

# Signification du coefficient générique : mesure de la liaison entre espèces du même genre

Objekttyp: **Chapter**

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

Band (Jahr): **3 (1929-1930)**

Heft 4

PDF erstellt am: **22.07.2024**

## **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.

« ... 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*<sup>1</sup> 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 flore soit sensiblement plus bas que celui des pannes sèches ou des pannes humides<sup>2</sup>.

**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

<sup>1</sup> C'est moi qui souligne.

<sup>2</sup> 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  $\delta$  on a :

Fossés et canaux des polders marins :

$$71 \text{ esp., } 50 \text{ genres, C. g.} = 70, \delta = -16 \pm 3,7.$$

Fossés et canaux des polders fluviaux :

$$64 \text{ esp., } 51 \text{ genres, C. g.} = 80, \delta = -7 \pm 4,2.$$

Grand étang de Blankaert (80 Ha.) :

$$56 \text{ esp., } 44 \text{ genres, C. g.} = 79, \delta = -10 \pm 4,3.$$

Grand étang d'Overmeire (80 Ha.) :

$$85 \text{ esp., } 63 \text{ genres, C. g.} = 74, \delta = -10 \pm 3,2.$$

On voit que la seule différence significative se manifeste entre les deux premières valeurs de  $\delta$ ; 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  $\delta$  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  $\delta$  est positif, cela veut dire qu'il y a moins d'espèces par genre qu'on l'aurait pu prévoir; inversement, un coefficient générique trop petit ( $\delta$  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  $\delta$ , 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  $\delta$  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<sup>1</sup>: « 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 pflanzlichen 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. »

<sup>1</sup> 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<sup>1</sup>:

« 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 ou 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 à 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 prochainement 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  $\delta$  est en moyenne négatif, ce qui indique que les espèces du même genre sont en moyenne

<sup>1</sup> *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*<sup>1</sup>, 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

<sup>1</sup> *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 pourrions 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  $\delta$ ; 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  $\delta$  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 begünstigten *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<sup>1</sup> relatives au *Seslerietum-Semperviretum* du Tanzboden.

Dans sa table 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-

<sup>1</sup> WERNER LÜDI. — Der Assoziationsbegriff in der Pflanzensoziologie. *Bibliotheca botanica*, Heft 96, Stuttgart 1928.