = +2{,}8$).

Nous chercherons plus loin à voir (Brometum et Fagetum) si δ peut servir à caractériser une formation considérée dans toute sa distribution géographique. Pour le moment, nous voulons discuter la question de savoir *si le C. gén. est une mesure de la variabilité des conditions écologiques* ou s'il a une autre signification.

Signification de l'expression: « Variabilité des conditions écologiques ».

P. Jaccard lui-même se rend compte qu'à côté de la « *diversité des conditions écologiques* », il y a un autre facteur qui intervient, la *fertilité*; ainsi, dans son étude sur quelques formations terrestres et aquatiques [1], il dit: « La différence entre les C. g. concernant les florules des étangs de Blankaert et d'Overmeire, comme celle que nous avons relevée déjà entre les fossés des polders marins et des polders fluviaux, s'explique avant tout par l'inégale richesse de leurs eaux en substances alimentaires; celles d'Overmeire contiennent une proportion de substances azotées et de sels de potassium sensiblement plus forte que celles de l'étang de Blankaert, ce dernier est en outre moins profond. »

[1] *Rev. gén, de bot.* t. XXVI, 1914, p. 59 et 60.

« ... Nous ne sommes pas surpris non plus, étant donnée la composition chimique de l'eau des polders, que la flore de leurs fossés et canaux présente un C. g. moins élevé que la végétation des digues; la *fertilité et la diversité de composition*[1] des alluvions fluviales, ainsi que la grande étendue sur laquelle ils sont distribués, nous expliquent également qu'à presque égalité de richesse florale, le C. g. de leur florule soit sensiblement plus bas que celui des pannes sèches ou des pannes humides[2].

Signification du coefficient générique: Mesure de la liaison entre espèces du même genre.

En utilisant le rapport entre le nombre des genres, qui est sans aucun doute une fonction directe des conditions de milieu et de l'étendue de la station, et le nombre des espèces, qui est également une fonction directe du milieu et de l'aire étudiée, P. Jaccard a évidemment cherché à obtenir un nombre abstrait qui fût une mesure de la variabilité des conditions écologiques, ou mieux de la fertilité du sol et des conditions favorables ou non du climat, mesure qui fût indépendante du nombre des espèces et de la surface considérée.

Mais P. Jaccard s'est lui-même aperçu dans la suite que

[1] C'est moi qui souligne.

[2] Je cite ce second passage simplement pour montrer que P. Jaccard fait intervenir la fertilité à côté de la diversité de composition du sol ; dans le cas présent, je ne crois pas à une notable différence entre la fertilité des diverses stations, vu le nombre voisin de leurs espèces; la différence entre les coefficients génériques s'explique par la composition systématique de leur flore.

Du reste si l'on prend le tableau donné par P. Jaccard dans le même travail, p. 56, et qu'on calcule la valeur de δ on a :

Fossés et canaux des polders marins :
71 esp., 50 genres, C. g. = 70, $\delta = -16 \pm 3{,}7$.

Fossés et canaux des polders fluviaux ;
64 esp., 51 genres, C. g. = 80, $\delta = -7 \pm 4{,}2$.

Grand étang de Blankaert (80 Ha.) :
56 esp., 44 genres, C. g. = 79, $\delta = -10 \pm 4{,}3$.

Grand étang d'Overmeire (80 Ha.) :
85 esp., 63 genres, C. g. = 74, $\delta = -10 \pm 3{,}2$.

On voit que la seule différence significative se manifeste entre les deux premières valeurs de δ ; et encore la différence de 9 est-elle très voisine du double de l'erreur probable du second nombre, 8,4. Il est donc permis d'attribuer les différences constatées uniquement au hasard.

le coefficient générique dépend du nombre des espèces et aussi de l'étendue territoriale; c'est pourquoi, dans ses travaux, il s'astreint souvent, pas toujours, à ne mettre en parallèle que des flores ayant un nombre aussi voisin d'espèces que possible; en plusieurs endroits, il s'efforce de ne comparer que des superficies géographiques à peu près égales, admettant ainsi l'influence de l'étendue territoriale.

Je vais démontrer que le coefficient générique est tout autre chose qu'une mesure de variabilité des conditions écologiques; la démonstration sera donnée par la réponse à la question suivante:

Pourquoi, dans les prairies des Follatères-Dent de Morcles, le C. gén. est-il plus petit en moyenne que sa valeur probable?

La courbe des C. gén. moyens observés dans la région (courbe pointillée, fig. 1), est comprise entre la courbe (II) du C. gén. probable, qu'on observerait si les espèces étaient complètement indépendantes les unes des autres, et la courbe III du C. gén., tel qu'on l'aurait si les espèces du même genre étaient absolument liées entre elles. Cette position de la courbe donne la solution du problème: *l'écart entre la courbe pointillée et la courbe II est une mesure de la liaison entre espèces.* Plus δ sera petit (en tenant compte du signe), plus la liaison sera forte.

Du reste, le raisonnement nous amène à la même conclusion. *Le coefficient générique est, par définition, l'inverse du nombre moyen d'espèces par genre,* multiplié par 100. Si donc, dans une région donnée, nous trouvons que le C. gén. est plus grand que le calcul des probabilités ne le ferait prévoir, soit si δ est positif, cela veut dire qu'il y a moins d'espèces par genre qu'on l'aurait pu prévoir; inversément, un coefficient générique trop petit (δ négatif), indiquera qu'il y a plus d'espèces par genre que la probabilité ne le faisait prévoir. *Le coefficient générique, une fois corrigé de l'influence du nombre des espèces, soit la valeur δ, est donc simplement une mesure du degré d'association entre les espèces du même genre.*

J'en ai eu la preuve dans mes tirages au sort de billets; au premier tirage que j'ai fait, mes billets avaient été placés dans l'ordre systématique pour vérification; dans l'idée de les mélanger le mieux possible, je les ai disséminés les

uns après les autres sur une table en cherchant à placer les billets successifs le plus loin possible les uns des autres. Les billets furent ensuite mis dans l'urne. Les billets en étaient retirés par deux ou trois à la fois. Or, les résultats de cette première série me donnèrent un C. gén. systématiquement plus fort que ceux que j'obtins par la suite. Le mélange avait été trop parfait et mes résultats tendaient à se rapprocher de la courbe I. Une autre fois, mes billets étant encore classés au début dans l'ordre systématique, je les mis en paquet dans l'urne; après avoir tourné et retourné consciencieusement mon urne pendant longtemps, les premiers tirages me donnèrent des C. gén. systématiquement trop faibles; comme je mélangeais mes billets de nouveau après chaque tirage, les C. gén. s'élevèrent peu à peu. C'est ainsi que j'appris par expérience combien *il est difficile de mélanger des billets « au hasard ». Le mélange des billets conserve une « mémoire » de ses états antérieurs.*

On peut conclure que *lorsque le C. gén. est plus petit que le C. gén. probable,* comme c'est le plus souvent le cas, c'est-à-dire *quand* δ *est négatif, il y a liaison entre les espèces du même genre.* Cette liaison doit évidemment être de nature physiologique. Le raisonnement montre qu'il doit y avoir des ressemblances dans les appétences physiologiques des espèces du même genre comme il y a des ressemblances dans les caractères morphologiques et sérologiques. P. Jaccard lui-même signale ces ressemblances. Il dit par exemple[1]: « Die Selektion auf Grund der Konkurrenz bestimmt nicht nur das relative Verhältnis der Arten gegenüber der Gattungen, sondern auch ein gewisses Verhältnis der Arten und Gattungen zu den höheren taxonomischen Einheiten: Monokotylen, Choripetalen, Gamopetalen. Wie gezeigt werden konnte, sind Gattungen, Familie und Klasse nicht nur taxonomische Gruppen sondern auch biologische Einheiten. Im Kampfe der verschiedenen pflanzlischen Individuen sind diese nicht Vertreter gut angepassten Art, sondern auch Vorkämpfer höherer biologische Gruppen, Gattung, Ordnung, Klasse, denen sie ein bestimmtes Representativverhältnis in der Gesamtverteilung sichern. »

[1] P. Jaccard. — Die statistisch-floristische Methode als Grundlage der Pflanzensoziologie. Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Berlin 1928, p. 166.

Il s'exprime encore plus nettement dans le passage suivant [1]:

« Notre manière d'envisager le genre et la famille comme des unités biologiques réelles ayant leurs exigences particulières, trouve un sérieux appui dans les récents travaux de sérologie appliquée à la systématique des végétaux et à la détermination de leurs affinités naturelles. Deux espèces d'un même genre, alors même qu'elles diffèrent par leurs exigences écologiques, ont, sérologiquement, plus d'affinité que deux espèces « écologiquement » plus semblables, mais appartenant à deux genres où à deux familles différentes. »

Après ces prémisses auxquelles je puis souscrire, P. Jaccard arrive à la conclusion exactement inverse de la mienne et que voici: « Les premières (espèces du même genre), présentant dans la constitution de leurs albumines une similitude plus grande que les secondes, pourront à certains égards être des concurrentes plus immédiates que ces dernières (espèces de genres différents). »

Si l'on poussait le raisonnement de P. Jaccard, on arriverait à conclure que la lutte entre plantes de la même espèce devrait être encore plus ardente qu'entre espèces voisines; on ne devrait donc s'attendre à trouver, dans une station donnée, tout au moins si elle est de faible étendue, qu'un seul individu de chaque espèce.

N'est-il pas plus simple et plus logique de conclure que *deux espèces du même genre, ayant a peu près les mêmes appétences physiologiques, seront également adaptées aux conditions d'une station donnée et que, par conséquent, elles auront à peu près les mêmes chances de s'y implanter et de s'y maintenir.*

Donc, pour P. Jaccard, plus les espèces sont prochement apparentées, plus elles se feront concurrence; j'arrive à la conclusion que les espèces de même genre étant plus analogues au point de vue de leurs exigences physiologiques que les espèces d'autres genres seront plus fréquemment réunies dans la même station (dans un même lot d'espèces) que le calcul des probabilités ne le ferait prévoir. Cette conclusion est démontrée par le fait que δ est en moyenne négatif, ce qui indique que les espèces du même genre sont en moyenne

[1] *Mém. Soc. vaudoise Sc. nat.* N° 2, p. 95.

plus fréquemment associées que ne le voudrait la probabilité.

P. Jaccard a du reste pressenti cette liaison entre espèces voisines; dans son travail sur *Le coefficient générique et le coefficient de communauté dans la flore marocaine*[1], il faut lire les pages 398 à 400; j'en extrais quelques passages: « Il arrive pourtant que des associations très homogènes constituées dans des conditions écologiques en apparence très uniformes, présentent un C. gén. relativement bas grâce à la présence simultanée de plusieurs espèces d'un genre spécialement favorisé par l'édaphisme de certaines stations. » ... « Disons-le d'emblée, une des conditions essentielles de cette diversité spécifique est l'*humidité de la station*. Il semble bien que les stations humides, aquatiques ou marécageuses, riches en substances organiques dissoutes, favorisent cette pluralité en permettant à plusieurs espèces de certains genres tels que *Carex*, *Potamogeton*, *Saxifraga*, de vivre côte à côte sur un espace restreint. » — Voilà donc des espèces à appétences physiologiques analogues dans les mêmes genres. — « Dans une note intitulée: *A propos du coefficient générique; Réponse à M. J. Massart*, je donne les raisons de la présence simultanée de plusieurs espèces de *Potamogeton* dans un même étang en montrant que l'uniformité écologique d'une pareille station est plus apparente que réelle. De même que dans la zone alpine, vers les crêtes, sous des rochers où suinte l'eau provenant de la fonte des neiges, on voit se constituer un humus humide, noirâtre, où prospèrent parfois côte à côte 4 à 5 espèces de Saxifrages: sur un substratum analogue, également humide, voisinent souvent 3 à 4 espèces de gentianes différentes.» *Voilà des faits qui auraient dû amener P. Jaccard à conclure à une liaison physiologique entre espèces de même genre.* Cependant il cherche une autre explication que voici: « Il est possible aussi que les espèces d'un même genre, ainsi associées, *diffèrent* entre elles au point de vue de leurs exigences écologiques *plus que* leurs caractères morphologiques ou taxinomiques ne permettent de le soupçonner. » En changeant deux mots dans cette phrase, on aura, je crois, une explication beaucoup plus simple; nous dirons donc: Les espèces d'un même genre ainsi associées *se ressemblent* entre elles au point de vue de leurs exigences écologiques *comme* leurs caractères

[1] *Mém. Soc. vaudoise Sc. Nat.* N° 14, Vol. II, 1926.

morphologiques et taxinomiques permettent de le soupçonner.

Nous n'avons pas trouvé de moyen pour déterminer si cette liaison entre espèces du même genre n'existe que dans certains genres ou si elle se manifeste avec une intensité différente d'un genre à l'autre. Il est en tout cas remarquable que dans le même type de formation, dans deux localités proches voisines, l'abaissement du C. gén. peut être dû dans l'une à des espèces d'un ou de plusieurs genres et dans l'autre à des espèces d'autres genres. Il est donc probable que le phénomène est général, mais il faudra d'autres méthodes pour l'étudier.

Nous pourrons définir mieux le sens de cette liaison entre espèces du même genre quand nous aurons étudié le coefficient générique dans une florule restreinte (voir p. 163).

Cette liaison entre les espèces du même genre est du reste faible, ce qu'on voit à l'écart relativement petit entre la courbe II et la courbe pointillée, par rapport à l'écart entre les courbes II et III (fig. 1). Cette liaison est variable d'un type de formation à l'autre, ce qui est dû à la différence de leur composition florale.

Quand on parcourt les listes de plantes publiées par les auteurs, on observe partout cette analogie des espèces au point de vue de leur manière de vivre et de leurs exigences. Voici quelques exemples: En Suisse, sur 2575 espèces de plantes vasculaires, il y a 85 espèces de *Carex*; sur une liste de 50 espèces, on doit s'attendre à trouver en moyenne $50 \times 85 : 2575 = 1{,}6$, soit une à deux espèces de *Carex*; dans beaucoup de types de formations végétales, on en trouve beaucoup plus; dans d'autres on n'en trouve point. Il y a donc liaison. Le genre *Vaccinium* a trois espèces en Suisse; la probabilité pour qu'on trouve trois *Vaccinium* dans une liste de 50 espèces est excessivement faible; on trouve cependant fréquemment les trois espèces liées. Il y a évidemment liaison entre les espèces des genres aquatiques: *Potamogeton*, *Myriophyllum*, qu'on ne trouvera jamais dans une formation terrestre. Il y a liaison entre les genres ligneux, arbres ou arbustes, qui ne contiennent pas d'espèces herbacées et qui par ce fait occuperont des stations spéciales. Il y a liaison entre les espèces des genres *Saxifraga*, *Sedum*, *Sempervivum*, dont plusieurs espèces ou toutes font choix des mêmes types de stations. Les Scrophulariées parasites vertes: *Melampyrum*,

Euphrasia, Rhinanthus, etc., outre le fait qu'elles sont toutes parasites. sont également liées, car elles ne se maintiendront que dans des prairies non fauchées ou fauchées tardivement.

La liaison se manifestera aussi bien par la présence en trop grand nombre d'espèces du même genre que par leur absence totale ou leur présence en trop petit nombre relativement au nombre que le calcul des probabilités ferait prévoir.

Il y a également des cas bien connus où des espèces du même genre ont des appétences physiologiques tout à fait différentes: je n'en citerai que deux exemples: *Anemone sulfurea*, calcicole, et *Anemone alpina*, calcifuge, *Rhododendron ferrugineum*, calcicole, et *R. hirsutum* calcifuge. Les deux espèces ne se trouvent pas dans les mêmes stations; mais, même dans ces deux cas, ne constate-t-on pas des analogies dans le comportement vis-à-vis du climat?

Il y a donc des cas où les espèces sont liées par leurs besoins qui sont à peu près les mêmes et des cas où des espèces du même genre sont incompatibles sur le même terrain. Mais *les statistiques nous montrent qu'en moyenne, les cas de liaison prédominent sur les cas d'incompatibilité.*

Cette liaison entre espèces du même genre n'est du reste pas la seule raison qui puisse abaisser la valeur de δ; *si une région est un centre de création d'espèces d'un genre donné*, on trouvera trop d'espèces de ce genre et une valeur de δ trop petite. C'est ce qui se passe probablement dans la région Follatères-Dents de Morcles (comme dans toute la chaîne des Alpes vaudoises) pour les *Hieracium*; voici ce qu'en dit Gams, p. 475: « Als gemeinsames Merkmal(des *Calamagrostideum tenellæ*) möchte ich ausser den aus der Tabelle hervorgehenden Konstanten die ungewöhnliche starke Vertretung der *Hieracia Prenanthoïdea* hervorheben, besonders der *picroïdes*- und der *lanceolatum*-Gruppe, bei denen im Gebiet geradezu von Endemismus gesprochen werden kann. »... Il est vrai que Gams dit plus loin: « Der weitere Umstand, dass in den lokalklimatisch begüngstigten *Calamagrostideta tenellæ* ähnlich wie in den *Brachypodieta pinnati* mehrere Arten ungewöhnliche Höhen erreichen, berechtigt vielleicht zu der Annahme, dass der Artenreichtum dieses Vereins wie derjenige des *Trisetetum distichophylli* darauf beruht, dass diese Vereine die letztglazialen Nunutakker besetzt hielten, die gerade auf

den Alpen von Outre-Rhône und Fully den Rhônegletscher überragten. So sind diese *Hieracien* vielleicht weniger progressive als Reliktenendemiten. »

Quoiqu'il en soit, ces endémismes ne contribuent que bien peu, dans les limites de la Flore suisse qui nous a servi de base pour déterminer les C. g. probables, à l'abaissement du coefficient générique en dessous de sa valeur probable.

Nous avons vu également que si dans une flore, il y a exclusion pour une raison ou une autre d'une partie notable des groupes taxonomiques, on doit s'attendre à voir le coefficient générique diminuer. Mais on voit que dans ce cas la vraie cause est encore une liaison non seulement entre espèces de même genre, mais aussi entre genres et familles.

Etude de la liaison entre espèces du même genre dans une flore restreinte: Florule du *Seslerieto-Semperviretum* du Tanzboden.

Dans le chapitre précédent, nous avons vu que le C. gén. moyen des formations végétales naturelles est toujours plus petit que le C. gén. probable déterminé sur la base de la flore de la Suisse entière, et nous avons montré que ce fait indiquait une liaison, soit une association des espèces du même genre plus fréquente que ne le voudrait la probabilité.

Il était intéressant de voir si, dans le cadre d'une flore plus restreinte que celle de la Suisse, on retrouverait aussi cette association entre espèces du même genre. J'ai utilisé dans ce but les tabelles de Lüdi[1] relatives au *Seslerietum-Semperviretum* du Tanzboden.

Dans sa tabelle 9, Lüdi donne les relevés floristiques de 20 stations de cette formation végétale, dont 10 sont à moins de 2080 m. d'altitude et 10 en dessus de cette altitude. Les 10 stations inférieures (Unteres Höhenglied) forment ce que Lüdi désigne sous le nom de *Seslerietum-Semperviretum subalpinum*: les 10 stations supérieures sont nommées *Seslerietum-Semperviretum typicum*. Lüdi en dit: « Beide Höhenglieder bilden immerhin noch eine gute abgegrenzte Einheit; aber sie können durch Konstanzverhältnisse und Gesellschaftstreue un-

[1] WERNER LÜDI. — Der Assoziationsbegriff in der Pflanzensoziologie. *Bibliotheca botanica*, Heft 96, Stuttgart 1928.

terschieden werden... Uebergänge zwischen den beiden Höhenglieder sind reichlich vorhanden; sie sind vertikal miteinander verzackt, und bei etwas ungünstiger Exposition nähert sich das *S.-S. subalpinum* rasch dem *S.-S. typicum*.

Dans sa tabelle 15, Lüdi donne les relevés de parcelles de 1 m² prises dans la station portant le n° 1 de la tabelle 9.

L'ensemble des stations de Lüdi comporte 128 espèces et 95 genres; le C. gén. de l'ensemble est donc 73,64. La répartition des espèces dans les genres se fait de la manière suivante:

Tableau XI.

Répartition des espèces dans les genres dans le *Seslerietum-Semperviretum* du Tanzboden. x = nombre d'espèces par genre; y = nombre de genres à x espèces.

x	y
1	75
2	10
3	8
4	0
5	2

J'ai préparé 128 billets portant chacun le binôme spécifique d'une des espèces de cette florule et, par tirage au sort, j'ai formé des lots de s espèces et calculé pour chaque lot le coefficient générique; puis, pour chaque valeur de s, j'ai calculé le C. gén. moyen et sa déviation étalon. Ce C. gén. moyen est donc, dans le cadre de la florule considérée, le *Coefficient générique probable*; dans le tableau suivant, δ est la différence de ce C. gén. avec le C. gén. probable dans le cadre de la Flore suisse.

Tableau XII.

Valeur du C. gén. probable en fonction du nombre s des espèces dans le cadre de la florule du *Seslerieto-Semperviretum* du Tanzboden.

s	C. gén. probable	δ
10	$97{,}15 \pm 0{,}31$	-1
20	$95{,}35 \pm 0{,}51$	-1
30	$92{,}87 \pm 0{,}59$	0
40	$88{,}28 \pm 0{,}76$	-4
50	$86{,}91 \pm 0{,}82$	-3
60	$84{,}33 \pm 1{,}30$	-4

s	C. gén. probable	δ
70	81,86 ± 0,83	— 4
80	80,57 ± 0,60	— 4
90	78,78 ± 0,69	— 4
100	76,40 ± 0,57	— 6
110	75,64 ± 0,66	— 5
120	74,42 ± 0,39	— 5
129	73,64 ± 0,00	— 4

Ces données ont été utilisées après égalisation graphique pour dessiner la courbe II de la figure 2; les × représentent les C. gén. trouvés par tirages au sort de billets; la courbe II représente la variation des C. gén. moyens obtenus par les tirages au sort, par conséquent la variation des C. gén. probables en fonction du nombre des espèces contenues dans les lots.

Sur la figure 2, on a également représenté la courbe des C. gén. maxima (courbe I), celle des C. gén. minima courbe IV) et celle des C. gén. moyens qu'on obtiendrait en laissant les billets dans l'ordre systématique, c'est-à-dire en ne dissociant pas les genres (courbe III).

La détermination des C. gén. qui ont servi à déterminer ces différentes courbes a été faite comme dans le cas où la flore de base était la flore de la Suisse entière (voir p. 118). On a également porté dans la figure 2 (courbe V) la courbe des C. gén. probables quand la flore de la Suisse est prise comme base.

Nous aurons maintenant à comparer ces différentes courbes avec les résultats fournis par les relevés de Lüdi et résumés dans le tableau suivant:

Tableau XIII.

Numéros de la tabelle IX de Lüdi, nombre *s* des espèces, nombre *g* des genres, Coefficient générique des stations du *Seslerieto-Semperviretum* du Tanzboden. Les stations 1 à 10 sont du *S.-S. subalpinum* et les dix autres du *S.-S. typicum*.

N°	g	s	C. g.	δ	N°	g	s	C. g.	δ	N°	g	s	C. g.	δ
1	62	73	84,9	— 1	8	44	50	88,0	— 2	14	40	49	81,6	— 8
2	36	42	85,7	— 5	9	34	38	89,4	— 3	15	50	60	83,3	— 5
3	37	40	92,5	+ 1	10	43	49	87,7	— 2	16	48	57	84,2	— 4
4	31	34	91,2	— 2	11	49	59	83,0	— 5	17	43	50	86	— 4
5	33	37	89,2	— 3	12	38	48	79,2	—11	18	44	54	81,5	— 8
6	37	43	86,0	— 5	13	36	43	83,7	— 7	19	44	50	88	— 2
7	50	57	87,7	0						20	50	61	82,0	— 6

Tableau XIV.

Numéros de la tabelle XV de Lüdi, nombre *s* des espèces, nombre *g* des genres, coefficients génériques, C. g., dans 16 parcelles de 1 m² dans la station n° 1 de la tabelle IX de Lüdi. La parcelle n° 1 a été subdivisée en 4 parcelles de 1/4 m².

N°	g	s	C. g.	N°	g	s	C. g.	N°	g	s	C. g.
1 a	24	25	96	5	32	35	91,4	10	32	34	94,1
1 b	21	23	91,3	6	33	37	89,2	11	30	34	88,2
1 c	25	26	96,2	7	31	34	91,2	12	34	35	97,1
1	31	33	90,9	8	29	32	90,6	13	25	27	92,6
2	28	31	90,3	9	30	34	88,2	14	29	32	90,6
3	32	35	91,4					15	29	31	93,5
4	34	36	94,4					16	31	32	96,8

Dans la figure 2, les valeurs des coefficients génériques pour les 10 stations altitudinales inférieures (nos 1 à 10) ont été représentés par des points ronds; les C. gén. des 10 stations supérieures par des points carrés.

En prenant les 20 stations ensemble, on trouve que le nombre moyen d'espèces par station est de 49,7 et le C. gén. moyen de 85,7. Ce point marqué par une pointe de flèche, mais sans lettre, est placé presque exactement sur la courbe des C. gén. probables (courbe II); il semblerait donc ici ne plus y avoir de liaison entre espèces du même genre; mais il faut tenir compte de l'erreur probable assez considérable; la déviation étalon du C. gén. probable pour 50 espèces est 0,82.

Les 10 stations inférieures prises à part comportent 79 genres et 100 espèces; le C. gén. est donc 79; cette valeur est représentée sur la figure 2 par le point rond *b*; le C. gén. probable s'obtiendrait par tirages au sort de lots dans une urne contenant 100 billets représentant 79 genres et 100 espèces. Je n'ai pas fait ces tirages au sort; mais il est facile de décider si le C. gén. moyen, qui est 88,23 pour un nombre d'espèces de 46,3, est plus grand ou plus petit que sa valeur probable: toutes les courbes de C. gén. probables calculées sur la base de flores différentes doivent avoir la même allure que les courbes II et V et doivent toutes passer par le point : C. gén. = 100 pour $s = 1$. Dans la figure 2, j'ai joint par une droite pointillée le point *b* (C. gén. de l'ensemble des stations inférieures), au point *b'* (C. gén. moyen des stations inférieures, point marqué par une pointe de flèche). Un coup d'œil sur la figure montre que le point *b'* est trop bas, donc le C. gén. moyen est plus petit que le C. gén. probable; il semble

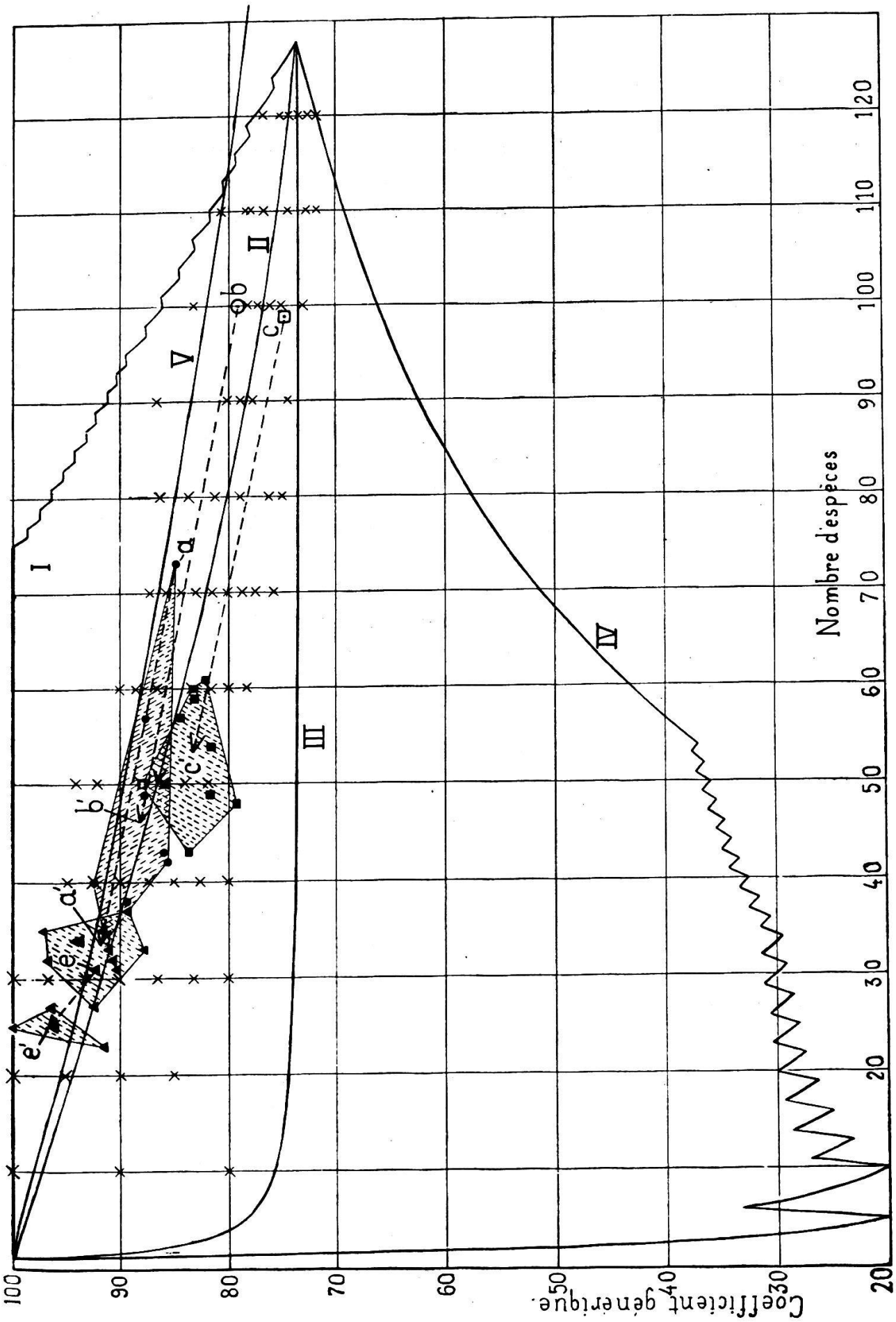
Coefficient generique
100
90
80
70
60
50
40
30
20
Nombre d'espèces
20
30
40
50
60
70
80
90
100
110
120
I
II
III
IV
V
a
a'
b
b'
c
c'
e
e'

FIG. 2.

donc ici y avoir liaison entre espèces du même genre; mais il faut tenir compte ici encore que l'erreur probable est plus grande que l'écart constaté.

Les 10 stations altitudinales supérieures prises à part comportent 72 genres et 99 espèces; le C. gén. est donc 72,77. Le nombre moyen des espèces par stations est de 53,1 et le C. gén. moyen est 83,25. Ces deux valeurs du C. gén. rapportées au nombre des espèces sont représentées sur la figure 2 par les points *c* et *c'*; j'ai joint ces deux points par une droite pointillée; la comparaison de cette droite et des deux courbes II et V montre ici encore que *c'* est trop bas; il y a donc indication d'une liaison entre espèces du même genre, mais l'erreur probable est plus grande que l'écart observé.

Lüdi a étudié séparément 16 carrés de 1 m² dans la station n° 1 de sa tabelle 9; les résultats en sont donnés dans sa tabelle XV. Les valeurs des C. gén. observés sont portées dans la figure 2 en fonction des nombre des espèces et représentés par les triangles compris dans l'aire *a'*. Le point *a* représente le C. gén. de l'ensemble des stations considérées, c'est-à-dire la station n° 1 de la tabelle IX de Lüdi. Ce C. gén. est de 84,9 et il y a 73 espèces.

Le C. gén. moyen des 16 stations de 1 m² est de 91,9 et le nombre moyen d'espèces par station est de 33,25. Ce point est porté en *a'* sur la figure 2; *a* et *a'* ont été reliés par une droite pointillée; la figure montre ici encore que le point *a'* est légèrement trop bas; il y a donc ici encore présomption pour qu'il y ait liaison entre les espèces du même genre.

Lüdi a aussi étudié séparément chacun des quarts de la station 1 de sa tabelle XV, station dont l'étendue est de 1 m²; dans la figure 2, les C. gén. de ces quatre stations sont représentés par les triangles de l'aire *e'*; le nombre moyen des espèces dans chacun de ces carrés de 0,25 m² est 24,75 et le C. gén. moyen est 95,9. Ce résultat est représenté sur la figure 2 par le point *e'*. En joignant le point *e* (C. gén. = 90,9; $s = 33$; valeurs du C. gén. et du nombre des espèces pour la station 1 en entier) avec le point *e'*, on voit que *e'* est nettement trop haut. Cela indique-t-il que dans le cas d'une surface restreinte, 1 m², il y a non plus liaison, mais répulsion entre les espèces du même genre? Il nous est impossible de répondre, car nous n'avons qu'un seul cas et vu la grandeur des erreurs à craindre, il faudra des statistiques étendues pour

résoudre la question. Il n'en reste pas moins que la *considération du C. gén., ou ce qui vaudrait mieux de son inverse, le nombre moyen des espèces par genre, nous fournira un moyen d'étudier la liaison des espèces du même genre au point de vue de leur écologie*; j'espère pouvoir un jour reprendre cette question quand les mathématiciens nous auront fourni l'équation du C. gén. probable ou celle du nombre moyen probable d'espèces par genre en fonction du nombre des espèces.

On peut tirer de cette étude qu'*il est possible (probable même) que la liaison entre espèces de même genre au point de vue de leurs exigences écologiques se manifeste dans le cadre d'une florule restreinte comme dans le cas d'une flore étendue*, mais pour démontrer cette liaison, il faudra avoir recours à une étude statistique de nombreux relevés sur le terrain; le cas étudié ici n'est qu'un cas isolé et il est par conséquent impossible d'arriver à une certitude; il y a donc simple présomption que la liaison écologique entre les espèces du même genre se manifeste quelle que soit l'étendue de la station.

Variation du coefficient générique avec l'altitude.

La septième loi de Jaccard dit: *Le coefficient générique croît avec l'altitude.* Voici comment P. Jaccard s'explique la chose: « Il est certain qu'à partir d'un certain niveau, l'augmentation de l'altitude agit comme une 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 seront 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.»

On pourrait répondre déjà qu'une liaison existe entre les espèces du même genre et non une répulsion et que s'il y a de nombreuses espèces endémiques, il y a bien des chances pour que le coefficient générique soit trop bas et non trop haut. Mais je préfère passer aux faits basés sur l'observation.

Nous pouvons utiliser l'abondant matériel réuni par Gams dans une région restreinte (76 km^2) et passant d'une altitude de 450 m. à celle de 2980 m. sur une distance horizontale de 7 à 8 km. Cette faible étendue de la région rendra nos résultats indépendants des facteurs historiques ou physiques qui interviennent dans la distribution des plantes.

Si le coefficient générique moyen pour des listes de s espèces correspondait exactement au C. gén. probable pour ce même nombre s d'espèces, nous pourrions utiliser la différence δ entre ces deux C. gén. pour apprécier l'influence de l'altitude: mais, nous l'avons vu, pour les formations « herbeuses » de Gams, il y a une certaine liaison entre les espèces du même genre et δ est en moyenne négatif. Pour éliminer l'influence de cette liaison, nous prendrons la différence δ' entre le C. gén. moyen observé dans la région et le C. gén. observé dans chaque cas en particulier. Le matériel a été classé en zones d'altitude d'inégale étendue délimitées de façon à avoir des groupes avec suffisamment de relevés. Le tableau XV donne les fréquences brutes des valeurs de δ' dans les différentes zones.

Tableau XV.

δ'	Altitude : 450 à 1000	1001 à 1500	1581 à 2000	2001 à 2400	2401 à 2700
— 15	1	0	0	0	0
— 12	1	1	0	0	0
— 11	1	1	0	0	0
— 10	1	0	0	1	0
— 9	1	1	0	1	1
— 8	2	0	2	3	1
— 7	2	1	1	0	1
— 6	2	0	0	2	1
— 5	4	4	1	2	0
— 4	1	1	0	1	2
— 3	2	0	1	1	1
— 2	5	4	5	6	0
— 1	4	0	3	6	0
0	6	3	6	3	0
1	3	1	1	0	4
2	4	2	1	2	2
3	4	3	1	2	4
4	6	4	2	4	2
5	3	2	0	3	0
6	2	2	4	1	0
7	2	0	0	1	1
8	2	0	2	1	0
9	1	0	0	0	0
10	1	0	0	0	0
11	0	0	1	0	0
13	0	0	0	1	0

On voit combien grande est la variabilité de δ' et par conséquent du coefficient générique à une même altitude; nous déterminons la valeur moyenne de δ' et sa déviation étalon σ, ainsi que le nombre *n* des relevés floristiques. Ces valeurs sont données par le tableau suivant.

Tableau XVI.

Altitude	$\delta' \pm E_{\delta'}$	σ	*n*
450 à 1000 m.	— 0,33 ± 0,47	5,47	61
1001 à 1500 m.	— 0,63 ± 0,61	4,95	30
1501 à 2000 m.	+ 0,68 ± 0,56	4,61	31
2001 à 2400 m.	— 0,39 ± 0,52	4,94	41
2401 à 2700 m.	— 0,30 ± 0,67	4,47	20

Comme on le voit, quoique la valeur moyenne de δ' pour l'ensemble de la région soit nulle, les valeurs de δ' pour chacune des zones d'altitude, sauf une, sont négatives. Ici encore se manifeste la liaison entre espèces dans chaque zone. Les valeurs de δ' sont du reste toutes inférieures au double de leur erreur probable, de sorte qu'il ne faut pas y attacher trop d'importance. *Il n'y a pas d'augmentation systématique de δ' avec l'altitude, de sorte que si le coefficient générique croît avec l'altitude, c'est uniquement parce que la valeur du coefficient générique probable croît en sens inverse du nombre des espèces et que ce nombre décroît avec l'altitude.* P. Jaccard m'objectera que sa loi n'est valable que dans la zone alpine supérieure qui n'est pas atteinte dans la région explorée par Gams.

Je reprends donc la Flore nivale de la Suisse que P. Jaccard a utilisée pour illustrer sa loi. Voir le tableau XVII.

Tableau XVII.

Nombre des genres et des espèces, coefficient générique, valeur δ (différence entre le C. gén. observé et le C. gén. probable) et Δ (différence entre la valeur de δ et la moyenne des valeurs de δ), d'après O. Heer: « Die nivale Flora der Schweiz ».

		g	s	C. g	δ	Δ	δ Jaccard[1]
Ier	étage	136	309	44	$-20 \pm 1{,}7$	$+2$	-22
II	»	109	238	46	$-23 \pm 1{,}9$	-1	-25
III	»	74	158	49	$-26 \pm 2{,}3$	-4	-25
IV	»	65	122	53	$-26 \pm 2{,}7$	-4	-23
V	»	28	49	57	$-33 \pm 4{,}2$	-11	-28
VI	»	15	20	75	$-21 \pm 4{,}7$	$+1$	-22
VII	»	10	12	83	$-14 \pm 4{,}5$	$+8$	-18
VIII	»	6	5	83	$-16 \pm 2{,}5$	$+6$	-24

L'étage I commence à 2600 m. d'altitude et l'étage VIII va jusqu'à 4200 m. Ce tableau a été publié à plusieurs reprises par P. Jaccard, mais j'ai compté à nouveau le nombre des espèces en laissant de côté les variétés d'une même

[1] Cette colonne donne les valeurs de δ qu'on déduirait des chiffres donnés par P. Jaccard.

espèce et ce sont ces nombres que je donne ci-dessus. Les conclusions ne diffèrent du reste pas si l'on se base sur les données de P. Jaccard (voir la dernière colonne du tableau XIII).

Comme on le voit, le coefficient générique augmente avec l'altitude, mais le nombre des espèces diminue. Les valeurs de δ ne montrent aucune tendance systématique à augmenter avec l'altitude; les valeurs de δ pour les zones VII et VIII sont, il est vrai, plus grandes que pour les zones inférieures, mais elles sont basées sur un si petit nombre d'espèces qu'on ne peut pas leur attribuer une grande signification; ces deux valeurs ne diffèrent pas de la moyenne de plus de 2,4 fois l'erreur probable et nous avons vu que pour un lot de 6 espèces, la présence ou l'absence d'une espèce fait varier brusquement la valeur du C. gén. de 100/6 unités. La différence Δ, avec la moyenne, n'étant que de 6, on voit qu'on ne peut pas lui attribuer de signification.

Le tableau montre une seule chose: c'est que le coefficient générique est anormalement bas dans tout le tableau; si donc on devait tirer une conclusion, ce serait que *dans la région alpine, le coefficient générique corrigé est plus bas que pour l'ensemble de la flore suisse,* ce qui est précisément le *contraire de ce que P. Jaccard a voulu prouver* en publiant le tableau de Heer.

On peut conclure que *dans la région alpine, il y a trop peu de genres pour trop d'espèces comparativement aux autres régions, ou autrement dit que les genres ont un nombre moyen élevé d'espèces; nous retrouvons ici encore une liaison entre les espèces du même genre qui ont en moyenne plus de ressemblance physiologique entre elles (ou au moins certaines d'entre elles) qu'avec les espèces d'autres genres. Il y a peut-être aussi que les régions alpines sont le centre de création de certains genres* et qu'il y a tendance chez ces genres à y avoir plus d'espèces par genre qu'en plaine.

Quant à *la septième loi,* elle *se réduit à ceci: Le nombre des espèces décroît avec l'altitude.*

Variation du coefficient générique dans les forêts de hêtre.

J'ai calculé les coefficients génériques pour les relevés de *Fageta* donnés par différents auteurs. (Tableau XVIII.)

Tableau XVIII.

Nombre des genres *g*, nombre des espèces *s*, coefficient générique C. g, valeur de δ, différence entre le C. g. observé et le C. g. probable, et altitude moyenne des *Fageta* observés par divers auteurs.

D. Dutoit. Sous-Alpes de Vevey [1].

N°	alt.	g	g	C.g	δ
1	510	49	57	86	−2
2	690	49	51	96	+7
3	705	59	71	83	−3
4	895	63	69	91	+4
5	900	27	29	93	−1
6	935	41	47	87	−3
7	950	58	65	89	+2
8	955	69	78	88	+3
9	960	56	66	85	−2
10	1005	72	86	84	0
11	850	41	50	82	−8
12	885	28	31	90	−3
13	880	34	39	87	−5
14	890	39	42	93	+2
15	900	41	49	84	−6
16	900	49	59	83	−5

δ moyen = − 1,25 ± 0,66
σ = 3,90 ± 0,46

H. Gams. Région Follatères-Dent de Morcles [2].

N°	alt.	g	s	C.g	δ
1	510	53	64	83	−4
2	800	51	61	84	−4
3	710	17	17	100	+4
4	1075	45	52	87	−2
5	1180	15	15	100	+3
6	1180	40	43	93	+2
7	1480	17	18	94	−2
8	780	30	36	83	−9

δ moyen = − 1,5 ± 0,96
σ = 4,06 ± 0,68

Linkola [3].

N°	alt.	g	s	C. g.	δ
	Giswyl :				
1	940	27	29	93	− 1
	Hochfluh :				
4	1030	35	38	92	0
	Hochfluh :				
5	910	34	39	87	− 5
	Giswyl :				
6	780	35	43	81	−10
	Giswyl :				
7	1010	29	33	88	− 5
	Stäubiwald ;				
8	870	30	34	88	− 5

δ moyen = − 4,33 ± 0,95
σ = 3,46 ± 0,67

Vogt. Obertoggenburg [4].

g	s	C.g	δ
54	65	83	− 4

Bolleter. Weisstannental [5].

40	51	78	−11

Graber. Gorges de l'Areuse [6].

N°	alt.	g	s	C.g	δ
	43	46	94		+ 4

Favre. Cirque de Moron [7].

24	25	96	+ 2

S. Aubert, Vallée de Joux [8].

1	1200	76	100	76	−6

Lüdi. Vallée de Lauterbrunnen [9].

1	—	45	49	92	+2
2	750	76	87	87	+3

Beger. Schanfigg [10].

1	925	47	49	96	+6
2	960	29	29	100	+6
3	1140	41	46	89	−1
4	1160	39	40	98	+6
5	1200	48	53	91	+2
6	1275	49	52	94	+5

Kelhofer. Schafhouse [11].

1	850	33	38	87	−5
2	880	30	31	97	+4
3	450	44	54	81	−8
4	490	11	11	100	+2

[1] Daniel Dutoit. — Les associations végétales des Sous-Alpes de Vevey. *Thèse, Lausanne*, Evian 1924.

[2] Loc. cit.

[3] R. Linkola. — Waldtypenstudien in den Schweizer Alpen. *Veröffentlichungen d. geobot. Inst. Rübel*, Zürich, Heft 1, 1924, p. 139.

[4] Margrit Vogt. — Pflanzengeographische Studien im Obertoggenburg, *Jahrb. d. St. Gallischen Naturwiss. Ges. Beilage* z. 57. Bd. 1920.

[5] Reinhold Bolleter. — Vegetationstudien aus dem Weisstannental. *Jahrb. d. St. Gallischen Naturwiss. Ges. Beilage* z. 57. Bd. 1920.

[6] Aurèle Graber.— La flore des Gorges de l'Areuse et du Creux du Van. *Bull. Soc. neuch. Sc. nat.* XLVIII, 1923.

[7] Jules Favre. — La flore du Cirque de Moron et des Hautes Côtes du Doubs. *Bull. Soc. neuch. Sc. nat.* XLIX, 1924.

LUYET, Auvergne [12].

N°	alt.	g	s	C.g	δ
1	1000	43	51	84	−5
2	1050	33	40	83	−9
3	1040	45	49	92	+2
4	1050	37	41	90	−1
5	1100	37	41	90	−1
6	1125	35	38	92	0
7	1100	37	41	90	−1
8	1150	38	44	86	−5
9	1200	36	40	90	−2
10	1150	37	41	90	−1
11	1000	39	40	98	+6
12	1200	39	42	93	+2
13	1350	40	42	95	+4
14	1200	44	47	94	+4
15	1300	45	48	94	+4
16	1200	46	48	96	+6
17	1350	31	34	91	−3
18	1200	43	46	93	+3
19	890	45	49	92	+2
20	970	36	39	92	0
21	1150	45	48	94	+4
22	890	32	36	89	−3
23	1015	34	35	97	+5
24	975	39	41	95	+4
25	1240	29	31	93	+1
26	1380	29	31	93	+1

δ moyen = 0,65 ± 0,47

σ = 3,54 ± 0,34

J. BRAUN. Cévennes [13].

N°	alt.	g	s	C.g	δ
1	1150	19	22	86	−9
2	1250	27	27	100	+6
3	1250	22	24	92	−3
4	1280	22	23	96	+1
5	1300	22	22	100	+5
6	1320	18	19	95	−1
7	1330	20	21	95	0
8	1350	27	28	96	+2
9	1350	28	29	97	+3
10	1420	29	30	97	+4
11	1450	23	25	92	−2
12	1460	23	24	96	+1
13	1480	20	20	100	+4
14	1510	22	22	100	+5

δ moyen = 1,14 ± 0,70

σ = 3,87 ± 0,49

[8] SAM. AUBERT. — La flore de la Vallée de Joux. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* Vol. XXXVI, N° 138, Lausanne, 1900.

[9] WERNER LÜDI. — Die Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentales. *Comm. geobot. suisse*, Zurich, 1921.

[10] HERBERT R.-E. BEGER.— Assoziationstudien in der Waldstufe des Schanfiggs. *Beilage des Jahresbericht d. Natf. Ges. Graubündens*, Chur, 1922.

[11] ERNST KELHOFER. — Beiträge zur Pflanzengeographie des Kantons Schaffhausen. *Thèse Un. Zürich.* Schaffhausen, 1915.

[12] LUYET P. — Essai sur la géographie botanique de l'Auvergne. Les associations végétales du Massif des Monts Dore. *Thèse Paris*, Saint-Didier, 1926.

[13] J. BRAUN. — Les Cévennes méridionales. *Arch. Sc. phys. et nat., 4e sér.* Vol. XXXIX et XL, Genève 1915.

Pour l'ensemble des divers *Fageta*, on trouve:

$$\delta \text{ moyen} = -0{,}22 \pm 0{,}31$$
$$\sigma = 4{,}30 \pm 0{,}21$$

La valeur de δ est donc en moyenne négative, mais sa valeur absolue est plus petite que son erreur probable; on peut donc dire que le C. gén. des forêts de hêtre est pratiquement égal au coefficient générique probable dans la limite des erreurs. La déviation étalon (4,30 ± 0,21) est aussi exactement égale à la déviation étalon du C. gén. probable (4,4).

Conclusion: *Pour les* Fageta, *le C. gén. est égal au C. gén. probable; tout se passe donc comme si la répartition des espèces dans les genres se faisait absolument au hasard.*

La corrélation entre la valeur de δ et le nombre des espèces est $r = -0{,}08 \pm 0{,}07$; elle est donc négative comme dans les prairies de Gams, mais ici la corrélation est beaucoup plus faible; elle est pratiquement nulle (de l'ordre de grandeur

de son erreur probable), et cela doit être ainsi, car la courbe des C. gén. observés suit de beaucoup plus près la courbe des C. gén. probables.

En ne considérant dans les listes données ci-dessus que les forêts de hêtres suisses, on trouverait une valeur négative significative de δ; il y a donc aussi liaison entre les espèces du même genre dans cette formation; dans les forêts d'Auvergne et des Cévennes, donnant une valeur positive de δ, il faudrait pour ces régions construire une table des C. gén. probables basée sur la flore de la région, et l'on trouverait alors certainement une valeur négative de δ, c'est-à-dire un indice de liaison entre espèces du même genre.

Variation du coefficient générique dans le Brometun erecti.

Je prendrai encore comme exemple (Tableau XIX) le type de prairies sèches non fumées des régions humides de l'Europe centrale, caractérisées par la présence du *Bromus erectus*.

Tableau XIX.

Nombre de genres *g*, nombre d'espèces *s*, coefficient générique C. g., valeur de δ, différence entre le C. g. observé et le C. g. probable, et altitude moyenne de divers Brometa décrits par divers auteurs.

IMCHENETZKY. Vallée de la Loue [1].

N°	alt.	g	s	C.g.	δ
1	—	41	44	93	+ 2
2	400	35	37	96	+ 4
3	—	43	50	86	— 4
4	—	36	39	92	0
5	370	40	43	93	+ 2
6	—	35	37	95	+ 3
7	—	41	44	93	+ 2
8	—	21	25	84	—10
9	—	32	35	91	— 1
10	—	17	18	94	— 2
11	—	28	32	87	— 6
12	—	30	32	94	+ 1
13	—	38	40	95	+ 3
14	—	46	52	88	— 1
15	—	41	46	89	— 1
Les 15 relevés		75	107	70	—11

δ moyen = — 0,7

σ = 7,55

Corrélation entre δ et le nombre des espèces

r = + 0,35 ± 0,15

AUBERT. Vallée de Joux [2].

Page	g	s	C.g	δ
391	31	35	89	—2
393	19	21	90	—5
393	21	21	100	+5
393	9	9	100	+2
394	29	31	94	—1
395	38	43	88	—3
395	11	12	92	—5

D. DUTOIT. Sous-Alpes de Vevey [3]. (D'après les listes originales de l'auteur).

N°	alt.	g	s	C.g	δ
1	485	32	37	86	— 6
2	580	33	38	87	— 5
3	610	34	38	89	— 3
4	610	31	32	97	+ 4
5	750	36	44	82	— 9
6	750	37	42	88	— 3
7	750	36	43	84	— 7
8	750	34	39	87	— 5
9	810	44	56	79	—10
10	830	39	45	87	— 4
Les 10 stations ensemble		82	114	72	— 8

BROMETA. Listes inédites de D. Dutoit.

N°	alt.	g	s	C.g	δ
Lavaux :					
11	650	39	44	89	—2
Gryon, Alpes vaudoises:					
12	950	49	60	82	—6
Lavaux :					
13	680	39	43	91	0
Bex. Alpes vaudoises :					
14	550	54	63	86	—2
Lavaux :					
15	700	37	39	95	+3
Tour de Gourze :					
16	820	33	38	87	—5
Bex. Alpes vaudoises :					
17	985	47	45	85	—4

SCHERRER [4]. — Vegetationsstudien in Limmattal.

N°	alt.	g	s	C.g	δ
1	—	17	18	94	—2
2	—	17	17	100	+4
3	—	16	18	89	—7
4	480	17	17	100	+4
5	—	18	19	95	—1
6	—	19	20	95	—1
7	650	20	21	95	0
7I	—	27	28	96	+2
7II	—	49	52	94	+5
7III	—	46	52	88	—1
7IV	—	56	66	85	—2
8	—	26	28	93	—1
9	—	23	25	92	—2
10	—	22	25	88	—6
11	—	22	22	100	+5

Subassociation du Brometum.

1	—	50	53	94	+5
2	—	44	46	96	+6

Le N° 7 est le relevé de 25 m² observés au printemps ; le N° 7 I, l'ensemble de l'association avec les espèces en dehors des 25 m², le 7III un relevé fait l'automne précédent par Brockmann-Jerosch, le 7 IV, l'ensemble de tous les relevés de la station.

Genèse du Bromentum

p. 78	—	37	40	93	+1
p.	—	21	21	100	+5

WILCZEK, BEAUVERD, DUTOIT [5].

N°	alt.	g	s	C.g	δ
1	750	28	31	90	— 3
2	1520	40	43	93	+ 2
3	630	42	44	95	+ 5
4	650	33	39	87	— 5
5	400	81	95	85	+ 2
6	418	67	82	82	— 3
7	390	51	62	82	— 6
8	380	60	84	71	—13
9	360	25	26	96	+ 2
10	500	24	25	96	+ 2
11	375	82	112	73	— 8
12	550	62	81	77	— 8
13	1750	50	56	89	0
14	1850	55	78	71	—14
15	950	35	39	90	— 2
16	400	55	68	81	— 6
17	350	43	51	84	— 5
18	285	50	66	76	—11

δ moyen = — 3,33

σ = 4

[1] ALEXANDRE IMCHENETZKY. — Les associations végétales de la partie supérieure de la Vallée de la Loue. *Thèse*. Besançon 1926.

[2] SAM. AUBERT. — La flore de la Vallée de Joux. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* Vol. XXXVI, N° 138. Lausanne 1900.

[3] DANIEL DUTOIT. — Les associations végétales des Sous-Alpes de Vevey. *Thèse, Lausanne*. Evian 1924.

[4] MAX SCHERRER. — Vegetationsstudien im Limmattal. *Veröffentlichungen geobot. Inst, Rübel*. H. 2. Zürich 1925.

[5] E. WILCZEK, G. BEAUVERD et D. DUTOIT. — Le comportement écologique du *Bromus erectus L. Festschrift Hans Schinz*. Zurich 1928.

H. K. E. Beger. Schanfigg, Grisons [6].

N°	alt.	g	s	C.g	δ
1	900	28	32	88	−5
2	960	26	30	87	−6
3	1050	31	32	97	+4
4	1150	35	38	92	0
5	1150	41	46	89	−1
6	1210	44	48	92	+2
7	1270	31	35	89	−3
8	1440	30	31	97	+4
9	1320	39	40	97	+5
10	1060	31	34	91	−2

Jäggli. Monte Caslano [7].

N°	alt.	g	s	C.g	δ
—	—	54	67	81	−6

Braun-Blanquet. Unterengadin [8].

—	1250	40	43	93	+2
—	1470	32	33	94	+1

E. Pritzel. Die Grettstadter Wiesen [9].

—	—	85	97	97	+6

Bolleter. — Weisstannental [10].

N°	alt.	g	s	C.g	δ
p. 91	—	18	18	100	+4

Kehlhofer. Schaffhausen [11].

1	460	25	32	78	−15
2	600	39	43	91	0
3	790	47	59	80	−8

Furrer. Bormiesischen [12].

1	1230	25	26	96	+2

Gams. — Follatères-Dent de Morcles (v. p. 145).

[6] Herbert R.-E. Beger. — Assoziationsstudien in der Waldstufe des Schanfiggs. *Beilage des Jahresber. d. Natf. Ges. Graubündens.* Chur 1922,

[7] Mario Jaeggli. — La vegetazione del Monte di Caslano. *Festschrift Hans Schinz.* Zürich 1928.

[8] J. Braun-Blanquet. — Eine pflanzengeographische Exkursion... *Beitr. z. geobot. Landeraufnahme*, 4, Zurich 1918.

[9] E. Pritzel. — Die Grettstadter Wiesen. *Bericht der freien Vereinigung für Pflanzengeographie und systematische Botanik*, für 1917-1918. Leipzig 1919.

[10] Reinbold Bolleter. — Vegetationsstudien aus dem Weisstannental. *Jahrb. d. St. Gallischen Naturw. Ges. Beilage* z. Bd. 57. 1920.

[11] Ernst Kehlhofer. — Beiträge zur Pflanzengeographie des Kantons Schaffhausen. *Thèse, Un. Zurich,* Schaffhausen 1915.

[12] Ernst Furrer. — Vegetationsstudien im Bormiesischen. *Vierteljahrsschr. Natf. Ges.* Zürich, Jahrg. 59, 1914.

Le calcul sur les données précédentes nous donne:

$$\delta \text{ moyen} = -1{,}56 \pm 0{,}22$$
$$\sigma = 5{,}10 \pm 0{,}16$$

La valeur de δ moyen est nettement négative; d'après ce que nous avons expliqué à propos des prairies de la région étudiée par Gams, nous devons nous attendre à trouver pour la corrélation entre δ et le nombre des espèces une valeur négative. En effet

$$r = -0{,}26 \pm 0{,}06$$

La courbe des C. gén., qui doit passer par les deux points: ($s = 1$, C. g. $= 100$) et ($s = 2575$, C. g. $= 26{,}99$) (pour ces deux valeurs δ est nul) dans l'intervalle se tient en dessous, quoique assez près, de la courbe des C. gén. probables. Il y a donc plus d'espèces pour le même nombre de genres que le calcul des probabilités ne le ferait prévoir. Il y a donc ici également liaison entre espèces du même genre.

Ici encore, la déviation de δ est du même ordre de grandeur que la déviation étalon du coefficient générique probable.

Nous devons donc de nouveau tirer la conclusion que le *coefficient générique est une fonction du nombre des espèces et qu'il présente exactement la même variabilité que le coefficient générique obtenu par tirage au sort de billets. Un coefficient générique isolé a une erreur probable si forte* (en moyenne 5,10) *que si entre deux stations on trouvait une différence même de 10 unités, cette différence pourrait encore être simplement l'effet du hasard.*

Résumé et conclusions.

Le coefficient générique est l'inverse du nombre moyen des espèces par genre, multiplié par cent; le nombre moyen d'espèces par genre serait une notation plus compréhensible et plus claire.

Un coefficient générique isolé est sujet à une erreur probable de plusieurs unités, de sorte que *pris isolément il ne peut servir à mesurer quoi que ce soit; on ne peut donc baser de conclusions que sur des moyennes de coefficients génériques* déterminés dans de nombreuses stations différentes.

Ce travail contient (Table VI) *une table des coefficients génériques probables,* établie par des tirages au sort de billets sur la base de la flore de la Suisse. Cette table peut encore être utilisée pour les régions voisines; pour des régions éloignées, il faudrait en établir une autre.

Dans une flore donnée, ayant au total un nombre S d'espèces et un nombre G de genres, dont le coefficient générique est donc $100. G/S$, *les coefficients génériques observés* ($100. g/s$) dans des localités ayant s espèces et g genres, *varient dans les mêmes limites* (même déviation étalon) *que les coefficients génériques que donneraient des tirages au sort de s billets pris dans une urne* contenant S billets portant chacun le numéro d'un genre et le numéro d'une espèce d'une flore prise comme base; *leur moyenne se rapproche du coefficient générique probable;* mais ce coefficient générique moyen observé est probablement toujours inférieur au coefficient générique probable qui serait sa limite maximale.

P. Jaccard postule une lutte entre espèces du même genre,

lutte d'autant plus ardente que les espèces sont plus semblables morphologiquement et physiologiquement; *je montre que si des espèces ont de la ressemblance, elles seront semblablement adaptées aux conditions écologiques d'une station donnée et elles auront donc plus de chances de s'y implanter et de s'y maintenir ensemble que d'autres espèces qui différeront davantage.* Le fait que la moyenne des C. gén. observés est toujours plus petite que le C. gén. probable, pour le même nombre d'espèces implique que *les espèces d'un même genre sont liées entre elles au point de vue écologique.* Il y a donc en moyenne une *plus grande ressemblance entre elles* dans le choix des stations qu'*entre les espèces de genres différents,* tout comme elles se ressemblent entre elles au point de vue morphologique. *La différence entre le C. gén. moyen observé et le C. gén. probable peut servir de mesure de cette liaison physiologique entre espèces du même genre.*

Si cette liaison était absolue, la courbe du C. gén. moyen en fonction du nombre s des espèces serait une hyperbole équilatère passant par 100 pour $s = 1$ et par $100. G/S$ pour $s = S$.

Cela explique *pourquoi les C. gén. des grands groupes taxonomiques sont à peu près les mêmes que celui de la flore totale, car les genres ne sont pas dissociés par la statistique et pour les grandes valeurs de s, la courbe est presque une droite horizontale*; pour les groupes de plus en petits, le C. gén. augmente de plus en plus rapidement et la loi cesse d'être vraie. La *huitième loi de P. Jaccard est donc à peu près exacte* pour les grands groupes systématiques. La *publication en 1902 de cette loi par P. Jaccard lui donne l'antériorité sur Willis pour la constatation que la répartition numérique des espèces dans les genres se fait suivant la même loi dans tout le règne végétal.*

La première loi de P. Jaccard: « La richesse en espèces d'un territoire donné est proportionnelle à la diversité des conditions écologiques » subsiste, mais il faut la considérer comme une définition et non comme une loi; il y aurait lieu de compléter son énoncé, comme P. Jaccard l'a du reste fait lui-même, en faisant intervenir, à côté de la diversité des conditions écologistes, la fertilité du sol, l'humidité et l'action favorable du climat, surtout la température et la durée de la période de végétation.

La deuxième et la troisième loi de P. Jaccard ne sont pas touchées par cette étude.

Dans la quatrième loi: « Le coefficient générique est inversément proportionnel à la diversité des conditions écologiques », *il faut faire disparaître le mot proportionnel* et dire que le C. gén. décroît quand la « diversité des conditions écologiques augmente », mais il faut bien *observer que ce n'est que parce que le nombre des espèces augmente avec cette diversité. Le C. gén. est fonction du nombre des espèces*; en faisant la différence δ entre le C. gén. moyen observé et le C. gén. probable, on constate que cette différence δ ne dépend que de la liaison entre espèces du même genre et pas du tout des conditions écologiques. Je donne la démonstration de ce fait en prenant comme exemple le tableau publié par P. Jaccard donnant les C. gén. du monde entier et de régions plus ou moins étendues; les différences δ, au lieu d'augmenter quand on passe à des régions de moins en moins étendues, diminuent légèrement.

La cinquième loi de P. Jaccard est exacte, mais seulement parce que le C. gén. moyen décroît avec l'augmentation du nombre des espèces; elle revient à dire: *dans les mêmes conditions écologiques, le nombre des espèces croît avec l'étendue de la région considérée.* Arrhenius, Romell et Kylin ont essayé de donner une formulation plus précise à cette loi.

La sixième loi ne se vérifie également que parce que le C. gén. est fonction du nombre des espèces; elle doit donc s'énoncer: *Dans des conditions analogues, le nombre des espèces des îles est plus petit que celui des régions continentales voisines.* Et encore faudrait-il faire intervenir la surface considérée, ce qui n'a pas été fait.

De même, *la septième loi* veut simplement dire: *Le nombre des espèces décroît avec l'altitude.*

Je n'ai pas vérifié la neuvième loi, variation du C. gén. avec la latitude, mais elle doit sans doute s'énoncer comme la loi relative à l'altitude.

La dixième loi de P. Jaccard ne rentre pas dans le cadre de cette étude.

TABLE

Introduction.
Les lois de Paul Jaccard 113
Variation du coefficient générique suivant le nombre des espèces 115
1. — Variation du quotient générique quand les espèces restent dans l'ordre de la flore . . 120
2. — Quotient générique maximum 124
3. — Quotient générique minimum 127
4. — Quotient générique probable 128
Les coefficients génériques observés dans la nature . . 133
Variation du C. g. dans les flores de régions plus ou moins étendues 134
Le C. g. des flores insulaires 138
Concordance entre le C. g. de l'ensemble de la flore et ceux des Dialypétales, des Gamopétales et des Composées 141
Le C. g. des prairies ou formations semblables de la région Follatères-Dents de Morcles 143
Signification de l'expression: Variabilité des conditions écologiques 155
Signification du coefficient générique: Mesure de la liaison entre espèces du même genre 156
Etude de la liaison entre espèces du même genre dans une florule restreinte: Flore du *Seslerieto Semperviretum* du Tanzboden 163
Variation du C. g. avec l'altitude 169
Variation du C. g. dans les forêts de hêtre . . . 173
Variation du C. g. dans le *Brometum erecti* . . . 176
Résumé et conclusions 179