Zeitschrift: Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles

Herausgeber: Société Vaudoise des Sciences Naturelles

Band: 56 (1925-1929)

Heft: 221

Artikel: Les courbes de Willis : répartition des espèces dans les genres de différente étendue

Autor: Maillefer, Arthur

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-271640

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 13.07.2025

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

Les courbes de Willis : Répartition des espèces dans les genres de différente étendue.

PAR

Arthur MAILLEFER

(Séance du 23 juin 1928.)

Lors d'une discussion, avec MM. E. Wilczek, Gustave Beauverd et D. Dutoit, sur la signification du coefficient générique introduit en sociologie végétale par M. Paul Jaccard, il nous fut impossible d'arriver à comprendre pourquoi ce coefficient (nombre de genres représentés pour 100 espèces dans une station donnée) devait être « inversément proportionnel à la divergence des conditions écologiques du territoire considéré [1] ».

A première vue, ce coefficient semble quelque chose d'absolument empirique. Peut-on lui donner une base théorique?

Il me parut que ce coefficient ne pouvait avoir une signification que si le nombre des espèces dans les genres obéissait à une loi. Une statistique rapidement faite dans une flore me montra que les genres à une seule espèce sont de beaucoup les plus nombreux (environ le tiers du groupe considéré); viennent ensuite les genres à deux espèces, puis les autres de moins en moins nombreux. En faisant le graphique de distribution, on trouve une courbe ressemblant à une hyperbole ayant comme asymptotes l'axe des nombres d'espèces par genre et l'axe du nombre des genres de chaque catégorie.

La distribution du nombre des genres par famille, celle des familles par ordres, ainsi que celle des espèces dans les

[1] P. Jaccard. — Bull. Soc. vaud. Sc. nat. XXXVIII, N° 144, 1902, p. 86.

sous-genres, bref la distribution de n'importe quelle unité systématique dans une unité systématique supérieure se fait suivant la même loi, celle d'une hyperbole; mais les hyperboles ne se superposent pas; les paramètres doivent donc être différents.

J'avais commencé l'étude de ces curieuses distributions quand Mlle S. Meylan m'apporta les « Elements of physical Biology » de A. J. Lotka citant l'ouvrage de C. J. Willis [1], où cet auteur donne comme principal appui à sa théorie de l'évolution et de la distribution géographique des organismes précisément les courbes de fréquence des espèces dans les genres.

La théorie de Willis consiste principalement en ceci que l'aire occupée par une unité systématique biologique: espèce, genre, famille, est une mesure de son ancienneté. Il naît de temps à autre de nouvelles espèces, de nouveaux genres, de nouvelles familles; ces nouveaux venus, primitivement localisés dans le lieu de leur naissance, étendent de plus en plus leur domaine, de telle sorte que l'aire occupée par un groupe systématique à un moment donné est bien fonction de leur ancienneté.

Il est bien évident que l'aire occupée ne sera pas une mesure absolue de l'âge, car la vitesse de propagation n'est certainement pas la même pour toutes les espèces dans toutes les circonstances et en tous lieux. Il est évident, par exemple, que les espèces de la famille des Composées, qui ont presque toutes des semences à aigrettes facilitant la dissémination, pourront se répandre plus vite que d'autres plantes à graines lourdes.

En portant, comme le fait Willis, dans un système rectangulaire de coordonnées, le logarithme du nombre des espèces par genre en abcisses, et le logarithme du nombre des genres en ordonnées, on obtient un tracé qui est à très peu de chose près une droite. Si donc x représente le nombre des espèces dans les genres et y le nombre des genres comprenant x espèces, nous avons:

$$\log . y = \log . a - b . \log x$$

[1] Alfred J. Lotka. — Elements of physical biology. Baltimore, 1925.
J.-C. Willis. — Age and area, a study in geographical distribution and origin of species. Cambridge, 1922.

et

$$y = \frac{a}{x^b}$$ [1]

Voici, en traduction aussi exacte que possible, la théorie de ces distributions que Willis donne dans Nature [2] et qu'il répète dans « Age and Area » :

« S'il est vrai que les espèces à aire très limitée et les genres monotypiques (qui ont aussi généralement des aires restreintes) sont, relativement à peu d'exceptions près, de jeunes débutants dans la course de la vie, et qu'ils descendent généralement d'espèces à dispersion plus large, et si le nombre des espèces d'un genre est, au sens large, une mesure de son âge, l'idée surgit immédiatement qu'une souche donnée peut être considérée comme engendrant des variations génériques de la même manière qu'elle engendre des descendants, et l'on doit s'attendre à ce que le nombre des genres issus d'un ancêtre initial croisse en raison géométrique ou selon la règle des intérêts composés. On peut s'attendre à ce que le nombre des espèces issues d'un ancêtre suive la même loi, avec un taux d'accroissement plus rapide. Dans cette conception très schématique, on trouve que la forme des distributions de fréquence de la grandeur des genres devrait suivre cette loi, que le logarithme du nombre des genres porté en ordonnées relativement au nombre des espèces porté en abcisses donne une ligne droite. »

« De là résulte que l'excédent de la pente de la ligne par rapport à l'unité devrait mesurer le rapport de la vitesse d'accroissement des genres à la vitesse d'accroissement des espèces. Par suite, la pente devrait toujours être comprise entre les limites 1 et 2, car une pente inférieure à l'unité n'aurait pas de signification, et une pente supérieure à 2 impliquerait que les variations génériques seraient plus fréquentes que les variations spécifiques. Jusqu'ici, on n'a signalé aucune exception à cette règle. Un groupe de Champignons (Hymeno-

[1] Willis emploie la notation

$$\log x + a \log y = 0$$

et

$$x . y^a = b$$

qui revient au même, à la valeur des constantes a et b, mais qui n'est pas la notation usuelle. Il est possible que l'erreur des conclusions mathématiques de Willis (voir plus loin) soit due à cette différence de notation.

[2] Nature, London, 109, Feb. 9, 1922, p. 177.

mycetineæ) a donné une droite avec pente très voisine de l'unité (1,08), mais les nombres trouvés pour les Phanérogames sont compris entre les limites resserrées de 1,38 et 1,64, avec une moyenne de 1,43. Pour les Serpents et les Lézards, ce nombre est voisin de 1,50 et pour les Chrysomelidæ de 1.37. »

Ce raisonnement n'est pas très clair et comme Willis ne donne pas la marche de ses calculs, il est bien difficile de voir pourquoi « l'excédent de la pente de la ligne par rapport à l'unité doit mesurer le rapport de la vitesse d'accroissement des genres à la vitesse d'accroissement des espèces ». Il m'a donc semblé nécessaire de reprendre la question et l'on verra que les conclusions à tirer sont en partie différentes de celles de Willis.

La base de la théorie de Willis, c'est qu'il naît de temps en temps de nouvelles espèces et de nouveaux genres aux dépens des espèces existantes, que les nouveaux venus se répandent progressivement à la surface du globe à partir de leur point de naissance en augmentant sans cesse le nombre de leurs représentants.

Nous admettrons ce point de départ en faisant remarquer que les résultats auxquels nous arriverons ne seraient pas changés si nous admettions qu'une espèce nouvelle ou un genre nouveau (qui apparaît comme espèce nouvelle) peuvent naître à réitérées fois et en divers endroits.

Nous partirons de l'*hypothèse que pendant un temps $t = 1$, pris comme unité, nécessaire pour qu'une espèce donne naissance à un genre nouveau, elle formera r espèces nouvelles.*

Remarquons que, dans le raisonnement qui suit, tout reste identique si les périodes successives sont de durées différentes; la valeur donnée pour le temps est une simple numérotation.

Nous supposerons pour commencer que le taux r est le même, au même moment, pour toutes les espèces; nous verrons ensuite si la théorie doit être modifiée si l'on admet que r peut varier.

Il suit de l'hypothèse faite qu'un genre à une espèce aura formé au bout du temps $t = 1$, r espèces nouvelles; il deviendra donc un genre à $1 + r$ espèces; un genre à $1 + r$ espèces passera dans le même temps à un genre à $(1 + r)^2$ espèces; un genre à $(1 + r)^2$ espèces deviendra un genre à

$(1+r)^3$ espèces et ainsi de suite.

En partant d'un genre à une espèce, on aura à la fin d'un certain nombre de périodes de temps des espèces appartenant à des genres à 1, $(1+r)$, $(1+r)^2$, $(1+r)^3$..... espèces.

Pendant cette formation d'espèces, il se formera dans chaque période de temps autant de nouveaux genres à une espèce qu'il y avait d'espèces au commencement de la période.

Le tableau suivant, où x représente le nombre des espèces par genre et z le nombre de genres à x espèces, nous permettra de trouver l'expression générale de la distribution des genres suivant le nombre de leurs espèces au bout d'un temps n, en partant au temps O avec une espèce formant un genre.

	$x=1$	$x=(1+r)$	$x=(1+r)^2$	$x=(1+r)^3$	$x=(1+r)^4$ ...
$t=0$	$z=1$				
$t=1$	$z=1$	$z=1$			
$t=2$	$z=(2+r)$	$z=1$	$z=1$		
$t=3$	$z=(2+r)^2$	$z=(2+r)$	$z=1$	$z=1$	
$t=4$	$z=(2+r)^3$	$z=(2+r)^2$	$z=(2+r)$	$z=1$	$z=1$
$t=5$	$z=(2+r)^4$	$z=(2+r)^3$	$z=(2+r)^2$	$z=(2+r)$	$z=1$ ...
$t=n$	$z=(2+r)^{n-1}$	$z=(2+r)^{n-2}$	$z=(2+r)^{n-3}$	$z=(2+r)^{n-4}$	$z=(2+r)^{n-5}$. .

En classant les valeurs de z au bout du temps n d'après les valeurs de x, on a

$$
\begin{array}{ll}
x=1 & z=(2+r)^{n-1} \\
x=(1+r) & z=(2+r)^{n-2} \\
x=(1+r)^2 & z=(2+r)^{n-3} \\
x=(1+r)^3 & z=(2+r)^{n-4} \\
 & \\
x=(1+r)^m & z=(2+r)^{m-n-1}
\end{array}
$$

En introduisant dans la formule de z la valeur de m déduite de la formule de x

$$m = \frac{\log x}{\log (1 + r)}$$

il vient

$$y = (2 + r)^{\frac{\log x}{\log (1+r)} - n - 1}$$

Notre raisonnement semble amener la conclusion qu'il ne peut exister que des genres à 1, $1 + r$, $(1 + r)^3$, $(1 + r)^4$,... espèces; or il existe dans la nature des genres ayant tous les premiers nombres entiers d'espèces.

Dans notre raisonnement, nous n'avons considéré le nombre des espèces dans les genres qu'à la fin de chaque période de temps nécessaire à la formation d'un genre, admettant implicitement que tous les genres et espèces formés dans cette période le sont simultanément; il suffit d'admettre que ces nouvelles formes apparaissent chacune à des moments différents de la période pour qu'on arrive à avoir des genres possédant l'un quelconque des premiers nombres entiers d'espèces. D'autre part, nous avons admis que le taux relatif r du nombre des nouvelles espèces par rapport à celui des nouveaux genres était constant; comme tout est sujet à variabilité dans la nature, il est logique d'admettre que r varie d'un genre à l'autre; voir plus loin comment la théorie doit être modifiée si r est variable.

Il en résulte qu'on doit se représenter que les valeurs de r représentent chacune la somme des genres ayant un nombre d'espèces compris entre deux limites de part et d'autre de la valeur indiquée pour x; pour obtenir les ordonnées de la courbe pour chaque valeur entière de x, nous devrons diviser les valeurs de z par l'étendue de la classe correspondante; en admettant, ce qui semble le plus logique, que les limites de classes suivent la même loi de formation que les valeurs de x, on trouve pour ces étendues de classes C:

$$C = (1 + r)^{m + 0,5} - (1 + r)^{m - 0,5} = r \,.\, (1 + r)^{-0,5} \,.\, (1 + r)^m$$

La division effectuée et m remplacé par sa valeur, il vient

$$y = \frac{z}{C} = \frac{(2 + r)^{n-1} \,.\, (1 + r)^{0,5}}{r} \cdot \frac{1}{[(1 + r)\ (2 + r)]^{\frac{\log x}{\log (1 + r)}}} \cdots\cdots$$

Posons

$$a = \frac{(2+r)^{n-1} \cdot (1+r)^{0,5}}{r} \quad [1]$$

et prenons le logarithme de y

$$\log y = \log a - \frac{\log [(1+r) \cdot (2+r)]}{\log (1+r)} \log x$$

Posons

$$b = \frac{\log [(1+r) \cdot (2+r)]}{\log (1+r)}$$

il vient

$$\log y = \log a - b \cdot \log x$$

ou

$$y = \frac{a}{x^b}$$

Nous voyons que la distribution du nombre y des genres par rapport au nombre x de leurs espèces est bien représentée par une hyperbole du type généralisé comme l'a constaté Willis. En portant dans un graphique, en ordonnées, la valeur de log y, et en abcisses celles de log x, on obtiendra une ligne droite dont b est le coefficient angulaire, soit la tangente de l'angle qu'elle fait avec la direction négative de l'axe des x.

La valeur de b est indépendante du temps n et par conséquent également indépendante du nombre des genres compris dans la statistique; b est fonction de r qui est le nombre (moyen) d'espèces qui naissent dans le temps où il se forme un genre nouveau. Le tableau suivant donne la valeur de b en fonction de quelques valeurs de r.

[1] Remarquons que cette valeur de a est fonction du temps n que nous ne pouvons pas déterminer. Tandis que b mesure la pente de la droite logarithmique, a est l'ordonnée de l'hyperbole pour $x = 1$; a étant fonction de r comme b, a est donc fonction de b; b suffit donc pour caractériser la courbe. Pour comparer une statistique avec la courbe

$$y = \frac{a}{x^b} \cdot$$

il suffira de poser que le nombre total g des genre compris dans la statistique est égal à l'intégrale définie de l'hyperbole entre $x = 0,5$ et $x = \infty$.

Comme il est d'usage dans les statistiques, nous ferons $g = 1$, y représentera alors la fréquence des genres rapportée à un.

On a

$$-\frac{a \cdot 0,5^{1-b}}{1-b} = 1$$

d'où l'on tire

$$a = 2\,(b-1) \cdot 0,5^b$$

$r =$	$b = tg\,\alpha$	$\alpha =$
0	∞	90°
0,1	8,784	83° 30'
0,5	3,260	72° 57'
1,0	2,585	68° 51'
2,0	2,262	66° 9'
4,0	2,113	64° 41'
10,0	2,036	63° 51'
100,0	2,002	63° 27'
∞	2,000	63° 26'

On voit que b ne peut pas être plus petit que 2 et l'angle de la droite avec l'axe des log. x sera toujours plus grand que 63° 26'.

Nous sommes ici en contradiction manifeste avec les conclusions de Willis que l'excédent de la pente de la droite par rapport à l'unité devrait mesurer le rapport de la vitesse d'accroissement des genres à la vitesse d'accroissement des espèces et que, « par suite, la pente devrait toujours être comprise entre les limites 1 et 2, car une pente inférieure à l'unité n'aurait pas de signification, et une pente supérieure à 2 impliquerait que les variations génériques seraient plus fréquentes que les variations spécifiques. » Nous sommes pourtant partis exactement de la même hypothèse que Willis.

Il faut également constater que nous sommes aussi en contradiction avec le résultat des statistiques de Willis et des nôtres: pour les Phanérogames, b est compris entre 1,38 et 1,64; vu les différences d'appréciation de l'étendue des genres par les différents auteurs, la valeur exacte de b est difficile à apprécier exactement, mais on peut dire que b est voisin de 1,5 quand les statistiques s'appliquent au monde entier.

Quelle est la cause de cette divergence entre la théorie et les résultats statistiques? L'hypothèse de Willis qui nous a servi de point de départ est-elle fausse? Doit-on faire intervenir d'autres facteurs dans la théorie?

La théorie telle que nous venons de la développer implique trois conditions qui ne sont sûrement pas réalisées dans la nature:

1° que tous les genres et espèces formés sont conservés.

2° que quel que soit l'âge d'un genre, il forme des genres et des espèces dans les mêmes proportions numériques.

3° que le taux relatif r est le même pour tous les genres et en tout temps, c'est-à-dire que r ne varie pas.

Relativement au premier point, on sait que des flores entières ont été détruites par exemple par des cataclysmes ou par l'invasion des glaciers, que beaucoup d'espèces fossiles et même des classes entières ont disparu. Si nous supposons qu'une partie des espèces soient détruites, sans qu'il intervienne de sélection et sans que l'âge des genres ait une influence, quelle sera l'allure de la distribution des genres selon le nombre de leurs espèces?

Un simple raisonnement grossièrement quantitatif va nous le montrer. Supposons que la moitié des espèces existant dans le monde soient détruites, sans sélection, c'est-à-dire absolument au hasard. Les genres à une espèce qui existaient avant la destruction seront réduits en nombre de moitié; mais les genres à deux espèces deviendront des genres à une espèce; ceux à trois espèces donneront aussi en partie des genres à une espèce et en partie des genres à deux espèces; les genres à quatre espèces deviendront des genres à deux espèces, et ainsi de suite. Comme nous devrons doubler la somme obtenue pour qu'elle soit rapportée au même nombre total de genres qu'auparavant (pour que les courbes soient comparables), nous voyons que le nombre relatif des genres à une espèce par rapport au nombre total des genres aura augmenté; il en sera de même, dans une proportion plus faible pour les genres à peu d'espèces; le nombre relatif des genres à grand nombre d'espèces diminuera par contre; nous aurons donc accumulation des genres vers les basses valeurs de x; la droite logarithmique aura donc une inclinaison plus forte, son coefficient angulaire, b, sera donc plus grand en valeur absolue.

Prenons comme exemple la distribution des genres selon le nombre de leurs espèces d'après le *Sylloge* de DALLA TORRE et HARMS, en nous limitant aux premiers termes; les valeurs de y sont exprimées en fréquence, c'est-à-dire rapportées à un nombre total de genres égal à un.

Nombre des genres	7617	3898	1904
$x = 1$	$y = 0{,}35671$	$y = 0{,}56464$	$y = 0{,}83996$
2	0,13149	0,17570	0,20032
3	0,07644	0,09962	0,10726
4	0,05550	0,05484	0,06438
5	0,04376	0,04586	

Puisqu'il y a eu certainement destruction d'espèces (et de genres) dans le cours des âges, nous devons nous attendre à trouver un coefficient encore plus grand que celui auquel nous sommes arrivés en développant la théorie de Willis. Nous avons vu que la valeur minimum de b d'après ce développement était 2; puisqu'il y a eu destruction d'espèces, b doit être encore à plus forte raison plus grand que 2; or nous avons vu que les statistiques donnent toujours une valeur de b plus petite que 2 et voisine de 1,5.

En tenant compte du fait certain de la destruction d'espèces en cours d'évolution, nous n'arrivons donc pas à résoudre la question et nous devrons voir si en tenant compte des autres facteurs, nous arriverons à une théorie satisfaisante; mais auparavant, je dois attirer l'attention sur les conséquences que l'élévation de la valeur de b avec l'élimination d'une partie des espèces a pour l'interprétation du *coefficient générique* de Paul Jaccard.

Il est évident que plus les genres à peu d'espèces sont nombreux par rapport au nombre total des genres, plus par conséquent b est grand, plus le coefficient générique, nombre de genres représentés pour cent espèces dans une station donnée, est grand également. Comme nous avons montré que b est fonction du nombre des espèces qui restent après une élimination au hasard des autres espèces, nous pourrons dire que le coefficient générique est également une fonction du nombre des espèces; cette fonction est à première vue assez compliquée; on peut donc tirer la conclusion que si le coefficient générique peut servir de mesure de la variabilité des conditions écologiques d'une station, ce n'est que parce qu'il est fonction du nombre des espèces vivant dans cette station; il sera donc beaucoup plus logique de ne pas utiliser le coefficient générique, fonction compliquée du nombre des espèces, mais d'employer simplement le nombre des espèces vivant dans une station pour caractériser la variabilité des conditions écologiques.

Je ne donne toutefois pas ceci comme un verdict absolument définitif· je me réserve de revenir sur ce point après une étude plus approfondie des statistiques des phytogéographes.

Nous devons maintenant examiner si en tenant compte de l'âge des genres, qui d'après la théorie de Willis est fonction du nombre de leurs espèces, il est possible d'expliquer la divergence entre les résultats donnés par les statistiques et ceux que nous donne la théorie dans l'hypothèse de Willis que la formation des nouvelles espèces et des nouveaux genres se fait suivant la loi des intérêts composés.

Nous formulerons donc l'hypothèse que le nombre des genres formés n'est pas simplement proportionnel au nombre des espèces existant à un moment donné, mais qu'il est également fonction du nombre des espèces dans les genres, c'est-à-dire de leur âge; nous supposerons que les espèces des genres jeunes (à peu d'espèces) donnent plus souvent naissance à de nouveaux genres que les vieux genres (à beaucoup d'espèces). Le nombre des genres nouvellement formés pendant la période nécessaire pour que chaque espèce donne naissance à r espèces nouvelles ne serait plus égal à

$$S = (2+r)^{n-1} + (2+r)^{n-2} + (2+r)^{n-3} + (2+r)^{n-4}$$
$$\ldots\ldots + (2+r)^2 + (2+r)^1 + (2+r)^0 + 1$$

comme nous l'avons admis plus haut, mais à la somme de ces termes divisés chacun par une fonction de x (c'est-à-dire du nombre des espèces dans le genre, par conséquent de leur âge). On aura alors

$$S' = \frac{(2+r)^{n-1}}{f(x=1)} + \frac{(2+r)^{n-2}}{f(x=1+r)} + \frac{(2+r)^{n-3}}{f[x=(1+r)^2]} + \ldots\ldots$$
$$\frac{(2+r)}{f[x=(1+r)^{n-1}]} + \frac{(2+r)^0}{f[x=(1+r)^n]} + \frac{1}{f[x=(1+r)^{n+1}]}$$

Comme nous ne connaissons pas la valeur de b, puisque nous n'avons pas pu déterminer la valeur de r, taux relatif de formation des genres par rapport à celui des espèces et que nous ne connaissons pas non plus la proportion des es-

pèces qui ont disparu dans le cours des âges, il n'est pas possible de déterminer la fonction de x.

On peut trouver cependant la relation entre le nombre x des espèces dans les genres selon la distribution théorique (dans l'hypothèse de la formation suivant la règle des intérêts composés) et le nombre u des espèces dans les genres dans le cas de la distribution montrée par les statistiques.

Soit

$$y = \frac{a}{x^b}$$

la distribution théorique, et

$$y = \frac{\alpha}{u^\beta}$$

la distribution statistique; nous pouvons déterminer la relation entre x et u pour la même valeur de y: on a

$$\frac{a}{x^b} = \frac{\alpha}{u^\beta}$$

d'où l'on tire

$$u = \frac{\alpha}{a} \cdot x^{\frac{b}{\beta}};$$

nous avons vu que $b > 2$ et $\beta =$ environ 1,5, d'où il suit que

$$\frac{b}{\beta} > \frac{4}{3}$$

En dessinant un graphique où l'on porterait en ordonnées les nombres théoriques des genres en prenant comme abcisses les valeurs de u, fonction de x, on retrouverait la distribution basée sur les statistiques.

Une variation du taux relatif de formation des nouvelles espèces par rapport aux nouveaux genres, en admettant que les genres jeunes (à peu d'espèces) donnent plus fréquemment naissance à de nouveaux genres que les genres anciens (à beaucoup d'espèces) rendrait donc compte de la différence constatée entre la distribution calculée théoriquement et la distribution observée réellement.

Cependant, cette conclusion ne nous permet pas d'affirmer que le taux relatif r varie vraiment en fonction de l'âge du genre (mesuré par le nombre de ses espèces) ou indépendamment de l'âge tout en restant fonction du nombre des

espèces du genre, car nous allons voir que si r est variable, non seulement avec l'âge, c'est-à-dire dans le temps, mais aussi d'une espèce à l'autre, on peut trouver, dans certaines conditions, que r peut être fonction du nombre x des espèces des genres et cela indépendamment de leur âge.

Discutons ce qui doit se passer si le taux relatif r est différent d'un genre à l'autre. Supposons comme début de la population considérée deux genres à une espèce; dans l'un le taux sera r', dans l'autre r''; $r' > r''$. Au bout du temps n, les deux genres auront respectivement $(1+r')^{n-1}$ et $(1+r'')^{n-1}$ espèces et seront les deux plus grands genres de leur descendance; on voit donc que du côté des grandes valeurs de x, il y aura prédominance des descendants du genre dont le taux est le plus grand; le taux r sera donc inégalement réparti suivant les valeurs de x; r sera fonction de x et croîtra avec x.

Si donc le taux r est variable d'un genre à l'autre, les genres à taux élevé verront le nombre de leurs espèces croître plus rapidement que les genres à taux bas et par conséquent les grands genres seront en général à taux r plus élevé que les petits genres. Cette hypothèse suffit également à expliquer un étalement de la courbe des fréquences du côté des grandes valeurs de x et par conséquent pourquoi la valeur de b donnée par les statistiques est plus faible que celle que la théorie faisait prévoir. Mais il faut remarquer que cela ne sera vrai que si r se conserve héréditairement d'une espèce à ses descendants, espèces et genres.

Si les valeurs de r dans un même genre et dans les temps successifs sont indépendantes l'une de l'autre, il n'y aura plus aucune raison pour un étirement de la courbe de fréquence des espèces dans les genres du côté des grandes valeurs de x; la valeur de b sera dans ce cas plus grande que deux comme dans la courbe théorique avec r constant[1].

[1] Je laisse aux mathématiciens le soin de vérifier cette proposition ; dans ce cas, la courbe des fréquences ne sera plus une hyperbole généralisée, mais une courbe de Kapteyn (voir J.-C. KAPTEYN : Skew frequency curves. Groningen, 1903, p. 16) de la forme.

$$y = \frac{h}{\sqrt{\pi}} \mathrm{F}'(r)\, e^{-h^2[\mathrm{F}(r)-\mathrm{M}]^2}$$

c'est-à-dire une courbe normale de variation où l'on fait $x = \mathrm{F}(r)$.

Cette courbe coïncidera du reste pratiquement avec une hyperbole généralisée dans toute la région utile, c'est-à-dire entre $x = 1$ et $x = \infty$.

Comme il est probable qu'il y a tout au moins une certaine hérédité de la valeur de r, nous pouvons nous attendre à trouver en fait pour b une valeur plus petite que celle que nous avions trouvée en admettant que r était constant.

Nous avons ainsi trouvé deux causes qui permettent de comprendre pourquoi les statistiques s'appliquant au monde entier ou à une région étendue du globe donnent pour b une valeur plus petite que deux; ce sont

1° une variation (augmentation) de r avec l'âge des genres;

2° une variabilité de r avec hérédité au moins partielle d'une génération à l'autre de la valeur de r.

Il est impossible de décider laquelle de ces deux causes est active ou si elles agissent simultanément. Je ne crois pas non plus avoir épuisé toutes les hypothèses possibles.

On pourrait peut-être attribuer à une autre raison la divergence entre le coefficient b trouvé par le calcul et celui donné par les statistiques: si l'on admet la formation de nouvelles espèces par hybridations entre espèces du même genre, le nombre des combinaisons possibles, c'est-à-dire des espèces créées par hybridation, doit augmenter plus rapidement que le nombre des espèces dans les genres; le taux de formation des espèces croîtrait avec le nombre des espèces du genre, serait en d'autres termes fonction de x, et l'on trouverait que les genres à beaucoup d'espèces devraient former plus d'espèces nouvelles que les genres jeunes, c'est-à-dire pauvres en espèces. L'inverse devrait naturellement être formulé pour la formation de nouveaux genres.

Il est probable que cette cause intervient, mais qu'elle n'a pas une grande importance, car, d'une part, il n'y a aucune raison pour ne pas admettre que parmi les combinaisons possibles dues à l'hybridation, il ne se forme pas aussi des genres nouveaux et d'autre part, dans les grands genres, les hybridations ne sont possibles qu'entre certaines espèces, de telle sorte qu'au fond les grands genres ne présentent pas des possibilités beaucoup plus grandes de donner des combinaisons spécifiques nouvelles que les petits genres.

Conclusions. — L'hypothèse de Willis que les espèces donnent naissance à de nouvelles espèces et à de nouveaux genres rend compte de la distribution statistique du nombre des

espèces dans les genres à condition 1° que le nombre r des espèces qui se forment dans le temps où il se forme un genre nouveau soit variable et qu'il y ait hérédité, au moins partielle, de la valeur de r ou 2° que r augmente systématiquement avec l'âge, en ce sens que les espèces des genres jeunes (à peu d'espèces) forment relativement plus facilement de nouveaux genres que les espèces des anciens genres (à beaucoup d'espèces).

Le paramètre b de l'hyperbole représentant la distribution de la fréquence des genres selon le nombre de leurs espèces augmente s'il y a élimination au hasard d'une partie des espèces; la valeur de b sera donc plus grande pour les statistiques embrassant un petit nombre d'espèces, donc pour des statistiques se rapportant à des régions plus petites. La valeur de b est donc fonction du nombre des espèces comprises dans la statistique. Le coefficient générique de Paul Jaccard qui est fonction de b est donc fonction également du nombre des espèces dans la région considérée; cette fonction est compliquée; il sera donc beaucoup plus simple et plus logique de mesurer la diversité des conditions écologiques par le nombre des espèces représentées que par le coefficient générique.

Laboratoire de botanique et de génétique
de l'Université de Lausanne.