

La valeur écologique du coefficient générique de P. Jaccard

Autor(en): **Francey, Pierre**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles**

Band (Jahr): **61 (1940-1941)**

Heft 251

PDF erstellt am: **10.08.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-272977>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

La valeur écologique du coefficient générique de P. Jaccard

PAR

Pierre FRANCEY

(Séance du 24 janvier 1940.)

Sommaire. — Introduction. — Le coefficient générique de P. Jaccard. — Le coefficient générique corrigé par A. Maillefer. — L'adaptation statistique et les conditions écologiques excessives. — Le coefficient générique et les conditions écologiques excessives (exemples). — Application pratique du coefficient générique. — Critique du coefficient générique.

Introduction.

C'est en 1901¹ que P. JACCARD présenta la notion de *coefficient générique* et la relation existant entre celui-ci et la diversité des conditions biologiques ou écologiques d'un territoire.

Par la suite, JACCARD développa ses idées et énonça un certain nombre de lois reliant l'écologie et la floristique, en utilisant la richesse florale, le coefficient de communauté et le coefficient générique, coefficients de son invention.

Les idées et les lois de P. JACCARD, si elles ont provoqué des manifestations d'estime généralement empreinte de scepticisme, n'ont jamais été appliquées par d'autres dans la voie tracée par leur auteur; dans une étude de géographie botanique, GUYOT² s'est efforcé d'utiliser les moyens phytométriques de l'écologie. Si le spectre biologique de RAUNKIAER s'est avéré utile, le coefficient générique, par contre, n'a donné aucun résultat: GUYOT s'est borné à calculer le coefficient générique de chaque groupement végétal, mais il n'en a pu tirer aucune conclusion géobotanique indiscutable.

¹ Etude comparative de la distribution florale dans une portion des Alpes et du Jura, *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 37 (1901), 573.

² Le Valsorey, esquisse de botanique géographique et écologique. Matériaux pour le levé géobotanique de la Suisse, 8 (1920).

En 1928¹ et en 1929², MAILLEFER démontrait que le coefficient générique était avant tout une fonction du nombre des espèces; les lois de P. JACCARD devenaient extrêmement simples, perdaient leur valeur écologique pour se transformer en lois floristiques. Bien qu'arrivant par son étude à des résultats intéressants pour l'écologie et la sociologie végétale, MAILLEFER refusait au coefficient générique, même vu sous son vrai jour, toute valeur comme moyen de mesurer la diversité des conditions écologiques d'une région.

En 1930, POLYA³, sur l'initiative de JACCARD, reprenait le travail de MAILLEFER en employant le calcul des probabilités et confirmait les résultats obtenus par ce dernier grâce à une méthode expérimentale originale.

Dernièrement, JACCARD⁴ publiait une note révélant que, malgré les travaux de MAILLEFER et de POLYA, il n'a pas complètement renoncé à employer le coefficient générique pour mesurer la diversité des conditions écologiques. D'ailleurs, il le considère moins comme un instrument d'analyse phytosociologique que comme l'expression d'un fait biologique décelant l'influence des conditions stationnelles sur la composition florale.

Je suis heureux d'apporter, par le présent travail, une confirmation de l'opinion de P. JACCARD; interprétant le coefficient générique corrigé de l'influence du nombre des espèces par MAILLEFER, je pense que *le coefficient générique corrigé est d'autant plus bas que les conditions écologiques sont excessives ou extrêmes*, rendant par là une valeur écologique au coefficient générique.

Car, si je m'associe aux critiques de MAILLEFER, je n'en garde pas moins toute mon estime aux conceptions et théories phytosociologiques de JACCARD; le coefficient générique, le coefficient de communauté, la diversité écologique, la concurrence vitale, la sélection écologique, élective ou éliminatoire, sont autant de notions qui éviteront à la sociologie végétale de devenir une systématique des associations végétales et qui lui permettront de mettre en lumière, selon le

¹ Les courbes de Willis: Répartition des espèces dans les genres de différente étendue. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 56 (1928), 617.

² Le coefficient générique de P. Jaccard et sa signification. *Mém. Soc. vaud. Sc. nat.* 49 (1929).

³ Eine Wahrscheinlichkeitsaufgabe in der Pflanzensoziologie. *Vierteljahrsschr. der Naturf. Gesell. Zürich*, LXXV (1930), 241.

⁴ Cas particulier concernant le coefficient générique. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 248 (1939), 249.

désir maintes fois exprimé par JACCARD, l'influence biologique de la vie en commun sur les constituants des groupements végétaux.

I. *Le coefficient générique de P. Jaccard.*

Le coefficient générique d'une flore ou d'un groupement de plantes est le quotient du nombre de genres recensé par le nombre d'espèces trouvé, multiplié par cent. C'est donc l'inverse du nombre moyen d'espèces par genre, multiplié par cent.

s = nombre d'espèces

g = nombre de genres

$$\text{coefficient générique} = \frac{100g}{s} \times 100.$$

JACCARD a utilisé le coefficient générique dans un certain nombre de lois de portée écologique. Trois seulement ont été examinées dans ce travail:

1. Le coefficient générique est inversement proportionnel à la diversité des conditions écologiques de la région considérée.

2. Le coefficient générique croît avec l'altitude.

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

II. *Le coefficient générique corrigé par A. Maillefer.*

MAILLEFER, après avoir montré que le coefficient générique était avant tout fonction du nombre des espèces, s'est attaché à la notion de *coefficient générique probable*: Si l'on connaît le nombre de genres et d'espèces représentés sur un certain territoire, on peut connaître aussitôt le nombre de genres correspondant au nombre d'espèces d'une région faisant partie de ce territoire, et de ce fait le coefficient générique, $\frac{g}{s} \times 100$. Par une méthode originale de tirages au sort, il a établi la table et la courbe des coefficients génériques probables pour la flore de la Suisse, travail confirmé par POLYA au moyen du calcul des probabilités.

JACCARD ayant utilisé des *coefficients génériques observés* dans la nature, MAILLEFER, pour en étudier l'éventuelle valeur écologique, a proposé l'emploi d'un coefficient générique corrigé de l'influence du nombre des espèces:

δ = coefficient générique observé — coefficient générique probable.

δ , le coefficient générique corrigé, est positif lorsque le coefficient générique observé est trop grand par rapport à la probabilité, négatif lorsqu'il est trop petit.

S'appuyant sur des exemples, MAILLEFER a montré:

1. Que δ , le coefficient générique corrigé de l'influence du nombre des espèces, ne mesure pas la diversité écologique.

2. Que, contrairement à l'opinion de JACCARD, le coefficient générique ne croît pas avec l'altitude, puisque δ est anormalement bas dans la région alpine.

3. Que les régions à latitude élevée (Spitzberg, Islande) présentent un coefficient générique extrêmement bas, qui infirme la loi de JACCARD relative à la latitude.

MAILLEFER a constaté que les coefficients génériques observés dans la nature sont généralement trop petits, c'est-à-dire que δ est le plus souvent négatif. Il existe par conséquent plus d'espèces par genre que ne l'indiquent les tirages au sort effectués sur la flore de la Suisse; il interprète ce fait par une *liaison écologique* entre les espèces du même genre. Lorsque δ est positif, il y a au contraire moins d'espèces par genre que le calcul des probabilités ne le fait prévoir; des cas d'*incompatibilité écologique* entre espèces du même genre sont également connus et confirment cette interprétation.

En conclusion, MAILLEFER, bien que déniait au coefficient générique de P. Jaccard toute valeur pour mesurer la diversité des conditions écologiques, pense avec JACCARD qu'il est parfaitement possible que le coefficient générique ait une signification écologique, étant donné les valeurs en grande majorité négatives de δ ; mais il est indispensable d'éliminer tout d'abord l'effet dû uniquement au nombre des espèces: « Le coefficient générique, une fois corrigé de l'influence du nombre des espèces, soit la valeur δ , est simplement une mesure du degré d'association entre espèces du même genre. » Par « degré d'association », il faut entendre, avec MAILLEFER, *liaison* ou *incompatibilité écologique*.

III. *L'adaptation statistique et les conditions écologiques excessives.*

Il y a *adaptation statistique* quand on remarque, chez des êtres appartenant à des groupes systématiques différents mais vivant dans un même milieu, des dispositifs d'adaptation caractéristiques d'un certain genre de vie.

Dans des *conditions écologiques excessives*, c'est-à-dire chaque fois qu'un des facteurs stationnels s'approche des limites au delà desquelles la vie devient impossible, le phénomène est extrêmement fréquent:

«Les plantes d'une même station, *surtout quand les conditions de celle-ci sont excessives*, peuvent avoir des caractères communs, voire un air de famille, qu'il est tout naturel de ranger parmi les adaptations statistiques, comme par exemple les plantes « grasses » des régions désertiques qui sont presque identiques (à part les fleurs) bien qu'appartenant à des familles fort éloignées, les plantes à feuilles charnues du bord de la mer, les végétaux nains à fleurs brillantes des hautes montagnes, etc. » (CUÉNOT, *l'Adaptation* (1925), p. 22.)

Or, ces êtres à caractères communs sont des préadaptés; la sélection écologique, d'autant plus sévère que les conditions stationnelles sont excessives, agissant sur tous, a éliminé ceux qui ne possédaient pas les caractères adaptatifs d'un certain genre de vie.

Ces caractères communs sont des caractères spécifiques puisqu'ils appartiennent à des êtres pouvant relever de groupes systématiques très différents; mais ils peuvent être aussi des caractères génériques et plusieurs espèces du même genre les posséderont et seront aptes à vivre dans le milieu correspondant.

Lorsque le caractère d'adaptation aux conditions écologiques excessives se trouve comme caractère spécifique, seule de son genre l'espèce le possédant échappera à la sélection écologique sévère du milieu extrême et sera conservée dans celui-ci.

Lorsque, au contraire, le caractère adaptatif appartient à un genre polyspécifique, les espèces de ce genre possèdent toutes le caractère requis pour vivre dans le milieu extrême; les caractères spécifiques qui les diversifient présenteront une valeur écologique faible, ne jouant aucun rôle adaptatif.

Dans des conditions écologiques moyennes, la sélection écologique est faible, c'est-à-dire qu'elle ne portera que sur des caractères adaptatifs généraux.

Mais dans des conditions écologiques excessives, elle sera sévère et portera sur des caractères adaptatifs spéciaux, beaucoup moins fréquents que les précédents, se rencontrant certes dans des groupes systématiques différents, mais qui seront surtout présents dans un ou deux groupes systématiques particuliers. Ces caractères adaptatifs spéciaux ne seront pas seu-

lement l'apanage d'un genre, mais aussi de la famille de ce genre, ou même d'unités systématiques supérieures. Si donc dans une station à l'écologie extrême, on rencontre des espèces de mêmes genres en quantité plus forte qu'on ne peut le prévoir par le calcul des probabilités, il faut s'attendre également à trouver plusieurs genres de la même famille, etc.

IV. *Le coefficient générique et les conditions écologiques excessives.*

Appliquant le raisonnement précédent au fait que la valeur δ de MAILLEFER est dans la majorité des cas négative, j'énonce la relation fondamentale suivante:

Le coefficient générique est d'autant plus bas (δ négatif) que les conditions écologiques sont excessives, ou s'écartent de la moyenne.

Par là, je suis en opposition avec l'opinion de JACCARD exprimée dans sa dernière publication sur le coefficient générique (1939, p. 250):

« La rudesse du climat ainsi que tel caractère édaphique » exclusif : station froide, terrain très acide, salin ou fortement magnésien, entraînent une uniformisation de la flore, » caractérisée par un nombre restreint d'espèces par genres » (coefficient générique trop haut).

* * *

J'ai relevé dans la littérature les exemples de flores et de groupements végétaux de régions dont l'écologie peut être qualifiée d'excessive et j'en ai calculé le coefficient générique et la valeur δ prise par rapport aux coefficients génériques probables calculés par MAILLEFER pour la flore de la Suisse. Il est évident qu'il serait préférable de calculer δ par rapport aux coefficients génériques probables du pays ou du continent où se trouve la région indiquée, ou même par rapport aux coefficients génériques probables du monde entier. Mais les faibles valeurs de δ , positives ou négatives, que MAILLEFER obtient pour divers pays d'Europe et d'Afrique montrent combien l'erreur commise est petite.

On peut qualifier de conditions écologiques excessives les régions à latitude et altitude élevées, ou entourées de glaces, les rochers, les déserts, les lieux humides, etc.

a) *Latitude élevée.*1. *Islande* 63-67° lat. N.

$$s^1 = 433 \quad g = 175 \quad c. g = 40 \quad \delta = -22$$

2. Côte méridionale de la péninsule Nugsuaq, *Groenland* occidental, 70° lat. N.

$$s^2 = 158 \quad g = 78 \quad c. g = 49,4 \quad \delta = -25,5$$

3. *Spitzberg* 77-80° lat. N.

$$s^1 = 116 \quad g = 54 \quad c. g = 47 \quad \delta = -33$$

$$s^3 = 64 \quad g = 36 \quad c. g = 56,3 \quad \delta = -31,1$$

Bien qu'il soit téméraire de juger d'une loi sur trois exemples, on peut toutefois conclure que la loi de JACCARD reliant le coefficient générique et la latitude n'est pas juste, puisque le coefficient générique corrigé semble décroître avec l'augmentation de la latitude, au fur et à mesure qu'augmente le caractère excessif des conditions écologiques.

D'autres îles possèdent un coefficient générique bas ($\delta = -6$ à -21); la cause doit en être cherchée ailleurs que dans la latitude, puisque celle-ci est faible ou moyenne. Il faut plutôt y voir l'influence d'un climat maritime typique.

b) *Altitude élevée.*

Les flores culminales et les gazons isolés ont été souvent relevés par les botanistes et offrent un matériel de comparaison intéressant, surtout avec les îlots rocheux, parfois d'altitude moins élevée, situés au milieu des glaciers.

1. Florule des sommets de la région de la *Bernina* ⁴:

	s	g	C. gén.	δ
1. 3400 m. Piz Morteratsch	5	5	100	+ 0,6
2. 3240-3268 m. Piz Languard	41	33	80,5	-10,9
3. 3211 m. Munt Pers	9	8	88,9	- 9,5
4. 3192 m. Piz Surlej	6	6	100	+ 0,6

¹ MAILLEFER (d'après JACCARD), 1929.² MORTEN P. PORSILD: List of vascular Plants from the South Coast of the Nugsuaq Peninsula in West Greenland. Copenhagen 1910.³ MATTHEY-DUPRAZ: Notes sur la Flore du Spitzberg. *Bull. Soc. neuch. Sc. nat.* 39 (1912), 49.⁴ E. RÜBEL: Pflanzengeographische Monographie des Berninagebietes, p. 220.

	s	g	C. gén.	δ
5. 3122-3140 m. Surlejgrat	19	17	89,5	— 5,8
6. 3158 m. Piz Chalchagn	4	4	100	+ 0,5
7. 3130-3154 m. Piz Trovat	8	8	100	+ 1,4
8. 3100-3120 m. Gemsfreiheit	18	17	94,4	— 1,6
9. 3108 m. Piz Stretta	4	3	75	—24,5
10. 3010-3130 m. Piz Vadred	17	14	82,4	—13,8
11. 3030-3060 m. Diavolezza Ostgrat	6	5	83,3	—16
12. 3052 m. Piz Minor	11	9	81,8	—15,8
13. 3045 m. Piz dels Lejs	9	7	77,8	—20,6
14. 2995 m. Piz Rosatsch	11	10	90,9	— 6,7
15. 2989 m. Piz Chatscheders	22	19	86,4	— 8,7
16. 2982 m. Las Sours	28	22	78,6	—15,2
17. 2977 m. Diavolezzapass	35	28	80	—12,4
18. 2976 m. Piz Alv	14	10	71,4	—25,5
19. 2962 m. Piz Lagalb	19	16	84,2	—11,6
20. 2920 m. Piz Tschäffer	8	7	87,5	—11,1

Au premier abord, il peut sembler surprenant que les coefficients génériques des sommets les plus élevés soient plus hauts (de 1 à 10, δ moy. = — 6,3) que ceux des régions moins élevées (de 11 à 20, δ moy. = — 14,3) et que δ soit même parfois positif.

Il faut tenir compte du fait que le nombre d'espèces est en moyenne plus petit dans le premier groupe (13,1) que dans le second (16,3); dans ces conditions, et surtout lorsque s est petit (de 4 à 8), il y a de plus grandes chances pour qu'il y ait autant de genres que d'espèces. Le N° 9 montre d'ailleurs combien le coefficient générique est abaissé par le fait que deux espèces sur quatre seulement appartiennent au même genre.

2. Florule des sommets du *Val St-Anton*, dans le Prättigau¹ :

	s	g	C. gén.	δ
2828 m. Grosser Turm der Drusenfluh	4	3	75	—24,5
2750-2800 m. Madrisa	17	17	100	+ 3,8
2650 m. Calanda	61	47	77	—10,9
2550-2574 m. Schollberg.	20	15	75	—20,6
2463 m. Schafberg.	51	40	78,4	—11
2400 m. Silberthäli	10	7	70	—28
2391 m. Gempiflüh.	19	18	94,7	— 1,2
2200-2300 m. Eckberggrat	110	79	71,8	— 9
2000-2200 m. Gipfelkegel des « Kreuz »	99	72	72,7	— 9,5
Gemstobel.	21	14	66,7	—28,7

¹ C. SCHRÖTER : Das St. Antönerthal im Prättigau. Zürich (1895), 270 et suiv.

3. Flore nivale des <i>Alpes rhétiques</i> ¹ , 8-11 000 pieds.	s = 302	g = 131	c. g. = 43,4	δ = — 21,6
4. <i>Torrenthorn</i> ¹ (Alpes valaisannes), 8000-9260 pieds.	s = 31	g = 20	c. g. = 64,5	δ = — 28,7
5. <i>Riffelhorn</i> ¹ (Alpes valaisannes), 8000-9000 pieds.	s = 39	g = 30	c. g. = 76,9	δ = — 15
6. <i>Gornergrat</i> ¹ (Alpes valaisannes), 9-10 000 pieds.	s = 98	g = 57	c. g. = 58,2	δ = — 24,1
7. <i>Gornergrat et Riffel</i> ¹ .	s = 165	g = 95	c. g. = 57,6	δ = — 16,7
8. <i>Faulhorn</i> ¹ (Alpes bernoises), 8-8265 pieds.	s = 138	g = 76	c. g. = 53,6	δ = — 23,7
9. <i>Gaulipass</i> ¹ (Alpes bernoises), 10 080 pieds.	s = 9	g = 8	c. g. = 88,9	δ = — 9,5
10. <i>Grands-Mulets</i> ¹ (Mont-Blanc), 9387 pieds.	s = 22	g = 14	c. g. = 63,6	δ = — 31,5

MAILLEFER, en vérifiant la loi de P. JACCARD reliant le coefficient générique à l'altitude, a trouvé que dans la région alpine, le coefficient générique corrigé est systématiquement trop bas, mais sans pouvoir établir une relation entre l'élévation en altitude et l'abaissement du coefficient générique.

Les exemples que je donne, tout en montrant que les conditions écologiques excessives dues à l'altitude élevée abaissent notablement le coefficient générique, ne permettent pas non plus d'établir une telle relation.

Mais en étudiant la variation du coefficient générique dans le massif de Naye², j'ai constaté que :

1. Lorsqu'on recense les espèces de la flore de Naye en commençant par les zones altitudinales les plus basses (1050 m.) et en ajoutant successivement les zones altitudinales supérieures jusqu'au sommet (2045 m.), les coefficients génériques sont constamment trop bas.

2. Lorsqu'on fait les observations en sens inverse en considérant d'abord le territoire culminant et en lui ajoutant des zones altitudinales de moins en moins élevées, les coefficients génériques sont toujours trop hauts.

¹ O. HEER : Ueber die nivale Flora der Schweiz (1883).

² Contribution à l'étude de la flore de Naye : I. Ecologie (à paraître dans le *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.*).

J'en ai conclu:

1. Que les zones altitudinales supérieures de Naye abaissent le coefficient générique de la flore du massif et que les zones altitudinales inférieures au contraire l'élèvent.

2. Que le coefficient générique diminue au fur et à mesure que l'altitude s'élève.

L'emploi du coefficient générique corrigé selon MAILLEFER conduit donc à une conclusion opposée à celle de JACCARD.

c) *Régions d'altitude élevée et entourées de glaciers.*

La proximité des champs de glace renforce le caractère excessif des conditions écologiques de régions à altitude élevée telles que celles dont des exemples ont été donnés au chapitre précédent.

1. *L'Isla Persa* est un affleurement rocheux au milieu du glacier de Morteratsch, compris entre 2530 et 2720 m.; il a été étudié par RÜBEL¹ et JACCARD².

$$s = 99 \quad g = 66 \quad c. g. = 66,7 \quad \delta = - 26,1$$

JACCARD, pour expliquer ce coefficient générique anormalement bas, montre que le territoire envisagé présente une diversité écologique insoupçonnée.

La signification de ce fait n'est toutefois pas à rechercher dans une diversité des conditions édaphiques, mais dans le voisinage immédiat et permanent du glacier, qui provoque un climat froid constant.

2. *Cabane du Val des Dix*. Ilot rocheux dont la pelouse est entourée de tous côtés par le glacier³.

a) Autour de la cabane (2930 m.); rochers, moraine, pierriers.
 $s = 17 \quad g = 13 \quad c. g. = 76,5 \quad \delta = - 19,7$

b) *Gazons*.

$$s = 16 \quad g = 15 \quad c. g. = 93,8 \quad \delta = - 2,6$$

3. *Cabane St-Vincent*⁴ (Mont-Rose), 9500-9800 pieds.

$$s = 44 \quad g = 31 \quad c. g. = 70,5 \quad \delta = - 20,3$$

4. *Mont-Rose*⁴, 10 900-11 776 pieds.

$$s = 11 \quad g = 11 \quad c. g. = 100 \quad \delta = + 2,4$$

¹ E. RÜBEL: Pflanzengeographische Monographie des Berninagebietes, p. 224.

² P. JACCARD: *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 53 (1920), 74. Une exception apparente à la loi du coefficient générique.

³ E. WILCZEK: La végétation phanérogamique des environs de la cabane du Val des Dix. *Bull. Murith.*, fasc. XLIX (1931-32).

⁴ O. HEER: Ueber die Nivale Flora der Schweiz (1883).

5. *Finsteraarhorn*¹, 3350-4270 m.

s = 8	g = 7	c. g. = 87,5	$\delta = - 11,1$
-------	-------	--------------	-------------------

6. Florule de la *vallée de la Mer de Glace*; V. PAYOT² parle « d'audacieuse colonie de végétaux vasculaires et cellulaires qui croissent au milieu des glaces et des neiges éternelles, aux dernières limites de la végétation », ce qui ne saurait mieux caractériser l'écologie excessive.

a) *Jardin.*

s = 75	g = 53	c. g. = 72,6	$\delta = - 13,1$
s = 81	g = 52	c. g. = 64,2	$\delta = - 20,6$

b) *Leschaux.*

s = 67	g = 52	c. g. = 77,6	$\delta = - 9,3$
--------	--------	--------------	------------------

c) *Couvercle.*

s = 70	g = 47	c. g. = 67,1	$\delta = - 19,3$
--------	--------	--------------	-------------------

d) *Entre-la-Porte.*

s = 16	g = 11	c. g. = 68,7	$\delta = - 27,7$
--------	--------	--------------	-------------------

e) *Tacul.*

s = 5	g = 5	c. g. = 100	$\delta = + 0,6$
-------	-------	-------------	------------------

Au total, d'après V. PAYOT, les îlots rocheux comptent :

s = 160	g = 87	c. g. = 54,4	$\delta = - 20,6$
---------	--------	--------------	-------------------

d. *Régions rocheuses.*

La flore des rochers se trouve dans des conditions écologiques très particulières: non seulement la quantité et l'épaisseur de terre ou d'humus sont extrêmement faibles, nécessitant chez les pétrophytes un système racinaire spécial, mais les différences de température dues à la proximité des parois de rochers qui s'échauffent parfois énormément au soleil (calcaire) ont une répercussion sensible sur les plantes. On peut donc dire que les parois rocheuses offrent des conditions écologiques excessives.

1. *Rochers pauvres en calcaire.* Leur écologie et leur flore ont été étudiées par E. WETTER³, qui a malheureusement négligé de donner dans ses listes les espèces appartenant à la flore des prairies et des éboulis, pour ne donner que les pétrophytes. Pour diminuer l'importance de ce fait, nous n'avons pris les coefficients génériques que des relevés d'au moins

¹ O. HEER: Ueber die nivale Flora der Schweiz (1883).

² VENANCE PAYOT: Note sur la végétation de la région des neiges ou Florule de la vallée de la Mer de glace. Lyon 1868.

³ E. WETTER: Oekologie der Felsflora kalkarmen Gesteine. St-Gall (1918).

30 espèces. Les coefficients génériques sont probablement un peu trop bas, mais l'importance de la différence entre ces coefficients génériques et les coefficients génériques probables de la flore de la Suisse, c'est-à-dire δ , est à mettre avant tout sur le compte de l'écologie excessive.

Massifs de l'Aar et du Gothard.

s	g	C. gén.	δ	s	g	C. gén.	δ
32	31	96,9	+3,9	43	36	83,7	-7,3
30	28	93,3	-0,1	32	27	84,4	-8,6
49	43	87,8	-2,0	32	27	84,4	-8,6
37	33	89,2	-2,9	32	27	84,4	-8,6
30	27	90	-3,4	32	27	84,4	-8,6
36	32	88,9	-3,4	39	32	82,1	-9,6
35	31	86,6	-3,8	40	32	80	-11,6
33	29	87,9	-4,3	32	26	81,3	-11,7
36	31	86,1	-6,2	35	28	80	-12,4
36	31	86,1	-6,2	41	32	78	-13,4
30	26	86,7	-6,7	55	41	74,5	-14,2
35	30	85,7	-6,7	52	39	75	-14,3
35	30	85,7	-6,7	41	31	75,6	-15,8
39	33	84,6	-7,1	33	25	75,8	-16,4

2. Flore des sommets des environs de Bergün¹.

$$s = 139 \quad g = 90 \quad c. g. = 64,7 \quad \delta = -12,5$$

3. Massif de la Bernina².

a) Schafberg, 1920-2100 m.

$$s = 75 \quad g = 60 \quad c. g. = 80 \quad \delta = -5,7$$

b) Acla Colani, 1930-2070 m.

$$s = 48 \quad g = 35 \quad c. g. = 72,9 \quad \delta = -17,1$$

c) Crasta da Staz, 2000-2020 m.

$$s = 61 \quad g = 51 \quad c. g. = 83,6 \quad \delta = -3,5$$

e) Lieux humides.

Les plantes dont le milieu naturel est l'eau, qui y flottent, soutenues par elle, sont naturellement adaptées à cette écologie spéciale; on rencontre dans les lieux humides, au bord des lacs, dans les étangs et les ruisseaux, plusieurs espèces du même genre, ces genres étant le plus souvent complètement aquatiques.

Le fait que l'eau stagnante est le plus souvent acide aug-

¹ A. GRISCH: Beiträge zur Kenntniss der Pflanzengeographischen Verhältnisse der Bergünnerstöcke. Zurich (1907), 65.

² E. RÜBEL: Pflanzengeographische Monographie des Berninagebietes.

mente encore le caractère excessif de certains lieux humides, des tourbières particulièrement.

1. *Lacs de Suède*¹.

Malmagen-See	s = 12	g = 8	c.g. = 66,7	δ = - 30,7
Abiskojaure-See	s = 9	g = 7	c.g. = 77,8	δ = - 20,6
Borgholm	s = 7	g = 6	c.g. = 85,7	δ = - 13,3
Fossé	s = 10	g = 8	c.g. = 80	δ = - 18
Mälarsee	s = 33	g = 24	c.g. = 72,7	δ = - 20,1
Nässjön	s = 22	g = 17	c.g. = 77,3	δ = - 17,9

2. *Massif de la Bernina*².

Stazersee	s = 33	g = 25	c.g. = 75,8	δ = - 17
Oberhald d. Stazersees	s = 40	g = 32	c.g. = 80	δ = - 11,6
Lago Bianco	s = 21	g = 14	c.g. = 66,67	δ = - 28,7
Stazersee	s = 29	g = 17	c.g. = 58,6	δ = - 25
Plaun da Staz	s = 50	g = 34	c.g. = 68	δ = - 21,6

3. *Landes de l'Allemagne du Nord*³.

Grunewald	s = 59	g = 35	c.g. = 59,6	δ = - 28,6
Areneburg	s = 21	g = 17	c.g. = 81	δ = - 14,4
Wolterdingen	s = 16	g = 12	c.g. = 75	δ = - 21,4
Polchau-Bresin	s = 27	g = 17	c.g. = 63	δ = - 31

4. *Etangs de Blankaert et d'Overmeire*⁴.

Fossés, canaux des polders marins	s=71	g=50	c.g.=70,4	δ=-15,9
Fossés, canaux des polders fluviaux	s=64	g=51	c.g.=79,7	δ=-7,7
Grand étang de Blankaert	s=56	g=44	c.g.=78,6	δ=-10
Grand étang d'Overmeire	s=85	g=63	c.g.=74,1	δ=-10,1

f) *Régions désertiques.*

La sécheresse extrême du climat donne naturellement à une région une écologie excessive.

Il n'est pas très logique de comparer les coefficients génériques trouvés dans des régions exotiques avec les coefficients génériques probables de la flore de la Suisse. Ceux-ci toutefois étant les seuls connus, il est nécessaire de recourir à eux. D'ailleurs, d'après les exemples de coefficients génériques donnés par MAILLEFER⁵, l'erreur ainsi commise doit être faible, ce qui permet aux deux cas cités ci-dessous de conserver leur valeur démonstrative.

¹ G. SAMUELSSON : Die Verbreitung der höheren Wasserpflanzen in Nord-europa. *Acta Phytogeogr. Suecica*. Uppsala 1934.

² E. RÜREL : *l. c.*

³ P. GRAEBNER : Die Heide Norddeutschlands. Engler u. Drude. Die Vegetation der Erde. Leipzig 1901.

⁴ P. JACCARD : *Rev. gén. de bot.*, t. XXVI (1914), 59 et 60.

⁵ A. MAILLEFER : Le coeffic. générique de P. Jaccard et sa signification, p. 134.

1. *Steppes et déserts des environs de Samarcande.*

JACCARD¹ a herborisé en automne sur les pentes brûlées du Mont Agalyk.

$$s = 22 \quad g = 19 \quad c. g. = 86,4 \quad \delta = - 8,7$$

Dans l'oasis de Tchardjouï, dans la même région de Samarcande au climat désertique, mais où l'humidité du sol en supprime le caractère écologique excessif, JACCARD note 14 espèces et 14 genres; le coefficient générique de 100 donne un δ positif.

2. *Meseta patagonique*².

Moyenne des pluies par an: 30 mm. Mais il y a des années avec seulement 12 mm. Marais salants. Flore des pays secs.

$$s = 486 \quad g = 256 \quad c. g. = 52,67 \quad \delta = - 5,2$$

g) *Plusieurs conditions excessives réunies.*

Lorsque plusieurs facteurs vitaux s'approchent de la limite au delà de laquelle la vie devient impossible et qu'ils se trouvent réunis dans le même territoire, la sélection écologique devient extrêmement sévère. Le coefficient générique est anormalement bas, dans des proportions qui sont celles des régions arctiques.

1. *Hautes Cordillères de Mendoza.*

Sécheresse quasi-désertique de l'air.

Sources extrêmement nombreuses: plantes hydrophiles.

Taches marécageuses.

Altitude élevée (3000-4200 m.): flore culminale. Voici d'ailleurs comment l'auteur³ décrit cette écologie extrême:

« Le climat des Hautes Cordillères de Mendoza est extrêmement » défavorable à la végétation par la grande sécheresse de l'air, » l'extraordinaire rareté des pluies, les gelées nocturnes, fréquentes » pendant tout l'été, gelées légères, mais plus importantes que les » froids extrêmes de l'hiver, et par les vents constants et violents » dès qu'on quitte le fond des vallées. La sécheresse étant en partie » corrigée par l'abondance des eaux souterraines, le caractère xéro- » phile ne sera, de loin, aussi marqué que dans la Précordillère, » et c'est la résistance au froid et la nécessité de la défense contre

¹ P. JACCARD: *Plantae Turkestanicae. Bull. Soc. vaud. Sc. nat.*, vol. 37 (1901), 463.

² L. HAUMANN-MERCK: *Etude phytogéographique de la région du Rio Negro inférieur, Buenos-Aires 1913.*

³ L. HAUMANN: *La végétation des Hautes Cordillères de Mendoza. Annales de la Sociedad científica argentina, LXXXVI (1919).*

» le vent qui agiront le plus intensément, soit par élimination, soit
 » par transformation des types, sur la composition de la flore. »

$$s = 412 \quad g = 162 \quad c. g. = 39,3 \quad \delta = - 20,3$$

* * *

Ces exemples de coefficients génériques trop bas ont été choisis dans la littérature géobotanique, comme les plus démonstratifs de l'idée que le coefficient générique est abaissé par des conditions écologiques excessives.

On peut également trouver des cas de coefficients génériques systématiquement trop hauts (δ positif), particulièrement dans les forêts.

Toutefois, pour démontrer la valeur pratique du coefficient générique comme indicateur des conditions écologiques excessives sans qu'on puisse supposer un choix arbitraire des exemples, je l'ai introduit¹ dans l'étude de la flore du massif de Naye, dont le relevé des espèces et des groupements végétaux a été fait d'une façon complète et objective, sans intention philosophique, par D. DUTOIT².

V. Application pratique du coefficient générique.

« La géographie botanique est la science qui étudie la végétation comme résultante du climat (sens large). »

Cette définition de RAUNKIAER montre que la géographie botanique cherche à résoudre la liaison milieu-végétation. Or les travaux de géobotanique sont généralement conçus sur le plan suivant:

1. Aperçu géographique, topographique, géologique, climatologique, etc., de la région étudiée. Ces données proviennent le plus souvent de la compilation de travaux spéciaux.

2. Etude de la flore, des associations végétales, de la répartition des espèces, des relations floristiques entre les versants, de celles de la région étudiée avec les régions voisines, etc.

Mais rares sont les études botaniques qui se font à la lumière des données écologiques préalablement énoncées. En effet, il est quasi-impossible d'interpréter la végétation en fonction du milieu, car l'écologie de chaque espèce n'est ni assez connue, ni assez restreinte pour que les espèces puissent être de sûrs « indicateurs écologiques ».

¹ Cf. p. 25.

² D. DUTOIT : Contribution à l'étude de la végétation du massif de Naye sur Montreux. *Mém. Soc. vaud. Sc. nat.* 30 (1934), 365.

Au contraire, le coefficient générique permet de relier l'écologie, prise globalement, au tapis végétal. Il permet surtout de qualifier l'écologie, c'est-à-dire de donner une définition biologique des conditions dans lesquelles se trouve la végétation. L'analyse complémentaire des différents facteurs écologiques permettra de donner une idée *approximative* de leur rôle dans l'écologie globale.

Certains trouveront sans doute rétrograde l'idée de donner le pas à l'écologie globale sur les facteurs écologiques particuliers.

Je citerai toutefois le cas de *Nardus stricta*, graminée réputée nitrophobe; or DE COULON¹ en a obtenu les cultures les plus luxuriantes dans un milieu riche en nitrate de potassium, mais en corrélation avec un certain pH. En ce qui concerne la possibilité de déceler l'action particulière des facteurs écologiques, je ne puis que souscrire à l'opinion de LENOBLE², à propos des associations végétales :

« Ces groupements, tout en ayant, dans les stations aux
 » caractères écologiques semblables, une physionomie caracté-
 » ristique due surtout à l'adaptation de la plante au milieu
 » où elle vit, n'ont pas une composition floristique constante,
 » car les facteurs climatiques, édaphiques, biotiques et histo-
 » riques, ainsi que les réactions de ces divers facteurs sur les
 » multiples espèces existantes, donnent lieu à des combinaisons
 » si nombreuses qu'il n'en est pas deux probablement qui soient
 » identiques, de telle sorte que la composition floristique d'un
 » individu d'association est imprévisible, parce qu'elle est en
 » grande partie l'œuvre du hasard. »

Mais on peut prévoir des cas où le coefficient générique permettra de déterminer l'action d'un ou de deux facteurs indépendamment des autres :

1. Supposons qu'à l'embouchure d'un fleuve dans la mer, un phénomène de marée provoque le mélange des eaux douce et salée en diverses proportions; supposons également que les rives du fleuve soient colonisées par la végétation. En se rapprochant du littoral, l'influence de la mer grandit et, avec elle, la salinité de l'eau; le coefficient générique se fait alors de plus en plus petit, exprimant ainsi le caractère excessif dû à la teneur en sel.

2. En allant du Sahara à la Côte de Guinée, on touche

¹ J. DE COULON: *Nardus stricta*, *Mém. Soc. vaud. Sc. nat.* 6 (1923).

² F. LENOBLE: *Bull. Soc. bot. France* 73 (1926).

successivement au désert, à la steppe, à la savane et à la forêt tropicale, zones végétales déterminées avant tout par les précipitations. Le coefficient générique doit augmenter du désert à la forêt tropicale, le caractère excessif de l'écologie allant en diminuant. « ... dans les forêts vierges des régions tropicales humides, où sur un espace relativement restreint, croissent un nombre considérable d'espèces appartenant presque toutes à des genres différents » (JACCARD 1939).

3. Dans une chaîne de montagnes présentant deux versants principaux nettement orientés au sud et au nord, il sera intéressant de comparer l'échelonnement altitudinal des coefficients génériques sur chaque versant, la même valeur de δ s'observant plus bas sur le versant nord que sur le versant sud, le premier présentant un caractère écologique plus excessif que le second, surtout dans les zones altitudinales supérieures.

VI. Critique du coefficient générique.

L'instrument phytométrique qu'est le coefficient générique, est discutable et critiquable sur plusieurs points:

1. Dans le recensement des espèces, on ne tient pas compte des hybrides et des variétés si l'espèce est présente.

Cette façon de faire repose sur la supposition que l'espèce est représentative d'une écologie à laquelle se rattachent ses variétés et ses hybrides. Il est certes difficile de savoir exactement ce que vaut une variété par rapport à l'espèce, surtout de savoir si elle n'a pas elle aussi la valeur d'une espèce distincte au point de vue écologique; ce problème est celui du systématicien spécialiste, qui, malheureusement, borne le plus souvent son investigation à la morphologie des plantes qui lui sont soumises.

En introduisant les adaptations statistiques dans la question du coefficient générique (p. 21), j'ai supposé des caractères écologiques communs aux espèces d'un même genre, parfois toutes présentes dans des conditions écologiques excessives, alors que ces caractères écologiques ont la valeur de caractères spécifiques différentiels dans d'autres genres représentés dans ces mêmes conditions écologiques excessives par la seule espèce les possédant. Ce manque de parallélisme entre la hiérarchie des caractères écologiques et la hiérarchie de la systématique ne peut que justifier la mesure d'éliminer variétés et hybrides lorsque l'espèce est présente, car la façon personnelle de travailler du systématicien, réunisseur ou pul-

vérificateur d'espèces, se manifestera beaucoup plus facilement à l'intérieur d'une espèce que dans les unités systématiques supérieures.

2. Le coefficient générique n'utilise que les phanérogames et les cryptogames vasculaires, laissant de côté les cryptogames cellulaires.

Il y a une trop grande différence de formes biologiques entre ces deux mondes, ce qui se traduit par des proportions différentes de genres vis-à-vis des espèces. Selon les conditions écologiques, l'apport plus grand en espèces d'une des divisions du monde végétal fausserait la valeur comparative du coefficient générique. Il serait d'ailleurs pratiquement impossible d'essayer d'appliquer le coefficient générique, car on ne trouve jamais de travaux de géographie botanique sur des régions où le recensement complet des espèces, des Algues aux Angiospermes, ait été fait.

3. La valeur réelle du coefficient générique dépend du soin qui a été mis dans le recensement de la flore de la région étudiée.

La Suisse compte 207 espèces qualifiées de rares; 30 de ces espèces sont les seuls représentants de leur genre en Suisse. Cette notion de rareté n'est sans doute pas employée d'une façon égale dans la flore de la Suisse de SCHINZ et KELLER, mais elle est malgré tout une indication. Si nous faisons abstraction des espèces rares en prenant le coefficient générique de la Suisse, comme si elles avaient échappé à l'herborisation, nous trouvons un chiffre de 28,1, de 0,6 inférieur au coefficient générique probable pour le même nombre d'espèces. On peut donc dire que l'oubli des espèces rares est une légère cause d'erreur.

La Suisse, d'ailleurs, a sans doute été beaucoup mieux explorée au point de vue botanique que la plupart des autres pays et sa flore, entièrement révisée par les mêmes auteurs, présente une homogénéité relativement grande.

Pour un continent, comme l'Amérique du Sud par exemple, on ne peut connaître la flore qu'en réunissant les travaux d'un assez grand nombre d'auteurs; ceux-ci ont plus ou moins approfondi leur sujet et leurs conceptions des unités systématiques varient de l'un à l'autre; la monographie du genre *Cestrum*, que j'ai pu exécuter en rassemblant la presque totalité des exemplaires récoltés en Amérique du Sud, a augmenté ce genre d'une centaine d'espèces. Un tel travail appliqué au genre *Solanum*, permettrait d'ajouter à la

flore de l'Amérique du Sud un nombre encore plus grand d'espèces nouvelles. Et comme le nombre de genres ne varierait pas, le coefficient de l'Amérique du Sud s'en trouverait sensiblement abaissé, mais plus exact qu'auparavant. Il n'est donc pas indiqué d'appliquer le coefficient générique à une région ou un pays dont la flore n'est ni suffisamment connue, ni révisée par un botaniste d'expérience ayant exploré lui-même le pays, car il est alors nécessaire de connaître l'ensemble de la flore et d'appliquer aux différentes familles la même méthode de classification.

4. Les coefficients génériques probables de la Suisse sont établis sur l'ensemble des espèces trouvées en Suisse. Or, lorsqu'on prend le coefficient générique d'une région suisse, comme par exemple le massif des Rochers de Naye, et qu'on le trouve trop bas, c'est qu'on l'a comparé au coefficient générique probable de la flore de la Suisse pour le même nombre d'espèces. Cette comparaison n'est-elle pas incorrecte puisqu'elle suppose que toutes les espèces de la Suisse ont la possibilité de s'établir aux Rochers de Naye, et comme je conclus, du coefficient générique bas des Rochers de Naye, au caractère excessif de l'écologie de ce massif, n'est-il pas téméraire de mettre sur le compte d'une sélection écologique éliminatoire sévère l'absence à Naye des quatre cinquièmes des espèces suisses? Le hasard de la dissémination et des obstacles naturels ne sont-ils pas plutôt les causes de cette absence?

Cette objection au coefficient générique me permet de préciser l'emploi de celui-ci. Je remarque tout d'abord qu'en raisonnant ainsi, on ne pourrait se borner à considérer les espèces suisses, mais qu'il faudrait également tenir compte des espèces des régions voisines, de France et d'Italie, qui pourraient tout aussi bien se trouver aux Rochers de Naye que des espèces des Alpes rhétiques ou du Tessin.

Il serait à ce moment-là plus logique de prendre le coefficient générique de Naye, non pas par rapport à la flore de la Suisse, territoire manquant d'homogénéité au point de vue écologique, mais par rapport à la flore des Alpes, qui forment un système écologique à première vue plus comparable. À première vue, car la chaîne des Alpes, par son étendue et son amplitude altitudinale, manque tout autant d'homogénéité écologique que la Suisse. De restriction en restriction, on en viendrait à trouver que le territoire de Naye n'est comparable qu'à lui-même et même que toute compa-

raison entre les diverses zones altitudinales est impossible.

D'ailleurs, le coefficient générique est basé sur la proportion des espèces par genre; il ne tient aucunement compte de la personnalité des espèces et des genres, mais uniquement des nombres.

Comme il faut un terme de comparaison, il est naturel d'employer la flore du pays de la région étudiée.

Pour conclure sur la valeur pratique du coefficient générique, je citerai l'opinion de MAILLEFER à ce sujet :

« Quand 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 coefficients génériques trop faibles ou trop forts pour une série de formations végétales de même nature qu'on devra rechercher la cause de ces différences. »
