Zeitschrift: Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz = Matériaux pour la flore cryptogamique suisse = Contributi per lo studio della flora crittogama svizzera

Herausgeber: Schweizerische Naturforschende Gesellschaft

Band: 6 (1924)

Heft: 2

Artikel: Bryogéographie de la Suisse

Autor: Amann, J.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-821079

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: 19.11.2025

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

MATÉRIAUX
POUR LA
FLORE CRYPTOGAMIQUE
SUISSE

PUBLIÉS SUR L'INITIATIVE DE LA SOCIÉTÉ BOTANIQUE SUISSE
PAR UNE COMMISSION DE LA SOCIÉTÉ HELVÉTIQUE DES SCIENCES NATURELLES
AUX FRAIS DE LA CONFÉDÉRATION

VOLUME VI, FASCICULE 2

BRYOGÉOGRAPHIE
DE LA SUISSE

PAR

J. AMANN

ZURICH
FRETZ FRÈRES S. A., LIBRAIRE-ÉDITEUR
1928

BRYOGÉOGRAPHIE

DE LA SUISSE

PAR

J. AMANN

AVEC 13 FIGURES, 32 PLANCHES
ET UNE CARTE HORS-TEXTE

ZURICH
FRETZ FRÈRES S. A., LIBRAIRE-ÉDITEUR
1928

A ma femme et à mes enfants,

qui ont supporté les sacrifices nécessités

par cette étude des Mousses de la Suisse,

je dédie ce livre

L'AUTEUR

Sommaire

	Page
Préface	IX—X
Introduction	1—7
Bryogéographie écologique	8—299
Autoécologie des mousses suisses	8—203
Répartition verticale des espèces	153—203
Synécologie des mousses suisses	204—299
Bryogéographie floristique et génétique	300—428
Eléments géographiques	300—321
Eléments génétiques	322 – 361
Répartition régionale en Suisse	362—428
Index bibliographique	439—446
Table synoptique des matières	447—450
Table des figures, des cartes et des planches	451—453

Préface

«. . . Es wäre ein Irrtum, wenn man die Beziehungen zwischen der Seele des Menschen und die Erscheinungsformen von Geschöpfen als gleichgültig oder ungeeignet für eine wissenschaftliche Betrachtung beiseitelegen wollte.

Ästhetische Antriebe spielen in der Erforschung der Natur eine weit grössere Rolle, als man gewöhnlich eingesteht. Die erste Anregung, der erste Zug zu einer Gruppe von Wesen als Gegenstand der Erforschung ist fast immer ein ästhetischer Eindruck, und die ästhetische Freude am Gegenstand ist der beste Sporn und die sicherste Garantie einer erfolgreichen Arbeit.»

H. CHRIST: «Geographie der Farne», p. 130.

Faisant suite aux deux volumes de la Flore des Mousses de la Suisse, écrite en collaboration avec mes amis C. MEYLAN, à Ste-Croix, et P. CULMANN, à Paris, et éditée par l'éminent et regretté botaniste WILLIAM BARBEY, cette Bryogéographie représente le résultat d'études et de recherches poursuivies pendant près d'un demi-siècle dans à peu près toutes les parties et à toutes les altitudes du territoire de notre pays.

Je me fais un devoir de reconnaître ici que les facilités qu'accorde à ses membres la grande association nationale du Club Alpin Suisse m'ont été d'un précieux secours pour l'exploration bryologique de nos Alpes.

C'est à mon maître et ami, le professeur C. SCHRÖTER de Zurich, que je dois d'avoir dressé le plan et établi le programme de cet ouvrage; je me suis efforcé de m'y conformer.

Oeuvre d'un autodidacte, réduit, sa vie durant, aux seuls et très modestes «moyens du bord», cet ouvrage a, peut-être, les qualités de cette catégorie de travaux scientifiques: il en a certainement les défauts. Le principal de ceux-ci est, sans doute, qu'il est fort incomplet. Point n'est besoin de le lire pour s'en apercevoir: il suffit, pour cela, de le soupeser!

J'ose espérer néanmoins qu'il répondra à la définition qu'a donnée D'ALEMBERT: «un ouvrage est bon lorsqu'il renferme plus de bonnes choses que de mauvaises . . .»

Jusqu'ici, les ouvrages de bryologie ont, à peu d'exceptions près, traité cette branche de la botanique exclusivement du point de vue systématique et floristique. Les bryologues ont, pendant longtemps, étudié les mousses comme certains bibliophiles étudient les livres:

en examinant soigneusement, pour les classer, leurs caractères extérieurs: format, reliure, papier, impression, etc.

On s'avise, maintenant, que les idées renfermées dans ces livres pourraient, après tout, présenter un certain intérêt, et l'on cherche à en prendre connaissance; mais ce texte est difficile à déchiffrer... Ce que nous croyons en comprendre ouvre un si vaste champ à notre imagination qu'il est nécessaire, pour ne point divaguer, d'apporter à cette étude beaucoup de sens critique.

Lorsque je me reporte aux premiers souvenirs de ma carrière bryologique, c'est une impression esthétique que je retrouve à son origine; c'est aussi dans les satisfactions de même ordre que m'a procurées l'étude des mousses, que j'ai trouvé l'encouragement nécessaire pour mener à bien cette entreprise de longue haleine. Elle est profondément vraie l'idée qu'exprime, dans les lignes qui servent d'épigraphe à cette préface, le Nestor des botanistes suisses: l'étude désintéressée de la nature se confond avec le culte du Beau.

Lausanne, en juin 1927.

L'Auteur.

Introduction

Généralités et définitions. Après avoir, dans la deuxième partie de la Flore des Mousses de la Suisse et ses suppléments (AMANN, J., MEYLAN, C. et CULMANN, P. 1912, AMANN, J. 1913, 1916—18, 1920, 1921, 1923), noté sommairement, pour chacune des espèces composant cette flore, la nature du substrat, le genre de station, les limites altitudinales et la répartition horizontale, telles que nous les connaissons, ce qui représente la bryogéographie floristique, il nous reste à étudier la bryogéographie écologique, dont le sujet est l'étude des facteurs divers, actuels et passés, du climat, du substrat, etc. qui déterminent la répartition des espèces et des sociétés de mousses sur le territoire de notre pays.

Cette étude comprendra deux parties principales: dans la première, nous étudierons l'écologie des espèces (autoécologie), portant sur les rapports que présente chaque espèce de mousse avec les conditions d'existence qu'elle trouve dans la station qui lui est propre, et sur les phénomènes d'adaptation à ces conditions qu'elle présente. Cette étude, faite en corrélation avec celle des facteurs écologiques, aboutira à une classification des espèces pour chacun des ces facteurs considérés.

Dans une deuxième partie, nous étudierons l'écologie des sociétés de mousses (synécologie), en partant de l'étude des stations du point de vue des conditions biologiques en relation avec les peuplements de mousses qui les habitent.

Avant de poursuivre, il paraît nécessaire de définir les termes «espèce» et «station» que j'emploie. Ce n'est pas ici le lieu où donner une définition de l'espèce, ni d'examiner les opinions, passablement divergentes, des botanistes touchant la valeur absolue ou relative de cette notion, la fixité, la constance ou la variabilité de l'espèce, etc. La notion d'espèce est, pour nous, une abstraction d'ordre anthropocentrique qui n'a de réalité et de valeur subjectives qu'en tant qu'elle répond au besoin de l'esprit humain de classer les objets naturels pour les étudier. Son acception, dépendant des données expérimentales dont dispose la science pour chacun de ces objets (individus), est sujette à varier dans le cours de l'évolution scientifique. L'étude approfondie des êtres vivants, dans l'espace et dans le temps, amène à substituer à cette unité idéale, fixe et invariable qu'est l'espèce linéenne, la notion, plus conforme à la réalité objective, de l'espèce collective composée de séries de formes dont les caractères morphologiques présentent des variations oscillant entre certaines limites qui leur sont communes.

Du point de vue génétique, «l'espèce représente une combinaison dans laquelle le type moyen est conditionné par la fréquence des différents gamètes, et dont la variabilité est déterminée par le nombre des facteurs de partage. Les espèces actuelles sont les combinaisons les plus vitales résultant des mélanges des génotypes, qui sont triés par la sélection naturelle» (DU RIETZ 1921).

Comme le dit A. PICTET (1922): «Toute unité spécifique se compose de trois sortes d'individus: les individus de l'espèce elle-même, ses mutations et ses somations. Ces dernières, n'étant pas héréditaires, n'ont aucune valeur évolutive.»

L'espèce que considère l'autoécologie n'est pas nécessairement l'unité systématique de même nom: en effet, une espèce systématique peut comprendre des sous-espèces, races, variétés ou formes dont l'écologie est fort différente. C'est le cas, par exemple, pour certaines espèces de genres polymorphes: *Alchemilla*, *Potentilla*, *Hieracium*, *Bryum*, etc.: les «petites espèces» peuvent avoir un grand intérêt pour la phytogéographie. Il serait préférable, théoriquement, de distinguer l'unité biologique sous un autre nom: *sippe* ou *stirpe* p. ex.; mais ces désignations n'étant pas entrées dans le langage usuel, nous conserverons l'espèce comme unité phytogéographique, sous la réserve expresse des modifications qu'il est nécessaire d'apporter pour cela à la signification de ce terme.

Avec J. BRIQUET (1920, p. 389) nous définissons la station: «une circonscription d'étendue quelconque, le plus souvent restreinte, présentant un ensemble complet et défini de conditions d'existence».

Ces conditions d'existence fondamentales sont sous la dépendance d'un certain nombre de facteurs écologiques que l'on peut classer comme suit:

A. Facteurs du climat (climatiques):
   a) énergétiques: radiation solaire totale, thermique (chaleur), lumineuse (lumière),
   b) matériels: humidité, sécheresse, pluie, neige, vent.

B. Facteurs du terrain (édaphiques):
   a) nature et propriétés physiques du terrain,
   b) nature et propriétés chimiques et physico-chimiques du terrain.

C. Facteurs biotiques dépendant des autres organismes vivants présents dans la station: concurrence vitale, rapports symbiotiques.

Le terme de terrain est pris ici dans son acception la plus générale, c.-à-d. tout substrat sur lequel la mousse peut vivre.

Les constatations empiriques qui sont à la base de l'étude autoécologique des muscinées, sont les suivantes:

L'étude et la comparaison des stations qu'habitent les différentes espèces, amènent à constater qu'à chaque espèce correspond, en général, une station caractérisée par une combinaison spéciale des facteurs écologiques. Telle espèce exige ou préfère p. ex. les stations chaudes, sèches, ensoleillées, etc., tandis que telle autre recherche les stations fraîches, humides, ombragées, etc.

Le degré d'éclectisme, en ce qui concerne le choix des stations (amplitude écologique), est du reste fort différent d'une espèce à l'autre. Alors que certaines d'entr'elles sont très exigeantes sous ce rapport, et n'habitent que certaines stations bien définies (p. ex. *Pterygophyllum lucens*), d'autres, plus ou moins indifférentes, se rencontrent dans des stations très différentes les unes des autres, qui, en apparence, ne semblent offrir que très peu de caractères communs: c'est le cas, principalement, pour les espèces dites ubiquistes.

Généralement parlant, on peut dire que les mousses sont très fidèles à leurs stations, parce que, grâce à leur faible taille et leur contact immédiat avec le substrat, elles sont sous la dépendance étroite du climat local. Celui-ci présente, pour le même lieu, un minimum de variation (dans le temps) à la surface du sol. Les mousses pleurocarpes, plus sensibles en général que les acrocarpes, sont des indicateurs du climat.

On peut faire, à ce propos, en la généralisant, une remarque analogue à celle que CHRIST (1910) a faite pour les Fougères, et dire que, comme pour celles-ci, l'énigme de la répansion mondiale de plusieurs espèces devient quelque peu moins incompréhensible du fait que ces mousses évitent le climat général des contrées froides, sèches, etc. par un choix sévère de stations locales appropriées, où elles ne sont pas exposées au gel, à la dessiccation, etc.

L'étude des individus appartenant à la même espèce, faite conjointement à celle des stations qu'ils habitent, nous amène à classer les mousses suivant leurs exigences ou leurs préférences que nous constatons par rapport aux différents facteurs écologiques. C'est ainsi que nous désignerons sous le nom de thermophiles, photophiles, xérophiles, hygrophiles, etc. les mousses que l'expérience nous a montré habiter les stations chaudes, éclairées, sèches, humides, etc.[1]

Une deuxième constatation est celle-ci que des individus appartenant à la même espèce peuvent habiter des stations qui diffèrent

[1] Les qualificatifs de xérophiles, hygrophiles, sciaphiles, etc. que j'emploie, sont basés (comme pour THURMANN [1849]) exclusivement sur les données écologiques fournies par l'observation des conditions dans lesquelles ces mousses se rencontrent dans leurs stations naturelles, et non point sur des observations d'ordre morphologique, anatomique ou physiologique relatives à l'organisation des espèces (WARMING, SCHIMPER, etc.).

entr'elles par des valeurs différentes des facteurs écologiques (p. ex. degré différent de chaleur, de lumière, d'humidité, etc.). Pour chacun de ces facteurs, et pour chaque espèce, on peut considérer une valeur ou degré optimum et des valeurs limites inférieure et supérieure, qui n'excluent pas la possibilité d'existence pour la plante.

Comme tous les êtres vivants, les mousses s'adaptent, en effet, aux conditions spéciales dans lesquelles elles vivent. Pour la grande majorité d'entr'elles, on peut constater, par l'observation directe dans la nature et par l'expérience, que chaque espèce a une écologie qui lui est propre, c.-à-d. que son existence est liée à la réalisation de certaines conditions qualitatives et quantitatives des facteurs extérieurs.

Ce sont les capacités physiologiques de chaque espèce qui déterminent ses rapports avec les conditions ambiantes; ces capacités sont différentes suivant les espèces; et, pour chaque espèce, elles sont différentes pour chacun des facteurs actifs. Autrement dit, il y a, pour chacun de ces facteurs, des constantes physiologiques *(points cardinaux* de SCHIMPER) relatives aux conditions quantitatives optimales, maximales, minimales propres à chaque espèce.

Cette tolérance ou amplitude écologique est, elle aussi, très différente suivant les espèces et suivant le facteur considéré. Pour la majorité des mousses, les limites de tolérance pour certains facteurs, comme la chaleur et l'humidité p. ex., sont très écartées (espèces *eurytopes)* elles peuvent l'être beaucoup moins pour d'autres facteurs, tels que la lumière, la nature physique et chimique du substrat, etc. (espèces *sténotopes)*. La tolérance est parfois si prononcée que certaines espèces peuvent être qualifiées d'indifférentes par rapport à certains facteurs écologiques: espèces *thermo-adiaphores, hygro-adiaphores,* etc.

Dans le cas opposé, où la tolérance d'une espèce à l'égard d'un certain facteur écologique est très faible, on appelle cette espèce *exclusive.*

En comparant entr'elles les mousses qui habitent des stations semblables sous certains rapports (p. ex. stations très sèches, sèches, humides, mouillées, etc.), on s'aperçoit que ces mousses appartenant à des espèces différentes, présentent souvent certains caractères morphologiques ou anatomiques particuliers, qui leur sont communs et paraissent être en relation avec des facteurs écologiques spéciaux: sécheresse, humidité, etc. plus ou moins prononcées.

Dans la plupart des cas, cette ressemblance qu'offrent les mousses habitant des stations semblables, se traduit à première vue par un aspect général (habitus, facies) particulier, comme par exemple la croissance en touffes serrées, la pilosité des mousses saxicoles des stations ensoleillées, etc.

Par l'étude détaillée de ces caractères communs, lorsqu'ils sont

bien définis, on arrive souvent à les rattacher avec plus ou moins de certitude, de probabilité ou de vraisemblance à la nature et au degré d'un certain facteur écologique.

La présence de ces caractères spéciaux doit être considerée comme le signe d'une adaptation de l'espèce aux conditions particulières auxquels ils répondent. On nommera *xérophytes, hygrophytes, hydrophytes,* etc. les mousses présentant ceux de ces caractères qui distinguent les espèces adaptées aux stations sèches, humides, mouillées, etc.

Comme on le voit, les désignations d'espèce ou de type xérophile et de xérophyte, d'hydrophile et d'hydrophyte, etc., ne sont pas équivalents: une mousse peut fort bien être qualifiée de xérophile si l'observation nous démontre sa préférence pour les stations sèches, sans que nous puissions lui appliquer la désignation de xérophyte, faute de constater chez elle la présence de caractères xérophytiques nettement accusés.

Cette distinction a été faite déjà par LOESKE (1910, p. 38) qui appelle xérophytes «die Moose, die xerophytisch gebaut sind».

Théoriquement, il peut donc y avoir des xérophytes xérophiles et hygrophiles, aussi bien que des hygrophytes hygrophiles et xérophiles; c'est ainsi p. ex. que *Paludella* est considéré par LOESKE (1910, p. 137) comme un xérophyte hygrophile. On peut en dire autant des *Thuidium decipiens, Blandowii*, etc.

Parmi les caractères d'adaptation, nous pouvons considérer deux catégories principales:

1° ceux qui contribuent à favoriser l'utilisation aussi complète que possible des conditions favorables;

2° ceux qui constituent une protection contre les conditions défavorables.

Il faut remarquer toutefois que ces caractères d'adaptation pour le même facteur sont plus ou moins prononcés chez les différentes espèces. D'autre part, chaque espèce s'adapte suivant un mode qui lui est propre, au moyen de dispositions spéciales, qui peuvent différer très notablement d'une espèce à l'autre.

La faculté d'adaptation de la plante aux conditions extérieures est sous la dépendance de facteurs internes soumis à l'hérédité et qui échappent à l'analyse.

Comme le remarque R. CHODAT *(verbatim)*, l'adaptation des plantes aux conditions du milieu où elles vivent est d'autant plus parfaite que les caractères par lesquels elle se manifeste sont moins apparents. Chez des plantes adaptées à des conditions tès diverses (ubiquistes), les caractères d'adaptation (épharmoses) ne nous sont pas connus dans la plupart des cas. L'adaptation qui se manifeste par des caractères très apparents est une adaptation d'un degré inférieur.

Si nous considérons maintenant le même caractère d'adaptation chez des individus appartenant à la même espèce, mais vivant dans des localités différentes, nous pourrons constater que ce caractère est

plus ou moins développé suivant les valeurs que présente, dans ces différentes localités, le facteur écologique dont il dépend: à une faible intensité du facteur actif correspond généralement un moindre développement des caractères d'adaptation; à une intensité plus forte de ce facteur, un développement plus considérable.

Il faut remarquer aussi que le développement de certains caractères d'adaptation dépend, en outre, dans une certaine mesure, de la combinaison des facteurs écologiques, certains de ces facteurs pouvant parfois se renforcer, se compenser ou se suppléer.

Lorsque les limites de tolérance de l'espèce pour certains facteurs écologiques: chaleur, froid, sécheresse, humidité, etc., sont très écartées, le cas peut se présenter que, grâce aux conditions très différentes dans lesquelles l'espèce peut vivre, les formes d'adaptation qu'elle présente diffèrent assez considérablement les unes des autres.

Cette constatation nous amène à la notion des *biomorphoses* (ou épharmoses), formes différenciées sous l'influence de la variation d'un ou plusieurs facteurs écologiques prépondérants, plus ou moins fixées dans l'espace et dans le temps, qu'on a, en général, distinguées systématiquement à titre de sous-espèces, races, variétés, etc.

Au point de vue mécanique, l'espèce peut être représentée par un solide plastique et élastique doué d'une force interne d'expansion et qui est en équilibre dans les différentes directions avec les conditions diverses extérieures. Chaque variation d'intensité de l'une de ces conditions entraîne une modification correspondante de la forme du solide, c.-à-d. une biomorphose ou forme d'adaptation différente.

D'autre part, des espèces différentes peuvent, dans certains cas, sous l'influence de conditions écologiques identiques, présenter des formes ou biomorphoses qui se ressemblent tellement qu'il est parfois malaisé de les distinguer.

Comme exemple de cette *convergence par épharmose*, je citerai le cas de certaines oréomorphoses stériles du *Didymodon rigidulus* et du *Grimmia torquata*, connues sous le nom de *Grimmia andreaeoides* Limpr., qui arrivent à se confondre de telle manière qu'elles ne peuvent être distinguées. (LOESKE in litt.)

L'étude, la description et, le cas échéant, la dénomination des formes biologiques d'une même espèce sont utiles et même nécessaires pour arriver à la connaissance de cette espèce. Qu'on attribue à ces biomorphoses plus ou moins d'importance au point de vue systématique, en leur conférant le rang d'espèces, de sous-espèces, de variétés, etc., cela importe peu: l'essentiel est de reconnaître, autant que possible, et d'exprimer le degré de parenté que ces formes présentent avec celles déjà décrites et connues.

En résumé, pour chacun des facteurs écologiques d'ordre climatique, édaphique ou biotique, nous avons à considérer:

a) quelles sont les espèces qui présentent des exigences ou des préférences de même ordre relativement à ce facteur: espèces thermophiles, psychrophiles, photophiles, sciaphiles, xérophiles, hygrophiles, etc., etc.;

b) quelles sont les espèces plus spécialement adaptées à des valeurs particulières de ce facteur, et quels sont les caractères communs d'adaptation présentés par ces espèces;

c) quels sont, pour certaines de ces espèces, les biomorphoses qu'elles présentent, en relation avec les variations quantitatives du facteur considéré.

L'étude des relations que présente chaque espèce avec les variations d'un facteur écologique devrait se faire au point de vue statistique, c'est-à-dire en tenant compte du développement quantitatif et qualitatif des individus de cette espèce correspondant aux différentes valeurs du facteur écologique qui sont compatibles avec son existence. On arriverait ainsi à construire, pour chaque stirpe, la courbe galtonienne qui renseignerait sur les conditions d'adaptation (limites extrêmes et optimum des valeurs du facteur). L'ensemble de ces courbes pour les différents facteurs représenterait les conditions biologiques complètes de la vie de la stirpe.

L'étude autoécologique de l'espèce, dans le temps, amène d'une part à la considération des problèmes de la philogenèse et d'autre part à celle des éléments historiques de la phytogéographie (l'âge géologique).

La même étude, dans l'espace, c.-à-d. celle de la répartition géographique, amène à la considération de l'aire de répansion ou de dispersion de l'espèce, et cela dans les dimensions verticale et horizontale, l'aire altitudinale (zonale) étant définie par des limites inférieure et supérieure; l'aire horizontale (régionale ou géographique proprement dite) par les limites en longitude ou latitude.

Pour chacune de ces aires on peut considérer un centre de dispersion ou centre de gravité des aires altitudinale et régionale.

Ire PARTIE

Bryogéographie écologique

I. Autoécologie. Etude des facteurs écologiques

A. Facteurs climatiques

a) Facteurs énergétiques

1° Radiation totale

Au point de vue énergétique, la Mousse, comme tout être vivant, doit être considérée comme un transformateur d'énergie; la vie représentant une transformation, au moyen des facteurs matériels, de l'énergie reçue sous différentes formes.

La classification dynamique des phénomènes biologiques devrait, logiquement, être fondée sur la constatation et la mesure de la qualité et de la quantité de l'énergie reçue et transformée par la plante durant son cycle vital; celui-ci étant déterminé dans le temps:

1° par la qualité et la quantité d'énergie reçue,

2° par la qualité et la quantité d'énergie transformée,

3° par la qualité et la quantité de l'énergie résultant de cette transformation.

Il va sans dire que nous sommes encore très éloignés de pouvoir établir cette classification idéale: nous n'avons, en effet, que quelques notions sur le rôle physiologique des seules radiations thermiques et lumineuses, que nous évaluons d'une façon sommaire et approximative. Nous ignorons à peu près tout du rôle des autres formes de l'énergie.

Pour toutes les formes d'énergie utilisées, ce qui importe pour la plante, c'est la quantité d'énergie dont elle dispose aux différentes époques correspondant aux phases de son cycle vital et pendant le temps nécessaire à l'accomplissement de ces phases. La plante doit recevoir, à chaque phase de sa vie: germination, croissance, floraison, fructification, etc. un certain nombre d'unités thermiques, actiniques, etc., et ceci pendant le temps correspondant à ces phases.

Il faut remarquer qu'au point de vue qualitatif, l'énergie qu'utilisent les différentes espèces et sociétés de Mousses peut être fort différente. C'est ainsi que celles de la zone alpine sont adaptées à une

radiation actinique (photochimique) intense, alors que les espèces aquatiques immergées utilisent des radiations bien différentes.

Il paraît probable que la radiation photochimique supplée, dans une certaine mesure, pour les espèces alpines spécialement, à l'énergie thermique. Les rayons chimiques sont, comme on le sait, des facteurs actifs de l'assimilation et de la désassimilation.

La radiation solaire totale que peut utiliser la Mousse, dépend, toutes choses égales d'ailleurs, qualitativement et quantitativement, de divers facteurs, tels que: l'exposition, l'altitude, la quantité d'eau en dissolution ou en suspension dans l'atmosphère, la quantité et la qualité des particules (poussières) contenues dans celle-ci, etc.

2° Radiation thermique: Chaleur

Conditions générales

Les conditions thermiques auxquelles sont soumises les Mousses, en Suisse, sont, il va de soi, extrêmement variées. Celles qui vivent sur les rochers ou les murs exposés au midi et découverts, et qui sont en contact direct avec la pierre, sont exposées à des températures pouvant atteindre et dépasser +50° à certaines saisons. Il en est de même de celles croissant sur le terrain de couleur très foncée des hautes zones, qui peut s'échauffer et présenter des températures très élevées.[1]

Par contre, dans les stations découvertes des Hautes-Alpes, les mousses peuvent être soumises occasionnellement à des températures très basses, atteignant et dépassant parfois —37°.

Il est facile d'observer des mousses incluses dans des glaçons exposés à l'air libre et pouvant rester plusieurs semaines et même plusieurs mois dans ces conditions, tout en conservant leur vitalité. Il faut remarquer que, dans ce cas, la fonction chlorophyllienne peut continuer à s'accomplir grâce à l'énergie actinique qui parvient à la plante placée dans une enveloppe transparente (suppléance du facteur thermique par le facteur actinique).

[1] Je ne possède pas de données sur les mousses habitant les sources chaudes en Suisse. Le *Conomitrium* des sources thermales de Dax et le *Pleurochaete squarrosa* des thermes de Hammam Meskoutine (Algérie), que j'ai eu l'occasion d'observer, étaient soumises à des températures constantes voisines de 40°.

Observation: Température mesurée dans des touffes de *Barbula revoluta, Tortula muralis, Orthotrichum anomalum,* sur un mur au soleil, près Lausanne, exposition sud, à 1 m. du sol (23 VIII 13, 15 ^{h}), +52° (air 31,5°).

E. Schmid (1923, d'après Brockmann-Jerosch, 1927, p. 261) a observé: Golzernalp (Uri), 1760 m, 3 IX 1916: Température de l'air à l'ombre 16°. Dans une touffe de *Racomitrium lanuginosum,* au soleil 60°, sous une couverture mince de mousse 50,2°.

Au point de vue de la chaleur, nous pouvons distinguer, en premier lieu, des stations relativement chaudes, tempérées et froides. Sous le rapport des variations thermiques, il y a des stations où la température présente des variations à peu près nulles (sources thermales, eaux profondes), d'autres où ces variations sont très faibles, faibles, moyennes ou considérables.

La florule bryologique de ces différentes catégories de stations est fort différente.

Suivant leurs exigences relatives au facteur *chaleur*, nous pouvons classer les espèces de mousses sous trois chefs:

les espèces *thermophiles*, particulières aux stations chaudes, les *mésothermophiles*, habitant les stations à température moyenne, et les *microthermophiles*, vivant dans les stations à température relativement basse.

A certaines espèces habitant de préférence les stations froides (voisinage des neiges, vallécules à neige des zones élevées), on peut appliquer la désignation de *psychrophiles*. La désignation de *sténothermophiles* s'appliquera aux espèces adaptées à des températures ne présentant que des écarts relativement peu considérables, alors que les *eurythermophiles* supportent des écarts notablement plus grands.

Il va de soi que ces appréciations, fondées sur l'observation des espèces dans leurs stations naturelles, n'ont qu'une signification relative. La notion de thermophilie, p. ex., sera fort différente sous le rapport quantitatif, suivant qu'on considère les mousses d'une contrée située, comme la nôtre, dans les régions tempérées ou bien celles des régions subtropicales ou tropicales, les stations chaudes, dans ces différentes régions, présentant en effet des températures fort différentes.

Le maximum de développement des mousses ne concorde pas avec celui des plantes supérieures: il correspond à des températures en général moins élevées. Chez les phanérogames, l'activité des racines dépend de la température du sol; ce qui n'est pas le cas pour les mousses.

L'adaptation des mousses aux conditions thermiques consiste principalement en leur faculté de résistance plus ou moins accusée vis-à-vis de conditions défavorables, soit par excès, soit par défaut de chaleur; c'est donc aussi une question de tolérance. Sous ce rapport, nous pouvons distinguer des mousses *thermophères* et d'autres *psychrophères* à des degrés divers, c.-à-d. capables de supporter des températures relativement élevées ou relativement basses.

D'une manière générale, cette tolérance pour des températures extrêmes paraît être très étendue chez la plupart des mousses. En outre des exemples de thermophérie indiqués plus haut, il faut rappeler les expériences de Molisch, qui ont montré que certaines mousses

peuvent supporter, sans être tuées, des refroidissements graduels à —80° et — 100°, durant plusieurs heures, et même —120° pour un temps plus court.

La résistance aux températures extrêmes diffère suivant les espèces; elle est différente, d'autre part, aux différents stades de développement: spore, protonema, jeune plantule, plante adulte, et aux différentes périodes de la vie: état de végétation, état de repos. Le jeune sporophyte est plus sensible au froid et à la dessiccation que le gamétophyte. La résistance des spores et des propagules est très considérable[1].

SCHADE (1917) a observé la marche de la température dans les touffes du *Leptoscyphus Taylori*, et trouvé des maxima de 14,9 à 17° et des minima de —1,9 à —6°. Il est probable, selon GAMS (1927), que des chiffres analogues valent pour l'*Amphidietum Mougeotii* de la zone nébuleuse du Valais.

Pour le *Pohlia nutans* (thermo-adiaphore), SCHADE a constaté une amplitude thermique de 54 à 58°. Celle de *Grimmia tergestina* et de *Crossidium squamiferum* doit être plus étendue encore (GAMS l. c.).

D'une manière générale, on peut dire que les espèces ubiquistes à répansion étendue dans les sens vertical et horizontal, ont une grande amplitude thermique.

En ce qui concerne les variations de la température, nous devons observer, tout d'abord, que les mousses croissant sous nos latitudes sont toutes adaptées, d'une part, aux variations diurnes et, d'autre part, aux variations saisonnières; mais l'amplitude de ces variations peut être fort différente suivant les stations. Ces variations sont moins accentuées, en général, pour le milieu aquatique que pour le milieu aérien.

Le sol s'échauffant pendant la journée, et se refroidissant pendant la nuit plus fortement que l'air, ses variations de température sont plus considérables; ce qui est important pour les mousses qui vivent dans la couche d'air en contact avec le sol, recevant sa chaleur de celui-ci.

Ces variations sont cause que certaines mousses sont exclues de certaines stations. Le dégel brusque, par exemple, est très nocif pour les espèces délicates.

Les mousses de petite taille, croissant sur le sol et en contact direct avec celui-ci, ou bien vivant dans les anfractuosités et les cavités du sol, des rochers, des murs, à l'abri des forêts, etc. sont préservées, elles aussi, des variations brusques et étendues.

Sous le rapport de la thermotropophilie aussi, l'adaptation et les

[1] Il est clair que la plupart des mousses supportent ces températures élevées plutôt qu'elles ne les recherchent: thermophères plutôt que thermophiles, elles se retrouvent, en effet, pour la plupart, dans des conditions thermiques moins extrêmes.

exigences sont différentes suivant les espèces. Les deux types de climat continental et maritime sont caractérisées par la présence ou l'absence d'un certain nombre de mousses spécialement adaptées à l'un ou à l'autre type.

Observation: Alp Murtaröl (Basse Engadine) 2587 m., en juillet, température mesurée à la surface du sol noir, au soleil, avec *Tortella fragilis, Thuidium abietinum, Rhytidium rugosum,* +48°.

Comme il s'agit ici d'une station balayée par le vent, dont le sol est découvert pendant une grande partie de l'hiver, où la température peut tomber à —36 ou —40°, l'amplitude de la variation annuelle de température, à laquelle sont adaptées ces mousses, est de 80 à 90°.

La variation quotidienne est, elle aussi, considérable dans ces stations, la température du sol pouvant s'abaisser pendant la nuit, jusqu'au point de congélation. Les mousses alpines sont adaptées à ces variations quotidiennes.

Pour chaque catégorie d'espèces, il y a un certain intervalle compris entre des températures extrêmes, maximales et minimales, auquel ces espèces sont adaptées et qui ne peut être dépassé sans mettre en danger l'existence de ces végétaux. Cet intervalle entre les *points cardinaux* extrêmes est différent suivant la période de végétation; état de repos, période de développement des organes sexués, fécondation, développement et maturation du sporophyte, etc.

Ce qui importe pour les mousses, comme pour les autres végétaux, c'est la quantité (en calories-heures) reçue à chacune de ces périodes. Nous avons donc à considérer la température moyenne et les variations de la température pendant chacune de ces périodes. Nous remarquerons à ce propos que, pour les mousses qui sont en contact immédiat avec le substrat, les données météorologiques pour la température de l'air n'ont qu'une importance très relative. Les températures moyennes annuelles n'ont aucune signification pour la vie des mousses.

Les conditions thermiques optimales étant différentes pour les différentes fonctions vitales, ne se trouvent réalisées qu'en certaines saisons, pendant lesquelles ces fonctions peuvent s'accomplir, tandis qu'en d'autres saisons, les fonctions végétatives sont réduites à un minimum (état de repos ou de vie latente).

La période pendant laquelle la température est favorable, peut être très courte: quelques semaines par exemple. C'est la raison pourquoi, dans les zones élevées, beaucoup d'espèces sont exclues parcequ'elles ne reçoivent pas assez de chaleur.

Il faut chercher, dans ce même fait, la cause de la rareté des mousses annuelles dans ces zones: ces mousses ont besoin, pour leur cycle vital, d'un temps plus long que celui qui leur est accordé.

Biologie

Il est clair que la vie des mousses, dans des conditions thermiques aussi différentes, n'est possible que par une adaptation et des dispositions protectrices spéciales contre l'excès et le défaut de chaleur. En quoi consiste cette adaptation et quelles sont ces dispositions?

Dans l'état actuel de nos connaissances, nous sommes incapables de le dire exactement, et ne pouvons que faire des suppositions à cet égard.

Il faut remarquer d'ailleurs que la mousse, soumise à des températures relativement très élevées ou abaissées, doit, pour les supporter, être protégée, non seulement contre l'effet nocif direct de la chaleur ou du froid excessifs, mais aussi, et en même temps, contre les conséquences immédiates de l'échauffement et du refroidissement, dont l'une des plus importantes est certainement la transpiration exagérée et la dessiccation par les hautes températures, puis le défaut de circulation des liquides dû à la sécheresse physiologique par le froid.

On peut attribuer une influence protectrice contre les variations brusques de température à certaines dispositions, telles que feutre abondant, persistances des vieilles feuilles, poils, tissus aérifères, etc., qui fonctionnent comme mauvais conducteurs de la chaleur. Mais l'importance de ces dispositions contre la dessiccation est certainement plus grande encore.

L'adaptation aux conditions thermiques spéciales doit se faire surtout par des moyens d'ordre physiologique. Elle consiste certainement, et principalement peut-être, dans l'adaptation des ferments organiques au moyen desquels la cellule accomplit ses diverses fonctions vitales; de telle manière que ces ferments présentent leur optimum d'activité aux températures présentes aux époques de l'année où s'exercent ces fonctions.

En ce qui concerne les températures extrêmes, auxquelles la mousse peut être exposée, la disposition protectrice principale doit résider vraisemblablement dans la résistance particulière de ces ferments à l'inactivation définitive par la chaleur et par le froid.[1]

En définitive, si nous pouvons constater, par l'observation et l'expérience, que l'adaptation à la chaleur est différente suivant les espèces de mousses, pas plus que pour les phanérogames, nous ne pouvons

[1] On sait qu'en général, l'inactivation, par la chaleur, de la plupart des ferments organiques, survient lorsqu'ils sont soumis, pendant un certaine temps, à une température de +55 à 58°. Les expériences de RAOUL PICTET ont démontré d'autre part que les ferments végétaux supportent, sans être détruits, des températures extraordinairement basses.

Il faut tenir compte, d'autre part du fait que la coagulation des albumines du protoplasme cellulaire a lieu aux environs de 60°.

indiquer en quoi consiste exactement ces phénomènes d'adaptation à la chaleur, parce qu'ils comprennent des dispositions protectrices en même temps contre la dessiccation qu'entraînent en général les températures élevées.[1]

Alors que les stations chaudes et sèches sont relativement très nombreuses dans notre pays, celles à la fois chaudes et humides sont beaucoup moins fréquentes. Les unes et les autres de ces stations présentent un certain nombre d'espèces de mousses caractéristiques; mais il n'est pas possible de distinguer, chez ces espèces, des caractères communs pouvant être regardés comme étant en relation exclusive ou plus spéciale avec le facteur chaleur.

Ce que nous venons de dire de l'adaptation aux températures relativement élevées, s'applique *mutatis mutandis* aux espèces qui sont exposées et adaptées aux basses températures du climat haut-alpin. Chez ces mousses non plus, nous ne constatons pas de dispositions morphologiques ou anatomiques spéciales que l'on pourrait mettre en relation directe avec le facteur «froid». Nous pouvons cependant faire quelques remarques d'ordre général concernant certains caractères communs à beaucoup d'espèces vivant dans des conditions où elles sont exposées à de basses températures.

La résistance au gel, d'une manière générale, est considérable chez ces mousses: il est fréquent de rencontrer des touffes de ces végétaux entièrement gelées et durcies, présentant des températures de —10 à —20°, et cependant bien vertes et parfaitement vivantes.

Observations: Touffes de *Drepanium Vaucheri*, à 2400 m., en novembre —11°.

Les mousses habitant les parois de rochers exposées au nord, au-dessus de 2400 m., sont gelées au printemps, en été et en automne jusqu'à 9—10 h.; celles des rives des ruisseaux le sont jusqu'en mai et juin.

Pour toutes ces mousses, la durée de la végétation est limitée, non seulement par l'hiver, mais aussi par les gelées quotidiennes.

La cause de cette résistance doit être attribuée, en premier lieu, à des propriétés physico-chimiques particulières du protoplasme cellulaire: concentration osmotique, état colloïdal, contenu de certaines substances particulières (lipoïdes), etc. qui n'ont guère été étudiées jusqu'ici et que nous ne pouvons que soupçonner.

---

[1] La considération des facteurs climatiques énergétiques et matériels séparés, qui s'impose au point de vue didactique, présente le grave inconvénient de ne pas tenir compte suffisamment de l'interdépendance étroite de certains de ces facteurs. Ceci est vrai surtout pour la chaleur et l'humidité. Dans la règle, toutes les variations du facteur chaleur entraînent nécessairement des variations concommitantes du facteur humidité, et, réciproquement, les variations de l'humidité sont accompagnées de variations de la température. L'adaptation de la plante doit par conséquent se faire aux conditions résultant à la fois des deux facteurs.

Il est fort probable qu'en automne, chez certaines mousses, l'amidon se transforme en lipoïdes: chez les mousses aussi, le contenu en graisse est plus élevé en hiver. La graisse à l'état d'émulsion empêche la congélation du contenu cellulaire.

Suivant IRMSCHER (1912) la température de congélation des feuilles de beaucoup de mousses peut atteindre —20° C.

Il est clair que l'abaissement du point de congélation par la concentration osmotique ne peut être considéré comme le facteur principal pour cette résistance au gel, car les concentrations moléculaires nécessaires pour abaissser de 10 à 20° le point de congélation, semblent irréalisables *a priori* dans le milieu cellulaire. Mais il importe de remarquer que le liquide aqueux renfermé dans les cellules et les espaces intercellulaires, a son point de congélation notablement abaissé par surfusion, du fait qu'il se trouve renfermé dans des espaces capillaires.

Un autre facteur très important de résistance au gel est la quantité d'eau relativement faible ou très faible que renferment les tissus chez les mousses à l'état de repos pendant la saison froide (IRMSCHER 1912, p. 25). On observe fréquemment des mousses tuées par le gel lorsque les premiers froids assez intenses surviennent en automne, alors que ces plantes sont encore en pleine période d'activité vitale.

La résistance au gel est fort différente suivant les espèces. Dans la même touffe, p. ex., on trouve, au printemps, des tiges du *Syntrichia montana* gelées et rougies, alors que *Tortella tortuosa* et d'autres mousses sont parfaitement intactes.

La mousse à l'état de repos supporte des températures plus élevées et plus basses qu'à l'état de végétation. Cet état de repos intervient rapidement par la dessiccation. Les xérophiles des stations sèches sont plus résistantes que les hygrophiles.

Les différents organes sont différemment résistants: le sporophyte est moins résistant que le gamétophyte. Certaines mousses restent stériles par excès ou défaut de chaleur.

La plupart des mousses croissant dans des stations exposées et découvertes dans les zones élevées de nos montagnes, privées de la protection de la couche de neige en hiver, doivent être considérées comme des *psychrophères*. On ne peut cependant les qualifier de *microthermophiles* ou de *psychrophiles*, car, à certains moments, ces mêmes mousses sont exposées à des températures parfois très élevées.

Biomorphoses

Je ne connais pas de biomorphoses attribuables exclusivement ou principalement au facteur «chaleur», et qu'on pourrait appeler des *thermomorphoses*.

Par contre, les formes haut-alpines rabougries et souvent noircies de certaines espèces (*Dicranoweisia crispula* var. *atrata*, *Dicranum pumilum*, etc.) peuvent être considérées, avec assez de probabilité, comme des *psychromorphoses*: aux sols froids correspondent des formes naines. Mais, comme elles résultent de l'action du climat haut-alpin en général, avec ses particularités thermiques, actiniques et autres, il paraît plus exact de désigner ces formes sous le nom d'*oréomorphoses*. Nous les étudierons à propos des mousses des zones alpine et nivale.

Il est possible que la coloration foncée brune ou noire que prennent souvent les mousses exposées aux températures basses, représente, en quelque mesure, une disposition protectrice en ce que cette coloration favorise l'absorption du rayonnement calorifique.

Il en est de même pour les pigments rouges (anthocyane ou érythrophylle) qui se forment au premier printemps dans les tissus de certaines mousses des zones supérieures (*Bryum turbinatum*, *B. neodamense*, etc.), et qui jouent probablement un rôle protecteur, non seulement contre la lumière trop forte, mais aussi en favorisant l'action thermique. Je rappellerai à ce propos que Mlle JOSEPHY (1920) a mesuré, dans les touffes de *Sphagnum acutifolium*:

touffes vertes	touffes rouges
26°	27°
18°	21°
21°	23°

Le pigment rouge des sphaignes paraît activer l'absorption et le dégagement de l'oxygène.

La croissance en touffes basses, serrées, en contact étroit avec le substrat qui emmagasine la chaleur, représente aussi une adaptation contre le gel.

La protection des mousses contre le froid est surtout réalisée:

1° par la couverture par d'autres végétaux, les feuilles mortes, la neige, etc.,

2° par l'application contre le sol, la température de celui-ci étant en général plus élevée que celle de l'air.

Classification biologique des mousses par rapport au facteur «chaleur»

Espèces plus ou moins indifférentes: *thermo-adiaphores*,
espèces tolérantes pour les températures relativement élevées: *thermophères*; pour les températures relativement basses: *psychrophères*.
espèces des stations chaudes: *thermophiles*,
espèces des stations tempérées: *mésothermophiles*,
espèces des stations fraîches: *microthermophiles*,
espèces des stations froides: *psychrophiles*.

Pour chacune de ces catégories, on peut distinguer des espèces obligées ou préférentes, exclusives ou plus ou moins tolérantes.

Conformément au sens étymologique du terme, les *stenothermophiles* sont celles pour lesquelles les limites maximales et minimales sont peu écartées.

Statistique

Espèces thermophiles

A. Exclusives à la région insubrienne:

Weisia Ganderi
Eucladium verbanum
Campylopus Mildei
— *polytrichoides*
— *brevipilus*
Leucobyrum albidum
Octodiceras
Pottia mutica
Timmiella Barbula
Tortula canescens
Syntrichia pagorum
Grimmia Lisae
Brachysteleum incurvum
Orthotrichum microcarpum
— *Shawii*
Braunia alopecura
Physcomitrium acuminatum
Enthostodon Templetoni
Anomobryum juliforme
Epipterygium Tozeri
Philonotis rigida
Fontinalis arvernica
— *Kindbergii*
Fabronia octoblepharis
Habrodon perpusillus
Anomodon tristis
— *rostratus*
Pseudoleskea Artariaei
Thuidium pulchellum
— *punctulatum*
Cylindrothecium cladorrhizans
Rhynchostegium Daldinianum
Eurynchium meridionale
Sematophyllum demissum
Drepanium resupinatum
Heterophyllum Haldanianum

B. Des régions rhodanienne, rhénane, des lacs et insubrienne (pro parte); mais dans la zone inférieure seulement:

Acaulon piligerum
Phascum curvicollum
— *rectum*
Aschisma carniolicum
Fissidens Bambergeri
— *Cyprius*
— *rivularis*
Trochobryum carniolicum
Pterygoneurum subsessile
— *lamellatum*
Pottia Starkeana
Didymodon luridus
— *cordatus*
— *ligulifolius*
Hyophila riparia
Trichostomum caespitosum
— *triumphans*
— *nitidum*
Timmiella anomala
Tortella caespitosa
Pleurochaete squarrosa
Barbula sinuosa
— *revoluta*
Aloina aloides
Crossidium squamiferum
Pachyneurum Fiorii
Tortula cuneifolia
Syntrichia alpina
v. *inermis*
— *laevipila*
— *spuria*
— *montana* v. *calva*
Dialytrichia Brebissoni
Grimmia crinita
— *Cardoti*
Funaria mediterranea
— *dentata*
Bryum arenarium
— *murale*
— *gemmiparum*
— *torquescens*
— *Haistii*
Breutelia arquata
Cryphaea heteromalla
Fabronia pusilla
Pterogonium gracile
Cylindrothec. Schleicheri
Rhynchostegiella curviseta
— *pallidirostra*
Rhynchostegium rotundifolium

C. De même, mais se retrouvant dans les stations chaudes et abritées de la zone moyenne:

Weisia rutilans
Hymenostomum tortile
Eucladium verticillatum
Mildeella bryoides
Acaulon triquetrum
Didymodon glaucus
Trichostomum mutabile
Barbula vinealis
Cinclidotus riparius
Grimmia orbicularis
— *leucophaea*
Ptychomitrium polyphyllum
Orthotrichum tenellum
— *Rogeri*
— *Braunii*
Mniobryum calcareum
— *carneum*
Catharinea angustata
Leptodon Smithii
Anacamptodon splachnoides
Brachythecium laetum
Rhynchostegiella Jacquinii
— *tenella*
Eurynchium striatulum

D. De même, montant jusqu'à la zone subalpine:

Gymnostomum calcareum
Weisia crispata
Pottia Heimii
Pterigoneurum cavifolium
Trichostomum Bambergeri
Crossidium griseum
Syntrichia papillosa
Schistidium brunnescens
Grimmia tergestina
Enthostodon ericetorum
Neckera turgida
Brachythecium campestre
— *Rotaeanum*

E. De même, montant jusqu'à la zone alpine:

Ceratodon conicus
Trichostomum crispulum
Barbula gracilis
Pachyneurum atrovirens
Syntrichia inermis
Grimmia tergestinoides
Encalypta vulgaris
Bryum comense
Homalothecium fallax
— *Philippeanum*

Récapitulation

Catégorie A.	36	27,5 %	
B.	48	36,7 %	
C.	24	18,2 %	
D.	13	10,0 %	
E.	10	7,6 %	
	131		

Mousses thermophiles			(Flore suisse)
Acrocarpes	98	75,0 %	(70,5 %)
Pleurocarpes	33	25,0 %	(29,5 %)
Microdictyées	94	71,7 %	(48,8 %)
Sténodictyées	22	16,8 %	(29,4 %)
Eurydictyées	15	11,5 %	(18,0 %)

Aquatiques	4	3,0 %
Aériennes hydrophiles . . .	6	4,5 %
Hygro- et mésohygrophiles .	27	20,0 %
Xérophiles	94	72,5 %

Conclusions statistiques

1° Les espèces thermophiles représentent le 15 % environ de la flore des mousses suisses.

2° La majorité de ces mousses thermophiles (36,7 %) appartiennent à la catégorie B; celles exclusives à la région insubrienne (catégorie A) représentent le 27,5 %, soit un peu plus du quart. 35,8 % des thermophiles se retrouvent dans les stations abritées et chaudes des zones supérieures.

3° Par rapport aux proportions pour la flore suisse, les acrocarpes thermophiles représentent un pourcentage plus élevé, les pleurocarpes un pourcentage plus faible.

4° En ce qui concerne les catégories histologiques, les thermophiles microdictyées sont en proportion notablement plus forte, les sténodictyées et les eurydictyées en proportions notablement plus faibles que pour la flore suisse tout entière.

5° La grande majorité des thermophiles (72,5 %) sont en même temps des xérophiles. Les espèces aquatiques et hydrophiles représentent 7,5 % des thermophiles, les hygro- et mésohygrophiles, le 20 %.

Espèces mésothermophiles. Ces espèces sont trop nombreuses pour être énumérées ici. Si nous déduisons du nombre total des espèces suisses (870), les thermophiles (131) et les microthermophiles (133), le nombre des mésothermophiles se calcule à 606 espèces, soit à près de 70 % des mousses de la flore suisse.

Espèces microthermophiles (psychrophiles y comprises)

A. Des zones subalpine et alpine:

Campylopus Schimperi
Ditrichum nivale
Grimmia unicolor
Orthotrichum juranum
Encalypta longicolla
Myurella apiculata
Hygroamblystegium curvicaule
Drepanium hamulosum
Calliergon sarmentosum
Hygrohypnum alpinum
— *molle*
— *dilatatum*
— *cochlearifolium*

B. De la zone alpine:

Andreaea angustata
— *frigida*
Voitia nivalis
Oreoweisia serrulata
Cynodontium alpestre
Dicranum brevifolium
Bryum juranum
— *albulanum*
— *arctogaeum*
— *pseudograefianum*
— *mamillatum*
— *Killiasii*
Mnium nivale
Timmia comata
Orthothecium chryseum
— *strictum*
Brachythecium latifolium
— *turgidum*

Streblotrichum bicolor
Barbula poenina
Desmatodon Laureri
— *Wilczekii*
— *spelaeus*
Dissodon splachnoides
Tetraplodon urceolatus
Pohlia rubella

Bryum archangelicum
— *languardicum*
— *rutilans*
— *Lindbergii*
— *opsicarpum*
— *Colombi*
— *oxycarpum*
— *inflatum*
— *micans*
— *Kindbergii*
— *pseudo-Kunzei*
— *microcaespiticium*
— *subglobosum*
— *limosum*
— *subcirratum*

Brachytheciumtauriscorum
Ptychodium abbreviatum
Amblystegium pachyrhizon
— *ursorum*
Hygrohypnum arcticum
— *norvegicum*
— *styriacum*
Hylocomium alaskanum

C. Des zones inférieure ou moyenne, jusqu'à la zone nivale:

Dicranoweisia crispula
Oreas Martiana
Dicranum Muehlenbeckii
Grimmia funalis
Mniobryum albicans v. *glaciale*
Polytrichum piliferum Hoppei
— *juniperinum alpinum*

D. De la zone subalpine à l'étage nival:

Dicranum albicans
— *elongatum*
— *neglectum*
— *Starkii*
Pottia latifolia
Desmatodon latifolius
Grimmia Doniana
Amphidium lapponicum
Encalypta apophysata
Pohlia gracilis
— *commutata*
— *Ludwigii*
— *cucullata*
— *polymorpha*
Bryum Britanniae
Timmia norvegica
Brachythecium glaciale
Drepanocladus Rotae
— *purpurascens*
Drepanium revolutum
— *Bambergeri*
Ctenidium procerrimum

E. De la zone alpine à l'étage nival:

Andreaea sparsifolia
— *alpestris*
— *crassinervia*
— *nivalis*
Molendoa tenuinervis
Dicranoweisia compacta
Dicranum fulvellum
— *groenlandicum*
— *pumilum*
— *falcatum*
Trematodon brevicollis
Barbula rufa
Desmatodon suberectus
— *systylius*
Grimmia mollis
— *caespiticia*
— *elongata*
— *incurva*
— *Holleri*
— *apiculata*
— *triformis*
Orthotrichum Killiasii
Dissodon Froelichianus
Encalypta commutata
Plagiobryum demissum
Pohlia Ludwigii
Bryum arcticum
— *compactum*
Conostomum boreale
Bartramia subulata
Meesea minor
Polytrichum sexangulare
Brachythecium Payotianum
Eurynchium nivium
Calliergon nivale

F. Dans l'étage nival seulement:

Syntrichia gelida
Bryum arduum
— *Dixoni*
— *perlimbatum*
Lesquereuxia glacialis
Pseudoleskeella ambigua

On peut citer comme espèces psychrophiles, les mousses caractéristiques suivantes des vallécules à neige:

Andreaea nivalis
Dicranum fulvellum
— *falcatum*
— *Starkii*
Dissodon Froelichianus
Pohlia cucullata
Meesea minor
Conostomum boreale
Timmia norvegica
Oligotrichum hercynicum
Polytrichum sexangulare
Brachythecium glaciale

Récapitulation

Mousses microthermophiles des zones subalpine et alpine	13	9,7 %	
alpine et étage nival	91	68,5 %	
moyenne ou subalpine et étage nival	29	21,8 %	
	133		(Flore suisse)
Acrocarpes	102	76,8 %	(70,5 %)
Pleurocarpes	31	23,2 %	(29,5 %)
Microdictyées	58	43,5 %	(48,8 %)
Sténodictyées	34	25,5 %	(29,4 %)
Eurydictyées	41	31,0 %	(18,0 %)
Aquatiques et hygrophiles	20	15,0 %	
Hygro- et mésohygrophiles	57	43,0 %	
Xérophiles	56	42,0 %	

Conclusions statistiques

1° Les espèces microthermophiles représentent le 15,0 % environ de la flore des mousses suisses.

Cette proportion est égale à celle des thermophiles.

2° La majorité de ces mousses microthermophiles se trouvent dans la zone alpine (68,5 %).

Celles qui montent de la zone moyenne ou subalpine à l'étage nival représentent le 21,8 % des microthermophiles.

Environ 10 % de celles-ci sont propres aux zones subalpine et alpine.

3° Le pourcentage des acrocarpes est supérieur, celui des pleurocarpes inférieur à ceux pour la flore suisse.

4° Ce sont les microdictyées qui prédominent parmi les microthermophiles: leur proportion est cependant inférieure à ce qu'elle est pour la flore suisse.

La proportion des eurydictyées dépasse, chez les microthermophiles, celle des sténodictyées, alors que, pour l'ensemble des mousses suisses, on observe le fait inverse.[1]

5° Les microthermophiles, hygro- et mésohygrophiles sont en proportion à peu près égale à celle des xérophiles. Les aquatiques et hydrophiles sont en minorité.

Récapitulation générale en % des espèces suisses

Thermophiles	131 espèces	15,1
Mésothermophiles	606 espèces	79,6
Microthermophiles	133 espèces	15,3

	Thermophiles	Mésothermophiles	Microthermophiles
Acrocarpes	16,7	66,0	17,3
Pleurocarpes	13,2	74,3	12,5
Sphaignes	—	100	—
Microdictyées	22,1	57,2	20,7
Sténodictyées	8,6	78,1	13,3
Eurydictyées	19,7	64,0	26,3

[1] Cela est dû aux nombreuses espèces du genre *Bryum* habitant les zones supérieures.

A ce propos, je remarquerai que la classe histologique des eurydictyées (mousses à tissu foliaire lâche), telle que je l'ai instituée dans la Flore des mousses de la Suisse (vol. I, p. 30), n'est pas homogène, et comprend deux catégories bien différentes qu'il convient de distinguer:

a) les *rhombodictyées* dont le tissu prosenchymateux est formé de cellules rhombées, exemple: *Bryum* spec.;

b) les *platydictyées* à tissu parenchymateux formé de cellules plus ou moins isodiamétrales (hexagonales, arrondies, polygonales, etc.), exemple: *Mnium* spec.

Il va de soi que, comme je l'ai déjà remarqué, ces catégories histologiques: microdictyées, sténodictyées, rhombodictyées et platydictyées, sont reliées entr'elles par de nombreuses transitions.

Alors que les mousses qui rentrent dans la catégorie des rhombodictyées sont, en très grande majorité, des photophiles, les platydictyées sont, pour la plupart, des sciaphiles.

Les rhombodictyées comprennent de nombreuses espèces microthermophiles; les platydictyées sont, à très peu d'exceptions près, des mésothermophiles.

3° Lumière

L'importance du facteur «lumière» pour l'écologie des mousses et leur répartition géographique est considérable. Ces végétaux ont, pour la plupart, des exigences bien marquées pour certaines conditions d'éclairage et de luminosité.

Ici aussi, l'observation et l'expérience démontrent que ces exigences sont fort différentes, d'une part, suivant les espèces, et d'autre part, pour la même espèce, suivant le stade de développement de la plante. Il y a, pour chaque espèce et pour chacun de ces stades, un optimum lumineux et des luminosités maxima et minima auxquelles la mousse est adaptée, et qui rendent son existence et son développement possibles.

De la radiation actinique que reçoivent et utilisent les mousses, nous ne pouvons tenir compte que de la partie relativement réduite qui correspond au spectre lumineux, c.-à-d. celle comprise entre les longueurs d'onde $\lambda = 775$ et $390\ \mu\mu$, du rouge au violet de ce spectre, l'infrarouge se confondant avec les radiations thermiques, et l'action de l'ultraviolet sur l'organisme des mousses n'ayant pas été étudiée jusqu'ici.

Il faut noter ici que les données que nous possédons relativement aux exigences des mousses vis-à-vis de la lumière, sont encore plus rudimentaires que celles pour la chaleur: en l'absence presque totale de mesures et d'évaluations quantitatives, ces données se réduisent à des appréciations superficielles fournies par l'observation des conditions dans lesquelles vivent les différentes espèces de mousses dans leurs stations habituelles.

Une démonstration frappante du besoin de lumière qu'ont les mousses, est le fait que, dans les grottes à stalactites du Harz, p. ex., qui sont éclairées à la lumière électrique, on voit que les mousses se sont fixées en grosses touffes autour des lampes.

C'est surtout pour les premiers stades: développement du protonema et formation des plantules sur celui-ci, que les mousses exigent des conditions spéciales de luminosité.

KLEBS (1893) a montré que, dans une lumière insuffisante, le protonema issu des spores de *Funaria hygrometrica* peut persister pendant des mois et des années sans développer de plantules. Il faut en effet, pour la formation de celles-ci, l'intervention de certains processus photochimiques qui ne peuvent s'accomplir que dans une lumière assez intense.

D'après cet auteur, le protonema issu des feuilles (et sans doute d'autres organes) pourrait former les bourgeons dans une lumière moins

intense, parce que les substances nécessaires à cette formation sont déjà contenues dans la feuille.

OEHLMANN (1898) a, de son côté, étudié l'action de la lumière sur la formation du protonema des *Sphaignes*.

Selon GOEBEL, l'intensité lumineuse nécessaire pour la formation des fleurs est, chez les mousses aussi, plus considérable que celle pour la formation des organes végétatifs.

La lumière favorise, pour la plupart des mousses, la fructification.

Une partie notable des radiations lumineuses étant transformées par l'atmosphère et par l'organisme végétal en radiation thermique, la lumière agit aussi sur la transpiration.

Dans les zones élevées, le facteur lumineux remplace d'autant mieux la chaleur que la température est plus froide (WARMING und GRAEBNER 1918, p. 12).

La lumière joue un rôle considérable pour la formation de la chlorophylle et pour sa fonction: l'assimilation du CO_2 croît avec l'intensité lumineuse jusqu'à un optimum.

On sait que la fonction chlorophyllienne présente son maximum d'intensité dans la région jaune du spectre, entre les longueurs d'onde $\lambda = 656$ et 527 $\mu\mu$, les rayons bleus et violets ($\lambda = 486—430$) favorisant l'assimilation des nitrates, et l'ultraviolet la formation des fleurs chez les phanérogames (SACHS 1865).

Ce sont donc les radiations lumineuses seulement dont nous pouvons tenir compte comme facteur physiologique et écologique, lors même que l'action chimique de l'ultraviolet soit un facteur certainement très important pour les mousses habitant les zones élevées de nos montagnes, où la lumière que perçoit notre œil ne représente qu'une partie seulement des composants du climat lumineux. Les mesures actinométriques faites au moyen d'instruments et d'appareils qui utilisent l'action chimique de la lumière (actinomètres à papier photographique p. ex.) tiennent compte des radiations ultraviolettes. Les rayons rouges, particulièrement actifs pour l'absorption et l'assimilation par la chlorophylle, sont peu actiniques.

Selon W. KNUCHEL (1914), tous les genres de rayons du spectre visible sont capables de produire l'assimilation; mais les rayons de réfrangibilité moyenne (jaune, vert, bleu clair) ont une importance secondaire.

D'autre part les rayons bleus et violets agissent plutôt comme modérateurs de l'accroissement.

Pour l'action de la lumière aussi, nous devons considérer, non seulement l'intensité de l'éclairage, mais aussi sa durée. En Suisse, par 45° de latitude, le jour le plus long est de $15^h\ 30^m$, le plus court de $8^h\ 30^m$.

Les mesures photométriques ne renseignent que sur l'intensité de l'éclairage au moment où se fait la mesure, mais non point sur la quantité de lumière que reçoit la plante, et qui est le facteur important. Cette quantité peut être représentée par l'intégration de la courbe de variation de l'intensité pendant la durée totale de l'éclairement utile à la plante, c.-à-d. durant sa période de développement et d'activité fonctionnelle.

Comme l'a montré WIESNER (1895 b), la lumière diffuse a plus d'importance pour les végétaux dans les zones inférieures, que la lumière directe du soleil. Celle-ci est cependant très importante pour les mousses de la zone alpine.[1]

Les conditions stationnelles qui se rencontrent sur notre territoire, sont encore plus variées sous le rapport de la lumière que ce n'est le cas pour la chaleur. Entre les stations à peine éclairées que recherchent certaines espèces lucifuges, et celles recevant le maximum de radiation actinique qui correspond à la faible absorption de l'atmosphère des hautes régions, il y a tous les degrés imaginables.

Les milieux physiques aquatique et aérien présentent, par rapport à la lumière, une différence très considérable, en ce que l'absorption des radiations à courte longueur d'onde est très différente suivant le milieu. Les mousses aquatiques sont soumises, de ce chef, à un climat lumineux très différent de celui pour les mousses aériennes.

Les conditions stationnelles sont notablement plus compliquées en ce qui concerne la lumière qu'elles ne le sont pour la chaleur, en ceci qu'intervient, en outre de la quantité de lumière, un facteur qualitatif: lumière directe et lumière diffuse, puis un facteur vectoriel représenté par la direction ou l'incidence des rayons lumineux par rapport au plan de symétrie des organes de la plante.

Si le facteur lumière peut suppléer, en certains cas et dans une certaine mesure, au facteur chaleur, la réciproque n'est pas vraie.

Les conditions d'éclairage et d'humidité peuvent, d'autre part, se

---

[1] Voir à ce sujet RÜBEL 1908, 1912.

Les mesures photométriques, relatives et approximatives, peuvent se faire facilement au moyen des photomètres à papier photographique.

Une méthode plus exacte est celle au moyen du réactif actinométrique de EDER: mélange de bichlorure de mercure et d'oxalate d'ammonium en solution, qui, exposé à la lumière, donne un précipité de calomel, dont la quantité est proportionnelle à celle de la lumière.

L'évaluation de cette quantité peut se faire rapidement, comme je l'ai montré, par la réfractométrie de la solution avant et après l'exposition (AMANN, 1923).

renforcer mutuellement: c'est ainsi p. ex. que les stations à la fois peu éclairées et sèches sont les plus pauvres en mousses.

La dépendance étroite qu'il y a entre les conditions d'éclairage dans une station et la composition qualitative et quantitative de la florule bryologique qui l'habite, a été signalée par nombre d'auteurs.

C'est ainsi, par exemple, que MASSART (1910) indique que: sur un talus en escalier, formé de marches successives, tel qu'on en rencontre dans les terrains sableux, on voit que les espèces qui habitent les portions abruptes à peu près verticales, sont autres que celles qui se trouvent sur le plat de chaque marche:

Neckera complanata, Tetraphis, Aulacomnium androgynum sont pour ainsi dire propres aux escarpements.

Hypnum molluscum, Syntrichia subulata ne colonisent guère que les surfaces horizontales.

Ces différences sont dues à l'éclairement: le *Tetraphis* ne reçoit guère que la moitié de la lumière que reçoit *H. cupressiforme;* celui-ci habite un endroit où plus de la moitié de la lumière diffuse est interceptée par les arbres.

Lorsque deux talus sont opposés à peu de distance l'un de l'autre, il y a une rapide diminution de l'éclairement à mesure qu'on descend. La flore se modifie parallèlement à la lumière: dans le haut, il y a, p. ex., *Polytrichum formosum*, plus bas *Mnium hornum*, tout en bas *Pellia epiphylla, Pottia truncata, Phascum cuspidatum, Gymnostomum microstomum.*

Sur les rochers, il y a également des localisations suivant l'orientation: ainsi on trouve le plus souvent *Neckera crispa* et *Encalypta streptocarpa* sur les faces redressées. C'est principalement, ou même uniquement, l'excès de lumière qui empêche ces mousses de vivre aussi sur les faces supérieures, horizontales des rochers; car si, pour une cause fortuite, l'endroit est ombragé, elles habiteront toutes les faces quelle que soit leur disposition.

Dans les stations très ombragées, en effet, la différence des florules entre les surfaces verticales et horizontales s'atténue ou disparaît.

HERZOG (1904) indique que les *Grimmia commutata* et *trichophylla* se trouvent sur le côté ombragé des blocs, le *G. leucophaea* habite le côté éclairé.

H. MÜLLER (1921) indique comme limite de l'éclairement relatif (rapport entre l'intensité lumineuse mesurée à la plante, et celle à l'air libre et découvert), pour *Ctenidium molluscum* croissant dans les fentes des lappiés:

limite supérieure 1 : 17
inférieure 1 : 24

et pour *Scapania aequiloba* et *Plagiochila asplenioides:* limite supérieure 1 : 21, etc.

GAMS (1927) indique, pour la zone des dernières mousses (formes sciaphiles extrêmes d'*Oxyrrhynchium Swartzii* et de *Isopterygium depressum*, à côté du *Protococcus viridis)*, dans la Tannaz des Follatères, une lumière relative d'environ 1 : 500 à 1 : 1000. Pour *Schistostega, Mnium hymenophylloides* et les deux mousses ci-dessus mentionnées, la lumière égale à 1 : 100 à 1 : 500 peut être considérée comme optimale.

GAMS (1918) a observé sur un bloc de gneiss (au-dessus de Branson, 1260 m.), face nord recevant 1 : 7 de luminosité relative: *Grimmia elatior* et *Hedwigia albicans;* et, dans une niche humide du même bloc, exposition nord-ouest: *Neckera complanata* et *Metzgeria furcata*, avec une luminosité relative 1 : 2000.

AMANN (1922) indique les associations suivantes sur les blocs de poudingue tertiaire dans le Léman:

1° Sur la face nord (éclairage 1 : 5):

Tortella tortuosa 5[1]
Ctenidium molluscum 5
Drepanium cupressiforme 4
Schistidium apocarpum 4
Bryum gemmiparum 2
— *capillare* 2
Hyophila riparia 2
Syntrichia montana 2
Trichostomum crispulum 2
Hygrohypnum palustre 1
Bryum caespiticium 1
Camptothecium lutescens 1

Dans les cavités et les fentes profondes (éclairage 1 : 200):

Mnium rostratum 3
Leptodon Smithii 2
Eurynchium praelongum 1
Fissidens sp. 1
Scapania sp. 1

2° Faces sud

Grimmia tergestinoides 5
Schistidium apocarpum 4
Syntrichia montana 4

3° Surfaces horizontales:

Dialytrichia Brebissoni 4
Drepanium cupressiforme 2
Schistidium apocarpum 2
Eurynchium crassinervium 1

dans une cavité (éclairage 1 : 50):

Anomodon viticulosus 2
Neckera Besseri 1
Rhynchostegium murale 1

Et pour un mur de soutènement:
Exposition W:

Didymodon rigidulus 4
Homalothecium sericeum 4
Barbula revoluta 4
— *vinealis* 3
Bryum caespiticium 3
Tortula muralis 2
Orthotrichum anomalum 2
Grimmia orbicularis 2
Bryum capillare 1
Tortella inclinata 1
Bryum argenteum 1
Gymnostomum calcareum 1
Encalypta streptocarpa 1
Amblystegium varium 1
Hygroamblystegium filicinum

Exposition E:

Barbula revoluta 4
Tortula muralis 5
Bryum caespiticium 2
— *capillare* 1
Homalothecium sericeum 1
Amblystegium serpens 1
Funaria hygrometrica

Exposition S:

Syntrichia montana 5
Tortula muralis 5
Grimmia orbicularis 4
Bryum argenteum 3
Crossidium squamiferum 3
Barbula revoluta 3
Aloina ambigua 1
— *rigida* 1
Orthotrichum anomalum 1
Homalothecium sericeum

[1] Ces chiffres indiquent la fréquence relative à l'échelle de 1—5.

Exposition N:

Encalypta streptocarpa 5	*Grimmi crinita* 2
Tortella tortuosa 4	— *orbicularis* 2
(*Collema* sp. 4)	*Bryum capillare* 2
Orthotrichum anomalum 3	*Barbula vinealis* 2
Tortula muralis 3	*Homalothecium sericeum* 2
Tortella inclinata 3	*Didymodon rigidulus* 1
Schistidium apocarpum 3	*Scapania* sp.
Barbula revoluta 3	

Ces murs étant tous du même âge écologique, formés des mêmes matériaux et rapprochés les uns des autres, ces différences de florule ne dépendent que de l'éclairement et de l'orientation par rapport au vent dominant.

Il serait facile de multiplier ces exemples.

Le rapport entre l'éclairage des stations couvertes (forêts, cryptes, etc.) et celui des découvertes n'est pas constant. Ce rapport est plus faible pour les rayons solaires non voilés; il est plus fort pour l'éclairage par ciel couvert et une lumière diffuse.

RÜBEL (1906) a insisté sur ces différences énormes de l'éclairage, suivant l'exposition, dans les zones élevées. Il donne les chiffres suivants: pour la lumière directe (8 VI à 11 h): nord 100, sud 545.

Au point de vue de la tolérance, nous pouvons constater que certaines espèces *actinophères* sont capables de s'adapter à un rayonnement actinique très considérable: c'est le cas tout particulièrement pour les mousses des stations découvertes des hautes régions.[1]

D'autres mousses, par contre, que l'on pourrait qualifier d'*aphotiques*, peuvent vivre dans l'obscurité presque complète ou même totale. Tel est, p. ex., *Isopterygium depressum*, qui croît dans la Drachenhöhle près Mixnitz (Steiermark), par une intensité lumineuse relative de 1 : 1380 (LÄMMERMAYER, cité d'après GREBE 1912).

Puis *Isopterygium Muellerianum* récolté dans la grotte de Trebiciano (Trieste), dans une obscurité absolue (NEGRI 1920).[2]

Ces préférences, exigences et tolérances des différentes mousses par rapport à l'éclairage se traduisent par le fait que certaines espèces saxicoles ou arboricoles, adaptées à des conditions spéciales d'intensité et d'incidence de l'éclairage, ne se trouvent que sur des surfaces plus ou moins verticales, tandis que d'autres préfèrent ou exigent des substrats horizontaux ou peu inclinés.

D'après leurs exigences ou leurs préférences sous le rapport de la lumière, nous pouvons distinguer des mousses:

héliophiles vivant de préférence dans les stations recevant non attenuée la lumière directe du soleil,

[1] Mousses *euryphotes* de H. GAMS (1927).

[2] Voir aussi à ce sujet: BITTNER, K., Oesterr. Botan. Zeitschr., LV, 1905, p. 305. Et, pour les expériences de culture de mousses dans l'obscurité: De FOREST HEALD, FR., Botan. Gazette, XXVI, 1898, pp. 25–45 et 160—212, cités par NEGRI l. c.

photophiles ou *mésophotophiles* des stations à éclairage moyen (lumière diffuse surtout),

sciaphiles recherchant les stations ombragées (lumière diffuse atténuée),

lucifuges vivant exclusivement dans les stations relativement très peu éclairées ou même obscures.

Chacune de ces catégories comprend des espèces *obligées* ou *préférentes, exclusives* ou *tolérantes.*

Certaines espèces (fort peu nombreuses) sont plus ou moins indifférentes *(photo-adiaphores).*

L'adaptation des mousses aux conditions lumineuses est du reste plus nuancée et plus compliquée que ne pourrait le faire croire la classification très sommaire indiquée ci-dessus. Parmi les photophiles, on pourrait distinguer des espèces *apriques* recherchant des stations très découvertes, et d'autres *semiapriques* des stations à demi découvertes, telles p. ex. que la lisière des forêts, etc. De même, le degré d'ombrage qu'exigent les espèces sciaphiles est fort différent: taillis et forêts plus ou moins touffus, parois orientées au nord, etc. Les cavités et fissures très sombres sont les stations préférées des espèces lucifuges.

Ici aussi, il ne faut pas perdre de vue que, pour chaque station, l'adaptation doit se faire en même temps à d'autres facteurs biologiques que la lumière, tels que l'humidité, les variations de température, le vent, la concurrence vitale, etc. qui sont fort différents dans les stations découvertes, abritées, ombragées, etc. Il résulte de celà que l'importance relative du facteur lumière n'est pas toujours facile à apprécier.

Caractères d'adaptation

L'adaptation des mousses aux conditions lumineuses a pour effet de réaliser, d'une part, l'utilisation efficace de la lumière, d'autre part, la protection de la plante contre l'excès ou le défaut de lumière.

L'utilisation maximale d'une lumière faible, ainsi que la résistance à un rayonnement lumineux intense dépendent toutes deux, en première ligne, d'une adaptation fonctionnelle spéciale de l'appareil chlorophyllien lui-même.

Un premier facteur, d'ordre physiologique aussi, est l'héliotropisme intense, positif en général, de la tige et du pédicelle, qui s'observe chez un grand nombre d'espèces. L'héliotropisme des axes est très prononcé chez beaucoup de Bryacées de la zone alpine. Il suffit de placer ces mousses vivantes dans l'obscurité pendant quelques jours ou même quelques heures, pour les voir pousser des rejets allongés microphylles qui vont au loin chercher la lumière *(Pohlia gracilis).*

La position des organes de la mousse par rapport à l'incidence des rayons lumineux dépend aussi de cette adaptation. Chez les espèces adaptées à une lumière vive et aux rayons directs du soleil, l'axe de la tige et des ramifications est parallèle à la direction moyenne de ces rayons *(position photo-orthotrope)*. C'est le cas, par exemple, pour la grande majorité des mousses acrocarpes. Il résulte de cette disposition, qui doit être considérée comme protectrice contre l'excès de lumière, que la surface exposée à la lumière directe est réduite à un minimum grâce à l'ombre portée par les feuilles supérieures sur les inférieures. Chez ces mousses, la surface des feuilles est placée obliquement à l'incidence lumineuse moyenne: l'angle d'incidence est minimum chez les espèces héliophiles dont les feuilles sont dressées presque parallèlement à la tige ou même appliquées à celle-ci.

Chez la plupart des pleurocarpes sciaphiles, au contraire, la tige est couchée et parfois étalée dans un plan normal à l'incidence des rayons lumineux *(position photo-plagiotrope)*. Cette position réalise des conditions très favorables pour l'utilisation de la lumière, surtout lorsqu'elle est accompagnée de la disposition des feuilles «en mosaïque» qui fait qu'elles ne se trouvent pas dans l'ombre portée par les autres feuilles (JANZEN 1912).

Comme exemples de mosaïque des axes, on peut citer les *Ctenidium* (Pl. VIII 2), *Ptilium* (Pl. XXIV 2), *Hylocomium splendens* (Pl. XII 2), *Thuidium tamariscinum* (Pl. XXXII 2), etc. Et pour la mosaïque des feuilles: *Neckera* (PI. XXI), *Homalia, Pterigophyllum* (Pl. XXIV 3), *Plagiothecium* (Pl. XXII 3), etc. Ces mousses «en mosaïque» sont rares ou nulles dans les forêts peu ombreuses (chênes, mélèzes, pins).

Comme COESFELD (1892) l'a signalé, la croissance pennée des axes cesse, chez les mousses des forêts, à l'arrière-saison. Elles sont recouvertes ensuite par les feuilles mortes, les détritus, puis par la neige. A la fin de l'hiver, le rejet principal croît d'abord verticalement, obéissant au géotropisme, tant qu'il se trouve dans l'obscurité, jusqu'à ce qu'il ait percé la couverture. Dès que sa pointe arrive à la lumière, elle se recourbe et l'allongement se fait alors perpendiculairement à l'incidence lumineuse. Il résulte de ces alternatives saisonnières une *croissance en étages* particulièrement accusée chez *Hylocomium splendens, Thuidium tamariscinum,* etc.

La position relative du sporophyte, chez les mousses, dépend, elle aussi, de l'incidence lumineuse: avec LOESKE (1910, p. 115), on peut dire qu'elle est telle que le tissu assimilateur du sporogone se trouve placé dans des conditions optima. Ici aussi, nous observons des sporophytes dressés (position parallèle aux rayons lumineux), et des sporophytes à direction plus ou moins oblique, soit par la position du pédicelle (dressé, incurvé, arqué), soit par celle de la capsule (dressée, inclinée, nutante, pendante). Le développement dorsiventral du sporo-

gone paraît être déterminé par l'éclairage unilatéral (GOEBEL 1915; LOESKE 1910, p. 141).

Nous ne possédons pas d'observations de *phototropie* chez les mousses, en désignant sous ce nom la faculté qu'ont certaines plantes de modifier la position de leurs organes: feuilles ou fleurs, suivant la quantité et la direction de la lumière qu'elles reçoivent aux différentes heures du jour et aux différentes saisons. Beaucoup de mousses sciaphiles qui s'adaptent par leur mode de croissance de manière à recevoir le maximum de lumière diffuse, rentrent dans la catégorie des plantes *euphotométriques* de WIESNER; d'autres, dont l'adaptation se fait de manière à recevoir le maximum de lumière directe du soleil, sont des mousses *panphotométriques*.

En fait de dispositions morphologiques et anatomiques particulières qui peuvent être considérées comme propres à favoriser l'utilisation de la lumière, chez les mousses, nous pouvons citer:

a) l'abondance et la position des chloroplastes (particulièrement chez les mousses aquatiques immergées),

b) la forme des cellules en lentilles positives, telle qu'elle s'observe chez le protonema du Schistostega, p. ex., où les chloroplastes se rassemblent au foyer très éclairé de ces lentilles,[1]

c) les papilles épidermiques pouvant remplir le rôle d'organes propres à condenser la lumière sur une partie du contenu cellulaire. Chez Breutelia, p. ex., chaque cellule porte à son extrémité (sur la face dorsale de la feuille) une papille transparente en forme de lentille sous laquelle les chloroplastes se rassemblent.

Il se peut que les mamilles ou protubérances convexes bien accusées qui se trouvent à la surface extérieure des cellules foliaires chez certaines mousses sciaphiles (*Cynodontium*, *Timmia*, p. ex.) jouent un rôle semblable pour la condensation des rayons lumineux sur les chloroplastes.

Au point de vue histologique, on peut remarquer que les mousses de la catégorie des platydictyées sont des sciaphiles-hygrophiles (Rhodobryum, Mniacées, Pterygophyllum, etc.); les microdictyées, par contre, sont des photophiles-xérophiles (Trichostomées, Pottiacées, Grimmiacées, etc.).

Les cellules lenticulaires convexes se retrouvent du reste chez d'autres mousses des stations très ombragées. Elles se retrouvent de même chez nombre d'autres mousses

[1] En outre de la forme lenticulaire de la cellule, il paraît y avoir, chez Schistostega, une disposition spéciale des chloroplastes qui leur permet de réfléchir la lumière reçue (disposition en réflecteur). Le phénomène lumineux très spécial que présente la protonema de cette mousse, est dû, non seulement à une condensation de la lumière, mais aussi à un «effet de phare», résultant de la réflexion des rayons lumineux par une surface réfléchissante placée au foyer et renvoyant cette lumière à travers la lentille.

de la même catégorie: *Mnium* spec., *Rhynchostegium rotundifolium, Fegatella conica,* etc. (KERNER v. MARILAUN, 1887, p. 359, les a déjà indiquées chez le Pterigophyllum).

L'éclat métallique bleuâtre spécial que l'on observe chez certaines plantes des stations très ombragées: *Selaginella* sp., *Trichomanes* tropicales, etc., se retrouve chez quelques mousses de nos régions, telles que *Pohlia cruda, Mniobryum albicans,* etc.

D'après mes observations, l'éclat métallique doré particulier des feuilles de *Pohlia cruda* est dû:

1° à la régularité et à l'étroitesse du réseau cellulaire, l'épaisseur des parois collatérales étant égale à celle du lumen,

2° aux ponctuations très fines et très serrées de la surface de la cuticule,

3° aux grains de chlorophylle arrondis en forme de lentilles sphériques.

Le contenu de chaque cellule paraît éclairé lorsque les rayons lumineux tombent perpendiculairement à son axe longitudinal; les parois cellulaires elles-mêmes restent obscures.

Le reflet glauque est un effet de diffraction par la ponctuation cuticulaire (vert glauque d'ordre supérieur) analogue aux couleurs des écailles striées des papillons et des élytres de certains coléoptères.

Il y a, en résumé, superpositions de deux effets optiques: diffraction par le réseau cellulaire régulier, et diffraction par la ponctuation cuticulaire. La striation de la cuticule peut être, d'autre part, régardée comme une disposition protectrice capable d'atténuer la lumière trop vive.

Un grand nombre de mousses recherchent les stations couvertes, où elles sont à l'abri d'une insolation intense. La grande majorité de ces cryptogames a besoin de l'abri que leur donnent les plantes phanérogames qui occupent l'étage supérieur de ces stations.

En outre, certaines mousses sont adaptées à des conditions spéciales d'alternatives saisonnières de l'éclairage, comme p. ex. celles qui vivent sous le couvert des forêts d'arbres feuillés où le maximum de lumière a lieu au printemps.

Pour ces mousses, les conditions sont telles que ce maximum ne coïncide pas avec celui pour la chaleur et pour l'humidité: elles accomplissent au printemps celles de leurs fonctions qui dépendent plus spécialement de la lumière.

Il va sans dire que toutes les mousses qui vivent sous nos latitudes sont adaptées aux alternatives régulières de l'éclairage diurne et nocturne. Chez certaines espèces, cette adaptation se manifeste par une position différente des chloroplastes: position nocturne des grains de chlorophylle chez *Funaria hygrometrica* (G. SENN, 1904) (Fig. 1 p. 33).

En fait de dispositions que nous pouvons considérer comme protectrices contre l'effet nocif de la lumière très forte qui peut, le cas échéant, causer la destruction partielle ou complète de la chlorophylle, il faut indiquer principalement les suivantes:

En premier lieu, la formation de pigments protecteurs rouges,

jaunes, bruns ou noirâtres (anthocyane, flavones, etc.) capables d'absorber les radiations nocives. Cette coloration se remarque chez beaucoup de mousses exposées à l'insolation très forte des hautes altitudes (*Andreaea, Dicranoweisia crispula* var. *atrata, Dicranum falcatum, Didymodon rufus, D. giganteus, Schistidium atrofuscum, Grimmia incurva fo atrata, Gymnomitrium adustum, Sarcoscyphus* et *Marsupella* spec., etc.).

La pigmentation intéresse, soit le contenu cellulaire (pigment rouge du *Bryum turbinatum*), soit la membrane seulement (pigments bruns).

A. Sapehin (1911) a démontré expérimentalement l'action protectrice des feuilles de coloration foncée pour les jeunes tissus en voie de croissance.

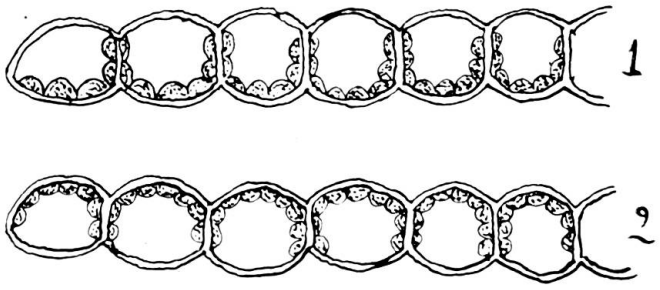


Fig. 1
Funaria hygrometrica. Bord de la feuille. Position des grains de chlorophylle sur les faces supérieure et inférieure de la feuille:
1 dans l'obscurité 2 à la lumière solaire
(D'après G. Senn, l. c.)

Puis la taille plus courte chez les mousses héliophiles: la lumière intense empêche l'allongement des axes;

la dissymétrie photogénique: prononcée surtout chez les hépatiques frondeuses (*Marchantia, Pellia*, etc.);

la disposition verticale des axes parallèle à l'incidence des rayons lumineux (angle d'incidence minimum);

la croissance en touffe serrée, développement du feutre radiculaire;

l'héliotropisme négatif de la tige (*Pohlia polymorpha*);

la disposition et la direction des feuilles: application des feuilles contre la tige et imbrication de manière à se recouvrir partiellement, plissement et enroulement du limbe foliaire;

Suivant la disposition des feuilles par rapport à l'incidence de la lumière, on peut distinguer deux types différents chez les mousses. Chez les unes, à tige dressée, les feuilles présentent une disposition holosymétrique tout autour de la tige. Chez les autres, à tige ordinairement couchée, les feuilles sont plus ou moins aplanies et disposées dissymétriquement dans un plan normal à l'incidence des rayons lumineux (la plupart des Pleurocarpes).

le plissement du limbe, enroulement ou réfléchissement des bords (Aloina, Grimmia, Polytrichum, etc.);

les pointes piliformes, poils terminaux hyalins réfléchissant la lumière et portant ombre. Dans la règle, les feuilles supérieures et comales qui entourent le point de végétation, les fleurs ou le jeune

sporogone, présentent un poil plus développé que les feuilles inférieures;

la localisation du système assimilateur dans des organes et tissus spéciaux (lamelles des *Pterigoneurum* et des *Polytrichum*; filaments des *Crossidium*, etc.) protégés par le limbe, l'enroulement des bords, etc.;

le limbe foliaire bistrate des *Timmiella*, différencié en tissu en palissade à la face supérieure et parenchyme à la face dorsale;

les cellules chlorophylliennes plus ou moins incluses entre les cellules aérifères vides et hyalines *(Sphagnum, Leucobryum)*;

le tissu cellulaire plus fin et plus serré (microdictyées et sténodictyées) en général chez les mousses photophiles que chez les sciaphiles (platydictyées).

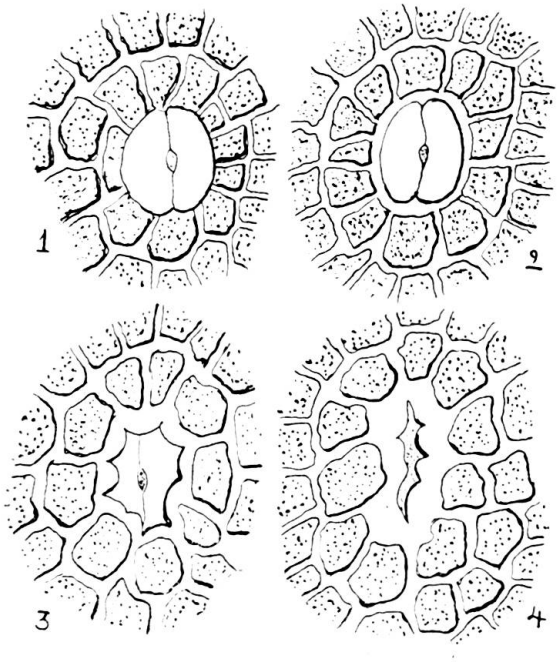


Fig. 2
1. Stomate phanéropore *(Orthotrichum gymnostomum)*.
2. Stomate hémipériphraste *(O. pumilum)*
3. Stomate cryptopore *(O. diaphanum)*
4. Stomate cryptopore *(O. cupulatum)*

Pour chacune de ces catégories histologiques, le tissu cellulaire est d'autant plus serré que l'espèce est adaptée à une lumière plus vive (Grebe, 1918);

la cuticule et les parois superficielles plus épaisses chez les photophiles que chez les sciaphiles (la cuticule est imperméable aux rayons ultraviolets), striation et ponctuations cuticulaires, épaississements cellulaires sous forme de papilles ou de membranes noduleuses *(Rhacomitrium, Grimmia*, etc.: on peut remarquer que les papilles sont moins développées, en général, chez les exemplaires des régions arctiques que chez ceux de mêmes espèces des hautes régions des Alpes;

la protection des organes sexuels par des bractées spéciales, parfois pileuses ou ciliées, souvent imbriquées;

la coloration protectrice rouge ou brune des paraphyses, des parois de l'archégone et de l'anthéridie, celle des tissus du sporogone (protection de l'oosphère, des anthérozoïdes, du tissu sporifère, etc.);

l'héliotropisme négatif du pédicelle (protection du sporogone); la calyptra à surface extérieure lisse, réfléchissante ou pileuse *(Orthotrichum, Ulota, Polytrichum*, etc.);

la position de la capsule et la dissymétrie dorsiventrale du sporogone (Loeske, 1916);

les stomates cryptopores, placés souvent dans les replis de l'exothecium (*Orthotrichum* sp.) (Fig. 2, p. 34).

Relativement aux mousses spécialement adaptées aux stations ombragées, je remarquerai encore que, d'une manière générale, les axes, chez ces mousses sciaphiles, sont plus allongés, et, chez les pleurocarpes surtout, plus ramifiés; les feuilles sont plus larges et plus grandes, tandis que celles des héliophiles ont au contraire une surface réduite.

Biomorphoses (Photomorphoses)

Les biomorphoses produites chez les mousses par les conditions lumineuses, sont nombreuses et variées. Il faut distinguer celles dues à l'action de la lumière en excès et celles attribuables au défaut de lumière.

Les premières (photomorphoses positives) résultent du développement prononcé des dispositions protectrices contre l'excès de lumière: telles p. ex. qu'on le constate chez certaines formes vivant dans des conditions exceptionnelles sous ce rapport.

Les formes condensées, serrées ou compactes de certaines espèces photophiles ou même sciaphiles, qui se rencontrent dans les stations découvertes des hautes régions, peuvent, en partie du moins, être considérées comme des actinomorphoses (*Ditrichum flexicaule* v. *condensatum*, *Bryum pendulum* v. *compactum* [Pl. IV 1], *Orthothecium strictum* [Pl. XXIII 2], etc.).

Cette condensation est accompagnée, en général, de l'application ou de l'imbrication des feuilles (*Ptychodium* sp., formes condensées et imbriquées des *Drepanium* haut-alpins, etc.).

Les photomorphoses des mousses à structure sténodictyée présentent souvent un resserrement du tissus cellulaire, d'où résulte une augmentation de l'éclat soyeux, accompagné d'une coloration plus vive, jaunâtre ou brunâtre. D'une manière générale, les exemplaires des stations plus lumineuses des Alpes ont notablement plus d'éclat que celles de la plaine.[1]

Chez les microdictyées, d'autre part, les actinomorphoses sont caractérisées par un épaississement de la cuticule et des parois cellulaires, le développement des papilles, des poils foliaires, etc., etc.

Certaines mousses sciaphiles silvicoles (*Hylocomium* sp. p. ex.), privées de l'ombrage des arbres par la coupe des forêts, peuvent s'adapter à ce changement et continuer à vivre en se transformant graduellement par développement des dispositions protectrices.

[1] Pour l'évaluation conventionnelle de l'éclat foliaire, voir J. AMANN 1921, p. 65.

Les photomorphoses négatives ou *sciamorphoses* dues au défaut de lumière, sont caractérisées par une coloration verte plus saturée et plus foncée, l'allongement des axes, devenant parfois grêles et rampants, l'espacement des feuilles et leur réduction en largeur, le relâchement du tissus foliaire, la réduction ou disparition des poils hyalins (formae epilosae), etc. Les *cryptomorphoses* (formes *cavernarum, cryptarum,* etc.) (Pl. XIX 2, XXX 2) présentent nettement ces caractères, auxquels on peut encore ajouter la réduction de la taille, la formation des stolons ou de flagelles, et la formation de propagules. Ex. formes capillaires des *Philonotis,* var. *tenellum* du *Hygrohypnum palustre,* var. *nanum* de *Isopterygium elegans, I. nitidulum, Hygroamblystegium filicinum* var. *trichoides, Ctenidium molluscum* var. *gracile, Heterocladium heteropterum* var. *flaccidum* (Pl. IX 2), etc.

Certaines espèces présentent très nettement deux séries parallèles de formes: *lucigenae* et *lucifugae: Molendoa Sendtneriana, M. tenuinervis* (Györffi 1921).

L'adaptation à l'éclairage unilatéral peut produire aussi des formes spéciales (plagiophotomorphoses), comme p. ex. la variété *brachycarpa* du *Pohlia polymorpha.*

Ici aussi, il faut remarquer que ces biomorphoses résultent de causes complexes et qu'à l'influence de la lumière vient s'ajouter celle des variations d'autres facteurs: sécheresse, humidité, etc., de telle sorte que ces formes représentent les résultantes de conditions particulières combinées.

Les sciamorphoses de certaines espèces tout à fait différentes peuvent arriver à se ressembler d'une manière remarquable; telles sont p. ex. celles des *Gymnostomum calcareum, Eucladium verticillatum, Didymodon glaucus.* Nous avons ici un exemple de convergence des formes par épharmose.

Statistique

Espèces héliophiles

A. Propres à la zone inférieure:

a) Terricoles et humicoles

Mildeella bryoides
Phascum rectum
— *curvicollum*
Weisia crispata
Campylopus brevipilus
Pterigoneurum lamellatum
— *subsessile*
Timmiella anomala
Pleurochaete squarrosa
Barbula Hornschuchiana
Pachyneurum Fiorii
Aloina aloides
Tortula canescens
— *cuneifolia*
Funaria mediterranea
— *dentata*
Bryum arenarium

b) Saxicoles

Campylopus polytrichoides
Didymodon riparius
— *cordatus*
Trichostomum nitidum
Crossidium griseum
— *squamiferum*
Syntrichia spuria
— *pagorum*
Grimmia Lisae
— *Cardoti*
Anomobryum juliforme
Bryum murale
Pseudoleskea Artariaei
Haplohymenium triste

B. Habitant les zones inférieures et supérieures:

a) Terricoles, humicoles, etc.

Ditrichum flexicaule
Ceratodon purpureus
— *crassinervis*
— *mollis*
— *conicus*
Pterigoneurum cavifolium
Tortella inclinata
Streblotrichum convolutum
Barbula gracilis
Aloina ambigua
— *rigida*
Syntrichia ruralis
Racomitrium canescens
Bryum comense
— *Kunzei*
— *argenteum*
— *erythrocarpum*
Encalypta vulgaris
Polytrichum piliferum
Thuidium abietinum
Rhytidium rugosum

b) Saxicoles

Pachyneurum atrovirens
Tortula muralis
Syntrichia alpina inermis
— *montana*
Schistidium confertum
— *brunnescens*
— *teretinerve*
Coscinodon cribrosus
— *humilis*
Grimmia anodon
— *arenaria*
— *Doniana*
— *tergestina*
— *tergestinoides*
— *leucophaea*
— *commutata*
— *ovata*
— *orbicularis*
Grimmia pulvinata
— *decipiens*
— *elatior*
— *andreaeoides*
— *montana*
Rhacomitrium sudeticum
— *microcarpum*
— *lanuginosum*
Hedwigia ciliata
Orthotrichum anomalum
— *cupulatum*
— *Schubartianum*
— *rupestre*
Bryum alpinum
— *Mildeanum*
Homalothecium sericeum
— *fallax*

C. De la zone alpine y compris l'étage nival:

a) Terricoles, humicoles, etc.

Dicranum brevifolium
— *albicans*
Campylopus Schimperi
Trematodon brevicollis
Ditrichum nivale
Pottia latifolia
Streblotrichum bicolor
Desmatodon latifolius

Desmatodon systylius
— *suberectus*
— *Laureri*
Syntrichia gelida
Encalypta apophysata
Plagiobryum demissum
Pohlia acuminata
Pohlia polymorpha
Bryum compactum
— *arcticum*
— *inflatum*
— *micans*
— *pseudo-Graefianum*
Ptychodium abbreviatum

b) Saxicoles

Dicranoweisia crispula
Schistidium sphaericum
— *atrofuscum*
Grimmia sessitana
— *Limprichtii*
— *caespiticia*
Grimmia alpestris
— *mollis*
Orthotrichum Killiasii
Bryum Muehlenbeckii
Pseudoleskeella ambigua

Récapitulation

Héliophiles de la zone inférieure	33	27 %
des zones inférieures et supérieures	56	46 %
des zones alpine et nivale	33	27 %
	122	

Mousses héliophiles:			(Flore suisse)
Microdictyées	93	76,2 %	(48,8 %)
Sténodictyées	11	9 %	(29,4 %)
Eurydictyées	18	14,8 %	(18,0 %)
Acrocarpes	112	91,8 %	(70,5 %)
Pleurocarpes	10	8,2 %	(29,5 %)

Conclusions statistiques

1° Les espèces héliophiles représentent le 14 % environ de la flore des mousses suisses.

2° La majorité (près de la moitié) de ces mousses héliophiles habitent à la fois les zones inférieures et supérieures.

Les proportions de celles exclusives à la zone inférieure et de celles propres aux zones alpine et nivale sont à peu près égales.

3° Parmi les héliophiles, les acrocarpes représentent un pourcentage beaucoup plus élevé, les pleurocarpes un pourcentage beaucoup plus faible que celui qui correspond à la flore des mousses suisses tout entière.

4° En ce qui concerne les catégories histologiques, la proportion des microdictyées est beaucoup plus forte, et celle des sténodictyées beaucoup plus faible, chez les héliophiles, que ce n'est le cas pour la généralité de la flore suisse.

Espèces photophiles

Si du nombre total des mousses de la flore suisse, nous déduisons les héliophiles et les sciaphiles et lucifuges, il reste 527 espèces photophiles, dont

27	sphaignes	(5,1 %)
337	acrocarpes	(64,0 %)
163	pleurocarpes	(30,9 %)

soit:

227	microdictyées	43,0 %
165	sténodictyées	31,3 %
107	eurydictyées	20,3 %

Les photophiles représentent ainsi un peu plus du 60 % des espèces suisses.

Espèces sciaphiles et lucifuges

En fait de sciaphiles arboricoles (et parfois saxicoles), on peut indiquer:

Dicranum montanum
— *viride*
Zygodon viridissimus
Ulota Ludwigii
— *Drumondii*
— *Bruchii*
— *crispa*
— *intermedia*
— *crispula*
Orthotrichum leucomitrium
— *patens*
— *Lyellii*
Neckera pennata
— *pumila*
Homalia trichomanoides
Leskeella nervosa
Isothecium myurum
Amblystegium subtile
Drepanocladus contiguus
Drepanium reptile
— *pallescens*
— *fertile*

Et pour les saxicoles proprement dites (au nombre de 86): *Andreaea petrophila*, *Gymnostomum rupestre*, *Gyroweisia*, *Anoectangium*, *Molendoa*, *Rhabdoweisia*, *Cynodontium*, *Oreoweisia*, *Dichodontium*, *Arctoa*, *Dicranum fulvum*, *Fissidens* sp., *Séligériacées*, *Didymodon ruber*, *Trichostomum* sp., *Barbula* sp., *Streblotrichum paludosum*, *Tortula aestiva*, *Grimmia funalis*, *G. torquata*, *Brachysteleum incurvum*, *Braunia*, *Amphidium*, *Zygodon gracilis*, *Orthotrichum urnigerum*, *Encalypta streptocarpa*, *Mielichhoferia nitida*, *Anomobryum concinnatum*, *Plagiobryum Zierii*, *Bartramia Halleriana*, *B. pomiformis*, *Plagiopus*, *Neckera* sp., *Anomodon apiculatus*, *A. longifolius*, *Eurynchium* sp., *Brachythecium* sp., *Rhynchostegiella* sp., *Rynchostegium* sp., *Sematophyllum*, *Thamnium*, *Plagiothecium piliferum*, *Isopterygium depressum*, *Amblystegium confervoides*, *Chrysohypnum Halleri*, *Homomallium incurvatum*, *Drepanium* sp., *Hygrohypnum subenerve*, etc.

Il ne paraît pas utile d'énumérer ici les espèces terricoles et humicoles (au nombre de 109). A titre d'exemples on peut indiquer: *Rhabdoweisia fugax*, *Dicranum majus*, *D. longifolium*, *D. flagellare*, *Dicranodontium* sp., *Campylopus flexuosus*,

Trichostomum cylindricum, *T. mutabile*, *Tortella sinuosa*, *Dryptodon Hartmani*, *D. patens*, *Rhacomitrium* à feuilles non pileuses, *Mnium* sp., *Tetraphis*, *Polytrichum formosum*, *P. alpinum*, *Diphyscium*, *Buxbaumia indusiata*, *Pterigophyllum*, *Orthothecium intricatum*, *O. rufescens*, *Thuidium tamariscinum*, *Brachythecium curtum*, *B. Starkii*, *B. Geheebii*, *B. densum*, *Rhynchostegium rotundifolium*, *Eurynchium Schleicheri*, *B. striatum*, etc., *Plagiothecium undulatum*, *P. neckeroideum*, *P. denticutum*, *P. Roeseanum*, etc., *Isopterygium nitidulum*, *I. elegans*, *I. depressum*, *Oxyrrhynchium Swartzii*, *Amblystegium Sprucei*, *Hypnum crista-castrensis*, *H. incurvatum*, *H. uncinatum*, etc., *Hylocomium umbratum*, *H. brevirostre*, *H. squarrosum*, etc.

Comme espèces lucifuges proprement dites, j'indiquerai:

Seligeria brevifolia
— *pusilla*
Brachyodus
Schistostega
Tetrodontium
Heterocladium heteropterum
Thamnium Lemani
Isopterygium Muellerianum
Drepanium Sauteri
Mnium hymenophylloides

Récapitulation

Mousses sciaphiles et lucifuges:

Sphaignes	4	1,8 %
Acrocarpes	141	63,8 %
Pleurocarpes	76	34,4 %
	221	
Hétérodictyées	5	2,3 %
Microdictyées	105	47,5 %
Sténodictyées	80	36,2 %
Eurydictyées	31	14,0 %

Les éléments sciaphiles et lucifuges, au nombre de 221, représentent le 25,4 % des mousses suisses.

Récapitulation générale

en % des espèces suisses:

Mousses héliophiles	14,0 %
photophiles	60,6 %
sciaphiles et lucifuges	25,4 %

	Héliophiles	Photophiles	Sciaphiles
Sphaignes	—	87,0 %	13,0 %
Acrocarpes	19,0 %	57,1 %	23,9 %
Pleurocarpes	4,0 %	65,5 %	30,5 %
Microdictyées	21,9 %	53,4 %	24,7 %
Sténodictyées	4,1 %	62,0 %	33,9 %
Eurydictyées	11,5 %	68,6 %	19,9 %

En ce qui concerne la fréquence et la quantité, on peut dire que les mousses sciaphiles ont une fréquence moindre que celle des mésophotophiles; mais leur quantité est souvent plus grande.

Les héliophiles sont moins fréquentes que les mésophotophiles; leur quantité est notablement plus faible.

Les lucifuges ont une fréquence et une quantité minimales.

b) Facteurs matériels

1° Humidité

Milieu. En ce qui concerne le milieu dans lequel elles vivent, les mousses se répartissent en deux catégories principales:

les mousses aquatiques (hydrophytes), et

les mousses aériennes (aérophytes).

Un grand nombre d'espèces, que l'on peut qualifier d'amphibies (hélophytes), vivent immergées ou submergées dans l'eau, soit partiellement, soit temporairement. Nous devons les rattacher aux mousses aériennes, en ne considérant comme aquatiques que les mousses vivant complètement et continuellement immergées ou submergées, abstraction faite d'une émersion accidentelle et passagère qui peut survenir dans certains cas.

Mousses aquatiques

Les mousses aquatiques proprement dites (hydatophytes) appartiennent sans exception au *benthos,* c.-à-d. à la végétation fixée sur un substrat immergé ou submergé. On ne connaît pas, jusqu'ici, de mousses *planctoniennes*, c.-à-d. non fixées, flottant ou nageant librement comme certaines algues.

Relativement à la profondeur, nous pouvons distinguer les mousses du benthos profond, dont les seules connues jusqu'ici sont:

1° le *Thamnium Lemani* (SCHNETZLER), qui vit dans le Léman, à une profondeur de 54 m. environ, fixé aux blocs calcaires erratiques de la «Barre d'Yvoire» (Fl. M. suisses II, p. 326) (Pl. XXIX 2);

2° le *Brachythecium rivulare* var. *lacustre* Amann, vivant dans le Léman à 30 m. de profondeur (Fl. M. s. II, p. 306 sub. *B. rutabulum*).

Les autres mousses aquatiques faisant partie du benthos des lacs, étangs, pièces d'eau, fossés, etc., ont été observées à des profondeurs très variables, comprises entre quelques centimètres et 25 m. au-dessous du niveau moyen.

Les plus importantes de ces mousses sont:

Octodiceras julianum (Pl. XXII 2), *Fissidens crassipes* (jusqu'à 14 m. de profondeur dans le Bodan),

Fontinalis antipyretica (jusqu'à 25 m. de profondeur dans le Bodan (fo. *lacustris* Fuchsig).

F. gracilis (Pl. X 1), *F. arvernica, F. Kindbergii, F. hypnoides.*

Il faut remarquer que ces mousses, appartenant au type «Najas» de SCHIMPER, peuvent se rencontrer parfois flottant librement après avoir été détachées accidentellement de leur support: elles deviennent alors des mousses «pleustoniennes».

Une autre catégorie de mousses aquatiques du même type comprend des races, variétés et formes immergées et flottantes d'espèces amphibies; ainsi p. ex.:

les formes *fluitans, natans, immersum,* des *Sphagnum tenellum, S. recurvum, S. teres, S. cuspidatum, S. contortum, S. subsecundum, S. intermedium, S. riparium, S. Lindbergii, S. acutifolium, S. squarrosum, S. compactum, S. medium, S. cymbifolium;* les formes aquatiques des *S. innundatum* et *S. laricinum* peuvent être considérées comme les types normaux de ces espèces; puis:

Aulacomnium palustre var. *submersum* Sanio (Pl. I 2), *Climacium dendroides* var. *fluitans* Hüben (Pl. VI 1),

Drepanocladus aquaticus, D. pseudofluitans, D. fluitans,

Calliergon cordifolium v. *fontinaloides* Lange, *C. giganteum* (observé jusqu'à 7 m. de profondeur),

Acroladium cuspidatum v. *fluitans* Warn. et v. *inundatum* Lang,

Scorpidium scorpidioides (jusqu'à 4 m.).

Il arrive assez fréquemment que les mousses du type des «néréïdes» se détachent, elles aussi, accidentellement de leur support et continuent à vivre à l'état flottant à la surface ou sous la surface de l'eau: elles passent ainsi au type des «hydrocharites».

Certaines mousses immergées (*Philonotis* sp., *Bryum neodamense,* etc.), fixées à leur base dans le limon, appartiennent au type des «limnées».

Nous devons considérer encore comme aquatiques, certaines mousses faisant partie du benthos littoral lacustre, qui sont des hydromorphoses submergées d'espèces aériennes, adaptées aux conditions de l'existence aquatique; telles sont:

Gyroweisia tenuis v. *lacustris* Amann (Überlingersee),

Eucladium verticillatum f. *lacustris* Amann (dans le Léman; exondé tous les 4 ans, selon FOREL),

Fissidens crassipes v. *lacustris* Amann (exondé au printemps seulement),

Trichostomum sp. du Léman, émergé durant quelques jours, en avril, tous les 4 ans seulement (F. A. FOREL Léman III, p. 156),

Bryum ventricosum (à 1—1,5 m. de profondeur dans le Bodan, avec *Littorella)*,

Bryum neodamense, formes immergées (20—50 cm.),

Hygrohypnum palustre var.

Enfin, et au même titre que les précédentes, les mousses du benthos fluvial, telles que:

Trichostomum Baurianum (à 6–8 m. dans l'Altrhein) (type «Isoetes»),

et celles du type «Podostemon»: *Fissidens rufulus, Mildeanus, grandifrons* (cette dernière jusqu'à 8 m. de profondeur), *Cinclidotus fontinaloides, aquaticus, danubicus* (Pl. V 1),

Schistidium alpicola v. *rivulare,*

Fontinalis antipyretica, F. gracilis (Pl. X 1), *F. seriata, F. squamosa,*

Brachythecium rivulare var. *fluitans* et *cataractarum,*

Hygroamblystegium irriguum, H. fluviatile, H. fallax, H. irrigatum, H. virescens,

Drepanocladus hamifolius (Pl. XVI 1), *D. fluitans, D. exannulatus, D. purpurascens, D. Rotae, D. Schulzei,*

Hygrohypnum palustre var., *H. arcticum, H. cochlearifolium, H. dilatatum, H. molle, H. alpinum, H. ochraceum.*

Ces mousses sont constamment submergées dans certaines stations, ou bien l'émersion n'a lieu qu'exceptionnellement et à des périodes très distantes (de plusieurs années parfois) ou pendant un temps très court.

A propos des conditions spéciales auxquelles les mousses aquatiques sont soumises, il faut remarquer tout d'abord que le contact permanent avec l'eau à l'état liquide, réduit à un minimum l'utilité des éléments conducteurs (hadromes), spécialement du faisceau central de la tige, et du tissu auxiliaire de la nervure foliaire. Le faiseau central manque p. ex. dans la var. *irriguum* du *Trichostomum crispulum*, alors qu'il existe chez le type.

Il va de soi que les dispositions propres à réduire la respiration: feutre radiculaire, cuticule épaissie, papilles, imbrication, crispation des feuilles, etc., que nous observons chez les mousses aériennes, font défaut dans la règle aux aquatiques.

Il en est de même des organes et tissus aérifères, tels que la couche épidermique de la tige, le tissu aérifère et les stomates de la capsule, qui manquent chez *Octodiceras, Cinclidotus, Fontinalis.*

Les principales conditions mécaniques sont les suivantes: pression hydrostatique, diminution de l'action de la pesanteur, effets mécaniques de traction par l'eau courante.

Les conditions physiques: diminution et modification de la radiation totale, de la lumière, de la chaleur, atténuation des variations thermiques (climat thermique spécial).

Conditions physico-chimiques: pression osmotique et concentration du milieu, quantité et qualité des gaz dissous (O, CO_2, H_2S, méthane), réaction (ionisation) du milieu, présence et concentration des sels actifs dissous: $CaCO_3$, $CaSO_4$, alun, fer, etc., présence et proportion de matières en suspension colloïdale ou mécanique (argile, limon).

La pression hydrostatique croissant de 1 atmosphère environ pour 10 m. de profondeur d'eau, le *Brachythecium lacustre* du Léman est soumis à une pression de 3 atm., le *Thamnium Lemani* à 5—6 atm. Nous ignorons par quelles dispositions l'organisme de ces mousses s'adapte à ces conditions très exceptionnelles. Nous avons ici un exemple de l'amplitude remarquable de la faculté d'adaptation de ces végétaux à des conditions biologiques extrêmes: la pression atmosphérique moyenne à laquelle sont soumises les mousses vivant à l'altitude de 4000 m., étant de 0,6 atm. environ, cela représente une variation de pression dans la proportion de 1 à 10 en général. Pour le *Thamnium alopecurum*, spécialement, qui a été observé en Suisse jusqu'à l'altitude de 1750 m., cette variation est de 1 à 6.

Pour les autres mousses aquatiques observées jusqu'à 8 m. de profondeur, la pression hydrostatique est beaucoup moins différente de la pression atmosphérique moyenne.

Par le fait de l'immersion, les mousses aquatiques sont soustraites en partie à l'action de la pesanteur: il en résulte un allègement de leur système mécanique qui, en l'absence d'autres influences contraires, peut entraîner une réduction notable de celui-ci.

Du point de vue mécanique, il est nécessaire de faire une distinction entre les conditions auxquelles sont soumises les mousses aquatiques suivant qu'elles vivent dans l'eau immobile ou très calme ou bien dans l'eau courante ou agitée.

Tandis que les premières *(limnéphytes)* ne sont soumises à aucun effet mécanique de traction, les secondes *(rhéophytes)* ont à supporter, du fait du déplacement de l'eau, des tractions parfois considérables.

L'adaptation des limnéphytes à ces conditions spéciales d'hydrostase se traduit par la réduction plus ou moins considérable du système mécanique, telle qu'elle s'observe p. ex. chez les Sphaignes aquatiques. Les platydictyées dont les feuilles n'ont pas de système mécanique développé manquent chez les mousses aquatiques.

L'adaptation des rhéophytes aux eaux courantes entraîne, au contraire, un renforcement, en général très accusé, de ce système.

Beaucoup d'espèces aquatiques présentent du reste des formes

d'adaptation à ces deux modes du milieu aquatique: formes hydrostatiques et formes hydrorhéiques.

Comme exemple des premières, je citerai: *Fontinalis antipyretica* var. *latifolia* et *laxa* Milde (Pl. X 2), *F. hypnoides*, *F. arvernica*, *F. Kindbergii*, *Climacium dendroides* var. *fluitans* Hüben (Pl. VI 1), *Brachythecium rivulare* var. *fluitans* Lamy, *Drepanocladus vernicosus* var. *turgidus* (Jur.), *D. aduncus* var. *intermedius* Schimp. f. *submersa*, *D. aquaticus* Sanio, *D. simplicissimus* Warn., *D. fluitans*, *Hygrohypnum molle*, Calliergon *cordifolium* var. *fontinaloides* Lange, *C. sarmentosum* var. *pseudogiganteum* Amann, *Thamnium alopecurum* var. *protensum* Timm (Pl. XXX 1), etc.

Chez un certain nombre de ces formes, vivant dans l'eau à température relativement élevée, on observe le développement des espaces intercellulaire aérifères et des hydatodes en général.

La réduction du système mécanique, qui s'observe plus ou moins prononcée chez toutes les mousses aquatiques vivant dans l'eau calme, intéresse surtout la zone corticale de la tige à parois cellulaires peu épaissies, la nervure de la feuille dépourvue de faisceaux stéréides, les cellules basilaires à l'insertion de la feuille, à parois non épaissies, les bords de la feuille unistrates non épaissis, non marginés, ordinairement plans, le pédicelle très court ou nul, à tissu peu épais, etc.

Les mousses vivant dans les eaux agitées, les cours d'eau à courant fort: rapides, chûtes, cataractes, la zone du rivage des lacs où déferlent les vagues, sont soumises, du fait du mouvement du milieu, à des efforts de traction souvent considérables, auxquels viennent s'ajouter, dans certains cas, les effets mécaniques produits par les solides charriés par l'eau: limon, sable, gravier, etc.

Pour résister à l'arrachement, à la lacération et à l'usure auxquels elles sont exposées, ces mousses rhéophytes présentent des dispositions morphologiques spéciales consistant surtout en un développement très marqué des éléments mécaniques: sclérenchyme prosenchymateux, épaississement et renforcement des parois cellulaires, des tissus de la tige, de la nervure, de l'insertion et des bords des feuilles, etc. (feuilles bistrates et tristates, à parois cellulaires épaissies, du *Fissidens grandifrons*). C'est ainsi que, chez les formes hydrorhéiques du *Rhynchostegium rusciforme*, le cylindre cortical de la tige est composé de 5 à 6 couches de cellules substéréides très épaissies, alors que chez les formes des eaux calmes, ce même cylindre ne comprend que 3 ou 4 couches cellulaires à lumen plus grand (Warnstorf 1906, p. 790).

Une rhéomorphose du *Hygrohypnum ochraceum* du Gd. St. Bernard a des feuilles fortement décurrentes et épaissies à l'insertion, si bien qu'arrachées, elles

emportent toujours un fragment de l'épiderme de la tige. Celle-ci offre du reste une grande résistance à la rupture par traction.

D'autre part, ces types hydrorhéiques (type Podostemon de SCHIMPER) sont caractérisés par une réduction marquée des surfaces vulnérables, du diamètre de la tige, des axes secondaires, par l'espacement et l'allongement des feuilles, la réduction du limbe pouvant aller parfois jusqu'à sa disparition totale, le développement et le renforcement de la nervure persistante dans beaucoup de cas.

La forme curieuse du *Rhynchostegium* rusciforme récoltée par MARI, au Tessin, que j'ai décrite et figurée (Fl. M. S. II, p. 325, Pl. XII) sous le nom de var. *simplicissimum*, est un exemple remarquable de rhéomorphose poussée à l'extrême. La plante n'est plus représentée ici que par la tige très verte, allongée et ramifiée, portant quelques rudiments de feuilles réduites à la nervure (Pl. XXVI 1).

Chez la var. *lacustris* du *Gyroweisia tenuis* la torsion hélicoïdale de la tige représente sans doute une disposition mécanique propre à augmenter sa flexibilité et sa résistance à l'action brisante des courants.

Les associations de néréides, dans les cours d'eau à pente forte, qui charrient beaucoup de limon et de gravier, comprennent exclusivement des mousses et des algues.

Les mousses aquatiques font du reste défaut aux torrents glaciaires chargés de limon et de sable.

En général, les mousses rhéomorphes sont fixées très solidement au support par des paquets de rhizoïdes abondants et résistants: ex. *Hymenostylium curvirostre* var. *riparium* (AMANN 1922, p. 35), *Hyophila riparia*, etc. Certaines formes adhèrent au support sur presque toute leur longueur par des organes fixateurs (haptères).

Les rhéomorphoses bien caractérisées sont présentées par les types aquatiques suivants:

Diobelon squarrosum var. *frigidum* Lor. *forma*,
Pohlia gracilis var. *filum* (Schimp.),
Homalia trichomanoides var. *amphibia* Amann,
Rhynchostegium rusciforme v. *cataractarum*, v. *simplicissimum*,
Brachythecium rivulare v. *cataractarum* Schimp.,
B. plumosum v. *spinifolium* Mönkemeyer,
Hygroamblystegium irriguum var. *spinifolium* Schimp.,
H. filicinum v. *fallax* H. et T.,
H. formianum, *H. crassinervium* Ren. varr. *prolixum* De Not. et *submersum* Pfeffer, *H. irrigatum* varr. *fluitans* Br. Eur. et *elatum* Holl.,
Cratoneurum commutatum subspec. *commutato-virescens* Amann varr. *pachyneurum* Schimp. et *calcareum* Lor.,
Drepanocladus revolvens fo. *spinifolius* Amann, *D. Rotae* (De Not.), *D. Schulzei* Limpr.,
Drepanium arcuatum varr. *immersum* Amann et *melanotium* Amann,

Hygrohypnum palustre var. *alpinum* Amann, *H. arcticum*, *H. alpinum* var. *virescens* Amann, *H. dilatatum* var. *duriusculum* De Not.,

Calliergon giganteum var. *falcatum* Amann, *C. sarmentosum* var. *fontinaloides* Bergr.

Le *Thamnium Lemani* Schnetzler, qui représente fort probablement une hydromorphose abyssale du *T. alopecum*, paraît être, en même temps, une rhéomorphose due aux courants sous-lacustres décelés par M. ANDRÉ (Bull. soc. vaud. sc. nat. 11. 1. 22) à la Barre d'Yvoire où se trouve sa station. C'est ce qui explique la présence, dans la tige, d'un tissu à parois épaissies, la couche corticale substéréide, la nervure très robuste, biconvexe, etc.

Le bombement ou creusement du limbe foliaire (feuilles cochléariformes, cymbiformes, ex. *Hygrohypnum cochlearifolium)* représente aussi, dans une certaine mesure, une disposition protectrice propre à renforcer la résistance mécanique. Il en est de même pour les feuilles carénées *(Fontinalis* sp.), tubuleuses *(Dichelyma)*, condupliquées, à marge épaisse *(Cinclidotus)*.

Le revêtement visqueux ou muqueux, souvent considérable, à la surface des feuilles, produit par les organismes avec qui les mousses aquatiques vivent en symbiose: bactéries, protozoaires, algues, etc., constitue souvent une protection efficace contre l'action nocive des solides charriés par l'eau.

Les mousses évitent du reste, en général, les stations où elles seraient exposées à l'action des courants violents: elles se fixent de préférence sur les surfaces verticales et surplombantes disposées «à l'ombre du courant» de manière à ce que la masse d'eau tombant passe par dessus. Sur le rivage des lacs, les mousses recherchent de même les stations abritées contre l'action directe de la vague déferlante.

Radiation totale et lumière

Du fait de leur habitat dans un milieu dont les propriétés absorbantes diffèrent notablement de celles du milieu aérien, les mousses aquatiques sont soumises, en ce qui concerne la radiation, à des conditions particulières, qui doivent se traduire par des phénomènes d'adaptation spéciaux.

Suivant les propriétés physiques et la composition chimique de l'eau, son pouvoir absorbant pour les différentes radiations actiniques et thermiques varie considérablement. Les phénomènes d'adaptation (actinomorphoses) que présentent les mousses aquatiques n'ont pas encore été étudiés. En ce qui concerne les radiations lumineuses, nous devons remarquer qu'elles sont soumises, en général, à des conditions d'éclairage diminué. Cette atténuation est considérable pour le *Tham-*

nium Lemani, habitant la zone crépusculaire ou *disphotique* du lac; elle est encore très notable pour le *Brachythecium lacustre* vivant sous 30 m. d'eau.

On sait que l'absorption, par l'eau, des rayons du spectre solaire est plus forte pour le rouge et le jaune que pour ceux à ondulation plus courte. Les radiations favorables à l'assimilation disparaissent avant les rayons chimiques. La lumière de la profondeur est par conséquent peu favorable à l'assimilation.

A 60 m. de profondeur, la faible lumière dont la mousse jouit est encore assez active, en hiver du moins, pour brunir le chlorure d'argent (F. A. Forel 1895, p. 434); elle suffit aussi à l'accomplissement de la fonction photochimique de l'appareil chlorophyllien.

D'une manière générale, les principaux phénomènes d'adaptation à cette diminution de lumière, que nous constatons chez les mousses aquatiques, consistent en:

1° un développement notable de l'appareil chlorophyllien: les cellules de tous les tissus sont bondées de chloroplastes disposés normalement à l'incidence des rayons lumineux;

2° la réduction de la cuticule et de l'épaisseur des parois cellulaires superficielles, le défaut d'épaississement de ces parois (papilles, etc.);

3° l'allongement des axes et leur disposition telle que la plus grande surface possible des tissus assimilateurs soit exposée à la lumière. Dans les eaux à surface découverte, recevant directement les rayons solaires, les feuilles sont disposées verticalement (protection contre l'excès de lumière); dans les eaux couvertes (forêts), les feuilles sont larges et étalées.

Il est probable, en outre, que la fonction chlorophyllienne présente, elle-même, une adaptation qualitative spéciale à la faible intensité et aux longueurs d'onde particulières des rayons lumineux et photochimiques capables de pénétrer à une certaine profondeur.

L'absorption des radiations lumineuses et autres dépendant, dans une mesure très notable, de la quantité et de la nature des matières en suspension dans l'eau, peut présenter des variations très accusées suivant les saisons. C'est le cas pour les eaux des torrents alpins, celle des petits lacs, etc. Ces variations plus ou moins régulières sont l'une des causes efficientes des formes saisonnières différentes présentées par beaucoup de mousses aquatiques.

Radiation thermique

Les conditions thermiques auxquelles sont soumises les mousses aquatiques, sont notablement différentes de celles du milieu atmosphérique.

Tout d'abord, les conditions de température sont plus constantes, moins rapidement variables que dans l'air. C'est surtout le cas pour les eaux profondes, celles agitées ou courantes, tandis que les eaux stagnantes de faible profondeur peuvent présenter des conditions de température quotidiennes et saisonnières beaucoup plus considérables: ces eaux s'échauffent rapidement lorsqu'elles sont exposées au soleil.

Ces variations thermiques, dans le temps et dans l'espace, diminuent d'amplitude avec la profondeur: elles sont presque nulles pour les couches profondes. Les conditions thermiques, dans le milieu aquatique, sont du reste moins extrêmes (abstraction faite du cas très particulier des sources chaudes) qu'elles peuvent l'être dans l'air, l'égalisation thermique étant plus rapide. D'une manière générale, les mousses aquatiques sont protégées contre le froid.

Les variations locales peuvent cependant être assez considérables: dans une nappe d'eau tranquille, p. ex., l'eau de la surface et celle des parties peu profondes, sur les bords, peut s'échauffer notablement. Ces différences peuvent déterminer une sélection locale, certaines mousses croissant de préférence dans les eaux à température relativement élevée, d'autres préférant les eaux fraîches ou froides.

Le milieu aquatique présente ainsi des climats thermiques bien différents, quoique moins variés et moins extrêmes que ceux du milieu aérien.

Pour les mousses aquatiques aussi, nous pouvons distinguer des types micro- ou sténothermophiles, mésothermophiles et thermophiles.

En fait d'espèces aquatiques que l'on peut considérer comme thermophiles, la flore suisse ne comprend guère que les *Fontinalis Kindbergii* et *arvernica* du Ceresio.

La très grande majorité des mousses aquatiques de notre pays, habitant les zones inférieure, moyenne et subalpine, doivent être considérées comme des mésothermophiles.

Comme micro- et sténothermophiles, nous pouvons citer:

1° les mousses des profondeurs du Léman (température constante de 6 à 8°); *Thamnium Lemani* (Pl. XXIX 2) et *Brachythecium rivulare* var. *lacustre*,

2° celles des torrents alpins ou des sources à eau constamment froide: *Diobelon squarrosum* var. *frigidum* (Pl. IX 1), *Drepanocladus arcuatus* varr. *immersus* et *melanotius*, *Hygrohypnum arcticum*, *H. cochlearifolium*, *H. alpinum* var. *virescens*, etc.,

3° celles des torrents, des étangs et des lacs alpins, dont l'eau, à température généralement basse, est susceptible, dans certaines conditions, de s'échauffer jusqu'à 10 et 15°: *Hydrogrimmia*, *Pohlia gracilis* var., *Drepanocladus purpurascens*, *D. Rotae*, *D. Schulzei*, *Hygro-*

hypnum dilatatum, H. molle, H. alpinum, H. ochraceum, H. palustre var. *alpinum, Calliergon sarmentosum*, etc.

D'une manière générale, les mousses, comme les phanérogames aquatiques, soumises à des conditions thermiques et autres moins variées et moins variables que les mousses aériennes, ont des aires de dispersion en général très étendues: beaucoup d'espèces mésothermophiles sont des cosmopolites.

Conditions physico-chimiques et chimiques

Les mousses aquatiques étant en contact par toute leur surface avec le milieu, les facteurs chimiques et physico-chimiques doivent agir plus fortement sur ces mousses que sur les aériennes, qui, dans la règle, ne sont en contact avec le sol que par une partie réduite de leur surface.

La *pression osmotique* du milieu aquatique étant très faible et très uniforme (sauf de rares exceptions), il n'y a pas lieu de considérer des phénomènes d'adaptation des mousses aquatiques à des conditions diverses de ce facteur, qui ne paraît pas exercer d'influence sur l'organisme de ces végétaux.

La pression osmotique des eaux de sources faiblement minéralisées peut être évaluée à 0,6—0,7 atmosphères ($\Delta = 0{,}05—0{,}06°$).

Par contre, la quantité et la qualité des gaz dissous dans l'eau sont susceptibles de présenter des variations relativement considérables, en relation déjà avec celles de la température. Les deux gaz importants pour la respiration et l'assimilation: l'oxygène et l'acide carbonique, se trouvent dissous dans l'eau en proportions d'autant plus faibles que la température est plus élevée.

La composition des gaz dissous dans l'eau diffère de celle de l'atmosphère en ce que la proportion d'oxygène est relativement plus forte, et celle du CO_2 beaucoup plus forte par rapport à l'azote.

D'autre part, toutes choses égales d'ailleurs, les eaux agitées des torrents, cascades, etc. sont très aérées, c.-à-d. riches en O et CO_2, tandis que les eaux calmes et immobiles en sont pauvres.

Au point de vue de leurs exigences pour l'O et CO_2, nous devons donc distinguer les types vivant dans l'eau froide des torrents et ruisseaux à courant rapide et accidenté: les rhéophiles sont dans la règle des aérophiles.

Les espèces des eaux plus calmes et à température plus élevée ont certainement des exigences notablement moindres sous le rapport des gaz dissous. Dans la règle, les eaux fraîches et bien aérées ont une végétation muscinale beaucoup plus développée que les eaux calmes et à température plus élevée.

Le réchauffement de l'eau, qui survient au printemps ou en été, entraîne nécessairement un appauvrissement en O et CO_2 dissous: à ces changements correspondent souvent des formes saisonnières particulières de certaines espèces aquatiques. C'est le cas, p. ex., pour *Hypnum giganteum, Drepanocladus* sp., etc., qui présentent des formes hivernales, vernales et estivales bien distinctes. Certaines espèces plus sensibles (*Sphagnum* sp.) disparaissent même en été, lorsque l'eau atteint une certaine température, pour réapparaître lorsqu'elle se refroidit.

La diminution de la quantité d'oxygène disponible amène, en général, un développement notable de la surface foliaire: c'est ce qui se remarque chez la plupart des mousses des eaux calmes. Les larges feuilles peu carénées de certains *Fontinalis* contrastent, sous ce rapport, avec les feuilles étroites de ceux qui habitent les eaux courantes (Pl. X et XI).

Il se peut que les oreillettes convexes et bombées, très développées, que l'on remarque aux angles foliaires de certaines mousses aquatiques (*H. cordifolium, giganteum*, p. ex.) remplissent le rôle d'organes aérifères.

En ce qui concerne la *composition chimique* de l'eau, nous observons, chez les mousses aquatiques, les mêmes faits que pour les amphibies et les aériennes, c'est-à-dire une préférence plus ou moins marquée suivant les espèces, et qui peut aller jusqu'à l'exclusivisme, d'une part, pour les eaux à réaction alcaline, neutre ou acide, d'autre part, pour les eaux contenant ou ne contenant pas l'élément calcaire en solution. Afin d'éviter des répétitions, j'exposerai ces faits relatifs aux mousses aquatiques en même temps que ceux de même ordre présentés par les mousses aériennes.

Comme pour les phanérogames aquatiques, on peut admettre, avec Schimper (1898, p. 27), que les mousses aquatiques sont dérivées de races plastiques de mousses aériennes capables de s'adapter aux conditions du milieu aqueux.

En ce qui concerne la reproduction, on peut distinguer deux catégories de mousses aquatiques.

La première comprend des formes dérivées de mousses aériennes pour lesquelles l'adaptation au milieu aquatique ne s'est faite que pour le gamétophyte, tandis que le sporophyte, lorsqu'il existe, est resté aérien. Dans le cas où le sporophyte fait défaut, la reproduction ne se fait que par voie aséxuée; c'est ce qui s'observe chez la plupart des mousses hydrorhéiques par exemple, chez lesquelles le transport des anthérozoïdes sur l'archégone ne peut se faire, à cause du courant trop fort: les rhéomorphoses sont en général stériles.

La deuxième catégorie comprend des types (peu nombreux) chez lesquels le sporophyte, aussi bien que le gamétophyte, sont adaptés à l'habitat aquatique, p. ex. *Octodiceras, Fissidens* sp., *Cinclidotus, Fontinalis*. Pour ces mousses, la fructification est liée à certaines conditions d'eau calme, peu profonde, bien éclairée, à température assez élevée, etc.

Chez certaines mousses aquatiques *(Calliergon)*, on observe des propagules bourgeons et ramilles caducs analogues aux «*hibernacula*» des *Utricularia, Ceratophyllum, Myriophyllum, Potamogeton*, etc. Je ne sais, cependant, si ces organes, chez les mousses, tombent au fond en automne pour germer au printemps.

La résistance des mousses aquatiques au desséchement accidentel est très différente suivant les espèces: la plupart supportent bien des périodes d'émersion totale assez prolongées et le passage de l'état aquatique à l'état amphibie. C'est le cas, p. ex., pour *Cinclidotus, Fissidens grandifrons, F. rufulus*, etc.

Octodiceras paraît, par contre, beaucoup moins tolérant.

IRMSCHER (1912) a constaté que *Fontinalis antipyretica* et *F. squamosa* supportent mal la dessication: ils étaient morts après une semaine d'exposition à l'air libre en chambre, et après cinq jours déjà dans l'exsiccateur à H_2SO_4.

Il n'y a que fort peu d'espèces qui supportent le passage définitif au milieu aérien. Ce passage entraîne, pour ces espèces, la formation de biomorphoses spéciales, dont la biologie et l'écologie sont fort différentes de celles des formes aquatiques originales.

Mousses aériennes

Parmi les facteurs externes qui régissent la répartition dans l'espace des espèces et des sociétés de mousses, l'humidité est certainement le plus important. D'une manière générale on peut dire que le degré de développement de la végétation bryologique d'un territoire est en raison directe de son humidité (humidité atmosphérique et humidité du sol).

Les conditions générales d'humidité varient, dans notre pays, dans des limites assez étendues. La quantité d'eau météorique tombant annuellement est comprise entre $^1/_2$ m. environ pour les localités les plus sèches (Haut-Valais) et 4 m. environ dans certaines parties des Hautes-Alpes.

La distribution, sur les différentes saisons, de la quantité d'eau tombée — qui est très importante pour la vie des mousses — est variable suivant les contrées et les altitudes.

Ce qui importe du reste pour les mousses, est plutôt le nombre des jours pluvieux que la quantité d'eau tombée. Le coefficient de pluviosité (COPPEY 1908) de chaque mois, c'est-à-dire la quantité quotidienne moyenne de pluie est intéressante à établir.

En effet, l'observation attentive des différentes espèces de mousses nous montre, d'une part, que leurs exigences relatives à l'humidité sont très différentes, d'autre part, que le degré d'humidité nécessaire pour une même espèce est différent aux différents stades de développement. C'est ainsi, p. ex., que la sécheresse de l'air au printemps, augmentant le péril des gelées, est dangereuse surtout pour le jeune sporophyte en voie de développement.

Les mousses, qui n'ont pas d'organes pénétrant dans la profondeur, sont très dépendantes de l'eau qu'elles reçoivent pendant la période de végétation. Dans les zones inférieures, nous aurons donc à considérer les précipitations:

printannières: en mars, avril, mai;
estivales: en juin, juillet, août;
automnales: en septembre, octobre, novembre;
hivernales: en décembre, janvier, février.

Pour les zones supérieures alpines et nivales; ce seront celles
du printemps, en mai, juin;
de l'été, en juillet – août;
de l'automne, en septembre – octobre.

Dans les parties chaudes de la zone inférieure, la période hivernale de repos est très courte. Pour la végétation muscinale, les précipitations hivernales sont importantes dans ces régions, tandis qu'elles importent moins dans les zones élevées où la végétation se trouve à l'état de repos.

C'est seulement l'humidité relative ou état hygrométrique (fraction de saturation) qui intéresse la végétation en général et surtout celle de cryptogames cellulaires sans racines.

L'eau nécessaire à la vie des mousses se trouve dans l'atmosphère sous trois formes différentes:

1° à l'état de dissolution moléculaire dans l'air;

2° à l'état de suspension colloïdale ou vésiculaire de particules à l'état sphéroïdal;

3° à l'état liquide de précipitations en gouttelettes ou gouttes (rosée, pluie).

Comme pour les états de dispersion en général, il y a, entre ces trois phases principales, des transitions représentées par les grandeurs relatives des aggrégats moléculaires.

Il est probable que les mousses aériennes sont organisées de

manière à pouvoir utiliser l'eau atmosphérique sous ces trois états. Par leurs dispositions morphologiques et les dimensions de leurs organes, ces végétaux agissent comme des condensateurs dont l'effet est de diminuer l'état de dispersion de l'eau en augmentant la grosseur des aggrégats moléculaires, de manière à faire passer l'eau, de l'état de dispersion moléculaire ou vésiculaire, à l'état liquide (condensation par les corps fibreux de l'humidité dans l'air près du point de saturation).

La précipitation par adsorption de l'eau de nuages, brouillards, etc. et la formation de rosée par les corps fibreux ou finement divisés, est un phénomène général bien connu. Loeske (1910, p. 40) a bien vu que les aspérités à la surface du pédicelle chez *Buxbaumia*, peuvent servir à la collection des gouttelettes d'eau qui, en se réunissant, finissent par couler le long du seta sur le périchèze et humecter la feuille et la tige. Les aspérités et rugosités du pédicelle chez beaucoup de pleurocarpes (*Brachythecium* sp.), la villosité de cet organe chez les *Eriopus* tropicaux jouent sans doute le même rôle de condensateurs. Il en est de même, fort probablement, pour la pilosité de la coiffe des *Ulota*, *Orthotrichum* sp., *Polytrichum*, etc.[1]

Loeske (l. c.) attribue aux poils dentés de *Syntrichia ruralis*, *Pterygoneurum subsessile*, etc. un rôle analogue. Il faut admettre que les pointes piliformes des feuilles en général, les cils des feuilles périchétiales (*Hedwigia*, *Diphysicum*) ainsi que ces feuilles elles-mêmes très allongées chez *Leptodontium*, *Dicranum* spp., *Neckera* spp., etc. exercent le même effet. La striation très fine des parois superficielles externes des cellules foliaires chez certaines mousses (*Mniobryum albicans*, *Pohlia cruda*, etc.) représente peut-être, elle aussi, un moyen de condensation de l'eau en suspension.

D'une manière générale, on peut dire que tout ce qui contribue à augmenter la division capillaire est favorable à cette condensation. Il est intéressant, au point de vue thermique, de constater que la diminution de la surface libre due à cette transformation est accompagnée de la mise en liberté d'une quantité de chaleur proportionnelle à la diminution de l'énergie superficielle due à cette condensation (contrepartie du refroidissement par l'évaporation).[2]

L'absorption, par les mousses, de l'eau à l'état de vapeur, c.-à-d. de dispersion moléculaire dans l'air non saturé d'humidité, a été démontrée par les expériences de Karl Mueller-Freiburg. Il est probable

---

[1] Comme illustration de ce pouvoir de condensation par les feuilles pilifères de l'eau en suspension dans l'atmosphère, je citerai l'observation suivante, que m'a rapportée mon ami le professeur R. Naveau-Anvers.

Herborisant un matin dans la Campine anversoise, M. J. Hennen remarqua, sur le sol, des touffes gazonnantes de *Campylopus*. Une partie de ces touffes étaient couvertes de gouttelettes de rosée, alors que ce n'était pas le cas pour d'autres immédiatement adjacentes. A l'examen à la loupe, il se trouva que les parties couvertes de rosée étaient formées par le *C. polytrichoides* (nouveau pour la flore belge), à feuilles terminées par un long poil denté, tandis que les autres parties étaient du *C. brevipilus* à pointes lisses.

[2] Selon Wegener (Thermodynamique de l'atmosphère, p. 262), l'eau suspendue sous la forme de nuages, brouillards, etc., peut être estimée à 0,5 à 5 grammes par m³ (gouttelettes de 25 μ diam.).

que cette absorption se fait par les surfaces cellulaires libres. La cuticule des mousses présente du reste une nature spéciale qui permet l'absorption rapide de l'eau atmosphérique.

L'eau du sol, moins importante que celle atmosphérique pour la plupart des mousses aériennes (à l'exception des amphibies et hélophiles), est conduite aux feuilles, d'une part, par les tissus aquifères, d'autre part, par ascension capillaire à l'extérieur de la plante. La première quantité est très minime par rapport à la seconde. Certaines dispositions morphologiques, comme les feuilles longuement décurrentes sur la tige du *Bryum Duvalii* p. ex., peuvent être envisagées comme propres à favoriser l'ascension capillaire de l'eau, il en est de même du feutre capillaire.

Beaucoup de mousses présentent des dispositions spéciales pour retenir et emmagasiner l'eau liquide pendant un temps assez long. Je rappellerai, à ce propos, que, d'après les observations de DÜGGELI, le *Sphagnum medium* var. *purpurascens* peut retenir environ 23 fois son propre poids (pesé à l'état sec) d'eau liquide.

On observe, chez certaines mousses, des appareils ou organes spéciaux, assimilables aux hydathodes d'HABERLAND, destinés à absorber et à retenir l'eau ou aussi à l'éliminer. Ces organes ont, en général, leurs parois cellulaires plus ou moins fortement cuticularisées. Telles sont, p. ex., les oreillettes concaves aux angles de la feuille, très développées chez certaines pleurocarpes.

En outre de la quantité d'eau météorique et du sol que reçoivent les plantes aériennes, la végétation dépend dans une large mesure de l'évaporation de l'eau, qui varie considérablement suivant le climat et les conditions stationnelles. Les facteurs favorisant l'évaporation de l'eau sont principalement la sécheresse et la température élevée de l'atmosphère, la raréfaction de celle-ci et le déplacement rapide de l'air sec (vent).

La quantité d'eau évaporée peut être mesurée en cm^3 par jour au moyen de l'atmomètre de LIVINGSTONE. Des mesures encore relativement peu nombreuses, qui intéressent directement la végétation des mousses, on peut déduire quelques règles générales.

La forte évaporation est l'un des caractères distinctifs des territoires à climat continental.

L'évaporation est diminuée dans les stations couvertes (forêts, etc.); elle peut être réduite à un minimum dans les cavités où l'atmosphère est saturée d'humidité. Elle est au contraire augmentée dans les stations exposées aux vents desséchants du secteur NW-N-NE.

Les mesures atmométriques sont importantes, principalement pour les cryptogames, mousses, lichens, algues, etc. qui dépendent exclusive-

ment de l'humidité atmosphérique, comme celles des murs, des parois de rochers non humides, et surtout des blocs isolés et des troncs d'arbres. Comme le dit GAMS (1927) «mousses et lichens sont des atmomètres naturels».

Les mesures de LÜDI ont montré une augmentation de l'évaporation dans les zones supérieure, subalpine et alpine: elle est très forte pour les crêtes et les sommets exposés aux vents violents.

AMBERG, au Pilate, a trouvé que les maxima de l'évaporation ont lieu en juin-juillet pour les stations de la vallée, en août-septembre pour celles élevées.

Sur les versants N l'évaporation (surtout en été) est beaucoup moindre que sur les versants S (maximum 163 cm^3 pour le temps du 25 VIII au 1er X 1913, dans le *Caricetum firmae* au sommet du Pilate).

Les variations journalières de l'évaporation sont plus fortes, elles aussi, dans la zone alpine: LÜTSCHG a trouvé au lac de Märjelen une évaporation nocturne égale à la moitié de celle du jour (GAMS 1927, p. 63).

Suivant le degré d'humidité de leurs stations habituelles, on peut classer les mousses en trois grandes catégories:

1° les hydrophiles, habitant les stations mouillées, c.-à-d. en contact continuel avec l'eau à l'état liquide;

2° les hygrophiles, qui exigent habituellement une quantité notable d'eau à l'état de suspension ou de vapeur (stations humides);

3° les xérophiles vivant dans des stations habituellement sèches, se contentant d'eau météorique en quantité relativement minime, et qui sont capables de supporter sans dommage des périodes de sécheresse souvent prolongées.

Le degré d'hydrophilie, d'hygrophilie et de xérophilie est très variable suivant les espèces: entre les hygrophiles et les xérophiles extrêmes, il y a tous les degrés intermédiaires (mésohygrophiles, mésoxérophiles, etc.).

Les caractères d'adaptation prédominants que l'on observe chez les mousses hydrophiles, sont les suivants: croissance en colonies ou touffes lâches, allongement des axes, atténuation ou défaut du feutre radiculaire et des paraphylles, augmentation de la surface foliaire, amincissement des parois cellulaires superficielles, relâchement du tissu cellulaire, allongement du seta (*Meesea, Drepanocladus* sp. etc.).[1]

[1] Les cellules foliaires de la var. *fragilis* hydrophile du *Chyloscyphus polyanthus* sont deux fois plus grandes que celles du type hygrophile. Chez *Mnium rostratum* fo. *inundata*, l'indice cellulaire est de 1100 à 1200 cellules moyennes médianes au mm^2, alors que, pour la forme typique, il est de 1300 à 1800.

Beaucoup d'espèces de mousses présentent des formes *densirete* plus ou moins xérophiles, et *laxirete* hygro- et hydrophiles.

Les hydromorphoses des espèces hygrophiles, mésophiles et xérophiles sont caractérisés par cet ensemble de caractères plus ou moins fortement accusés.

Le hyaloderme épidermique de la tige de certains hydrophiles *(Sphagnum, Scorpidium, Drepanocladus intermedius, D. revolvens)* peut être aussi considéré comme un organe aérifère en relation avec la station inondée.[1]

Les hyalocytes des mousses hétérodyctyées *(Sphagnum, Leucobryum)* représentent des appareils capables d'évaporer beaucoup d'eau des solutions très diluées en substances minérales nutritives de l'humus. R. Chodat (Principes de Botanique 1907, p. 146) assimile les cellules annulaires des Sphaignes aux hydrocytes (réservoirs d'eau, du parenchyme des Cactus, des feuilles charnues des Orchidées et des feuilles souterraines du *Lathraea squamaria).*

Les feuilles falciformes représentent en général, un caractère propre aux espèces et variétés croissant dans des stations périodiquement inondées et desséchées (hydrotropophytes).

En fait d'autres caractères fréquents chez les mousses hydro- et hygrophiles, on peut encore indiquer:

les feuilles squarreuses *(Diobelon, Paludella)*, de certaines espèces amphibies des eaux calmes (Pl. IX 1);

les feuilles obtuses des formes des climats froids *(Hygrohypnum* haut-alpins et de la tundra, *Calliergon);*

l'extrémité de la tige en forme de bourgeon fermé obtus ou aigu (forme *pungens* des *Harpidium);*

les bords foliaires entiers, non révolutés ni réfléchis, le limbe non plissé, le défaut de papilles et de mamilles, le défaut du faisceau central de la tige;

le péristome en forme de dôme treillagé *(Cinclidotus, Fontinalis, Meesea triquetra* et *Albertini).*[2]

La coloration des mousses amphibies semi-aquatiques est très diverse: jaune, brune dans les marécages calcaires, rouge et rose dans les eaux froides *(Bryum Schleicheri* var. *rosaceum)*, jaune d'or chez *Bryum Schleicheri* var. *latifolium*, vert glauque chez *Paludella, Philonotis* sp., etc., vert paille chez *Calliergon stramineum, Hypnum pratense*, etc., noirâtre dans les stations gélides, etc.

Le degré de tolérance aux alternatives d'inondation et de sécheresse diffère du reste suivant les espèces. C'est ainsi, p. ex. que l'*Aula-*

[1] Loeske (1910, p. 57) considère les fibres spirales des *Sphaignes* comme étant en relation avec l'assimilation dans un milieu pauvre en substances minérales.

[2] Voir à ce sujet Grebe (1918) (Die umgestaltende Wirkung des Wassers auf äussere Form und inneren Bau der Wassermoose).

comniaie remplace la *Sphagnaie* dans les stations exposées à des périodes prolongées de dessication en été ou en automne.

Il faut encore remarquer que les mousses amphibies ont, en général, une grande plasticité et présentent une variabilité individuelle très prononcée.

Mousses hydrophiles

1° Mousses palustres: hélophiles terricoles (des marécages)

Sphagum sp.
Dicranum Bergeri
— *Bonjeani*
Fissidens osmundoides
— *adiantoides*
Dissodon splachnoides
Pohlia sphagnicola
— *cucullata*
— *commutata*
— *Ludwigii*
— *gracilis*
Bryum cyclophyllum
— *Duvalii*
— *sagittaefolium*
— *ventricosum*
— *neodamense*
— *limosum*
Mnium affine
— *Seligeri*
— *rugicum*
— *cinclidioides*
— *punctatum elatum*
— *subglobosum*
Cinclidium
Paludella
Meesea longiseta
— *triquetra*
Aulacomnium palustre
Philonotis sp.
Thuidium Blandowi
— *Philiberti*
— *recognitum*
Climacium
Camptothecium nitens
Brachythecium turgidum
— *Mildeanum*
— *rivulare*
— *latifolium*
Amblystegium riparium
— *hygrophilum*
Hygroamblystegium filicinum
Cratoneurum decipiens
— *falcatum*
Chrysohypnum elodes
— *polygamum*
Drepanocladus sp.
Calliergon sp.
Scorpidium

2° Mousses hélophiles saxicoles (des rochers mouillés)

Andreaea crassinervia
— *angustata*
— *nivalis*
Hymenostylium
Eucladium
Dichodontium
Oncophorus
Campylopus atrovirens
Blindia
Didymodon tophaceus
Trichostomum Ehrenbergii
Barbula gigantea
— *icmadophila*
Schistidium alpicola
Hydrogrimmia
Racomitrium aciculare
— *protensum*
— *fasciculare*
— *affine*
Orthotrichum nudum
Anomobryum concinnatum
Bryum appendiculatum
— *turbinatum*
— *ventricosum*
— *alpinum*
— *Muehlenbeckii*
Amblyodon
Meesea trichodes

Philonotis laxa
Orthothecium rufescens
Brachythecium plumosum
Rhynchostegiella curviseta
— *Jacquini*
Rhynchostegiella Teesdalei
Amblystegium Juratzkanum
— *trichopodium*
Cratoneurum sulcatum

3° Mousses fonticoles:

Diobelon
Hydrogrimmia
Mniobryum albicans glaciale
Bryum Schleicheri latifolium
— *Harrimani*
Mnium punctatum elatum
Philonotis calcarea
— *fontana*
Pterigophyllum
Hygroamblystegium filicinum
Cratoneurum commutatum
Drepanocladus purpurascens
— *Rotae*
Calliergon sarmentosum

4° Mousses litophiles (des rivages)

Fissidens crassipes
— *Mildeanus*
— *rufulus*
— *grandifrons*
Hyophila
Hydrogonium
Dialytrichia
Cinclidotus sp.
Hydrogrimmia
Anomobryum filiforme
Bryum Geheebii
— *Gerwigii*
Brachythecium rivulare
Rhynchostegium rusciforme
Hygroamblystegium fluviatile
— *irriguum*
Cratoneurum irrigatum
Hygrohypnum palustre
— *styriacum*
— *arcticum*
— *norvegicum*
— *cochlearifolium*
— *alpinum*
— *dilatatum*
— *molle*
— *ochraceum*

Hydromorphoses et formes saisonnières. Certaines mousses hydrophiles présentent des formes saisonnières spéciales en relation avec la quantité d'eau dont elles disposent aux différentes saisons. Ce dimorphisme saisonnier, qui est présenté par la majorité des espèces amphibies, est sous la dépendance immédiate des conditions hydrologiques des stations qu'elles habitent: inondées, p. ex. en hiver et au printemps, émergées et partiellement à sec en été et en automne. L'un des exemples les plus accusés est présenté par *Hygroamblystegium filicinum*, dont les formes immergées passent graduellement au *H. fallax*. D'autres exemples de formes saisonnières se retrouvent chez les *Drepanocladus*, *Calliergon giganteum*, etc.[1]

[1] Les *Bryum* habitant près des geysers islandais présentent, selon Hesselbo (1912) un dimorphisme remarquable dans leurs feuilles. Celles développées sur les rameaux avant l'inondation par l'eau chaude, ont la forme normale, tandis que celles des rameaux développés dans l'eau chaude sont notablement plus petites, très courtes, avec la nervure évanouissante.

Mousses hygrophiles

La majorité des mousses eurasiennes rentrent dans la catégorie des hygrophiles, en tant qu'elles habitent des stations non mouillées mais où elles trouvent des conditions moyennes d'humidité du substrat et de l'atmosphère nécessaire à leur existence.

Il faut remarquer ici que la couche d'air en contact avec la superficie du sol humide est toujours saturée d'humidité: c'est le renouvellement continuel de cette couche qui joue le rôle principal dans la dessication.

En ce qui concerne les caractères biologiques propres à cette catégorie de mousses, il suffira de dire que ces caractères sont intermédiaires entre ceux propres aux mousses hydrophiles d'une part, et ceux des mousses xérophiles de l'autre.

Brouillard

Le brouillard est important pour la végétation des mousses. Les contrées et les zones où il est fréquent, ont une florule bryologique pauvre, mais une végétation développée (zone nébuleuse des montagnes).

Certaines mousses peuvent être qualifiées de *néphélophiles*, vu leur préférence marquée pour les stations où le brouillard est très fréquent ou plus ou moins permanent. C'est le cas, p. ex., pour les *Ulota* et certains *Orthotrichum*. Il est certain que le brouillard agit, non seulement comme vecteur d'humidité, mais aussi comme protecteur contre les températures extrêmes. La végétation exubérante des mousses des contrées à ciel ordinairement couvert a été remarquée par tous les visiteurs de ces contrées. C'est le cas aussi pour certaines localités et stations de nos Alpes.

La répansion, en Suisse, des mousses et des sociétés de mousses néphélophiles (*Ulotaies* avec *Ulota* et *Orthotrichum* spp., *Metzgeria fruticulosa, Microlejeunea ulicina, Trentepohlia abietina* p. ex.) est bien représentée par la petite carte du nombre annuel des jours de brouillard, d'après G. Streun (Dictionnaire géographique, Art. Suisse, p. 68). Ces mousses et ces associations font à peu près complètement défaut aux contrées de notre pays avec moins de 20 jours de brouillard par an; elles sont les plus fréquentes dans celles avec plus de 50 jours.

Avec Gams (1927) on peut, d'autre part, distinguer trois catégories de brouillard: le brouillard superficiel sur le sol, le brouillard de la vallée, et enfin celui des hautes régions. C'est le brouillard de la vallée, ou brouillard proprement dit,

qui forme parfois des nappes étendues (mers de brouillard), qui est important pour les mousses néphélophiles.

Rosée

La rosée a une grande importance pour la végétation des mousses, surtout dans les contrées à climat sec. Elle joue un rôle important p. ex. pour les Sphaignes des sagnes.

Certaines espèces et associations (*Scleropodium purum*, *Mnium* sp., etc.) affectionnent la lisière nord des forêts où la gelée blanche est fréquente au printemps et en automne.

Pluie, Neige

En ce qui concerne l'adaptation à ce phénomène météorologique, nous devons considérer, comme WIESNER l'a fait pour les phanérogames, des espèces et des associations de mousses *ombrophiles* ou indifférentes et d'autres nettement *ombrophobes*. Les premières habitent les stations exposées à l'action directe de la pluie; les secondes recherchent les stations où elles sont à l'abri de cette action.

Comme exemple de mousses ombrophiles ou indifférentes, on peut citer les espèces habitant les surfaces découvertes des rochers, des toits, etc.

On peut subdiviser les mousses ombrophobes en arboricoles et silvicoles habitant à l'abri des arbres, des forêts, et crypticoles recherchant l'abri des rochers surplombant, les anfractuosités de sol, etc.

Les espèces les plus connues de la première catégorie sont les arboricoles: *Orthotrichum* sp., *Ulota* sp., *Pylaisia*, *Platygyrium*, *Anacamptodon*, *Habrodon*, *Zygodon* sp., etc.

Des ombrophobes crypticoles principales, je citerai: *Molendoa* sp., *Schistostega*, *Mnium hymenophylloides*, *Timmia* sp., *Pogonatum alpinum*, *Orthothecium intricatum* (Pl. XXIII 2), *Amblystegium Sprucei*, etc.

Je ne connais pas de caractères biologiques distinctifs des mousses ombrophobes: la plupart sont hygrophiles et en même temps sciaphiles ou même lucifuges.

On peut cependant remarquer que les tiges et les feuilles dressées verticalement, aiguës, cuspidées ou aristées, et spécialement les poils foliaires rigides dressés, représentent une protection contre l'action mécanique de la pluie.

Certaines espèces, sans être précisément des ombrophobes, évitent cependant les stations exposées à être souvent fouettées par la

pluie chassée par les vents dominants du S-W p. ex.; elles recherchent les stations abritées contre ces vents mouillés.

L'abri contre la pluie est en même temps un abri contre la grêle. Il faut remarquer, d'autre part, que les mousses ombrophobes sont, en général, abritées aussi contre l'accumulation de la neige. C'est le cas p. ex. pour les mousses arboricoles et les crypticoles, puis, jusqu'à un certain degré, aussi pour les silvicoles habitant les forêts de conifères à feuilles persistantes, et les saxicoles croissant sur les parois verticales.

On pourrait, par contre, appeler *niphéophiles* les mousses des vallécules et des creux à neige des hautes régions. Ces mouses présentent, en effet, des caractères spéciaux d'adaptation *(niphéomorphoses)* telles p. ex. que la croissance en touffes serrées, les tiges dressées facilitent le port du poids de la neige et empêchent l'écrasement *(Oreas* [Pl. XXII 1], *Orthothecium strictum* [Pl. XXIII 2], *Campylopus Schimperi*, etc.).

La neige a une action protectrice pour la végétation muscinale, principalement des hautes régions:

en ce qu'étant mauvais conducteur, elle la protège contre le froid et les variations rapides de température;

elle représente aussi une protection contre la dessication par évaporation;

une protection efficace contre l'action du vent;

un réservoir d'eau pour le printemps et l'été;

elle retarde l'éveil printanier et raccourcit la période de végétation.

Beaucoup de mousses, surtout parmi celles de la zone alpine, évitent les stations où la neige fait défaut en hiver; il s'agit ici de cette action protectrice.

D'autres mousses, comme p. ex. *Polytrichum strictum*, très résistantes, se trouvent régulièrement aux endroits privés de neige en hiver, par le vent (W. Höhn, 1918).

Sécheresse

La grande majorité des mousses de notre pays sont, à des degrés divers, adaptées à la sécheresse occasionnelle ou habituelle. Les stations habituellement sèches ou très sèches sont fréquentes et parfois étendues: stations désertiques et steppiques, substrats très secs, soumis à des périodes de chaleur intense: rochers, murs, blocs, éboulis, sables, graviers, bois, écorce, etc., exposés par leur situation, leur position et leur nature à se dessécher rapidement et complètement,

soit par défaut de profondeur, soit par faible capacité de rétention pour l'eau.

Ces stations sont habitées par les espèces et associations xérophiles.

La résistance à la dessication est fort différente suivant les espèces, et, pour une espèce donnée, suivant le degré d'humidité de la station. Les expériences d'Irmscher (1912) ont montré que, pour certaines mousses, cette résistance est considérable. C'est ainsi, p. ex. que *Tortella inclinata* reste vivant après 80 semaines de dessication à la température de la chambre, et qu'après plus de deux années de privation d'eau liquide (à 20°), les feuilles de *Schistidium apocarpum* présentaient encore un quart de leurs cellules à l'état vivant.

Selon C. Schröder, *Tortula muralis* et *Bryum caespiticium* sont restés vivants après 20 semaines de séjour dans l'exsiccateur à H_2SO_4.

Moi-même ai constaté qu'après une exposition de plusieurs heures à une température de 45 à 52°, dans une atmosphère très sèche, des touffes vivantes d'*Orthotrichum anomalum*, *Bryum caespiticium*, *Barbula revoluta*, *Tortula muralis*, contenaient encore 10,30 % d'humidité, qui ne pouvait leur être enlevée que par une dessication à l'étuve pendant une heure à 110°.

Certains organes, comme les jeunes ramifications à l'état de bourgeons, les jeunes sporogones, etc. sont moins résistants que les cellules foliaires.

Pour celles-ci, on constate de notables différences suivant la structure du tissu cellulaire (microdictyées et sténodictyées plus résistantes dans la règle que les platydictyées).

Durant ces périodes prolongées de sécheresse, ces mousses sont à l'état de vie latente ou ralentie; la plupart passent très rapidement à l'état de vie active dès qu'elles sont humectées.

La propriété des mousses xérophiles d'absorber plus rapidement l'eau (faculté d'absorption et perméabilité des tissus) peut être appréciée en mesurant le temps nécessaire pour que les feuilles ou les capsules d'une mousse bien desséchée (mais vivante) plongée dans l'eau, reprennent leur forme et leur disposition normales à l'état humide. Les différences que l'on observe sont très notables suivant la structure du tissu cellulaire (microdictyées, sténodictyées, platydictyées).

Comme pour les phanérogames, il importe de faire la distinction entre la sécheresse physique et celle physiologique. Un substrat humide ou mouillé peut être, dans certaines conditions, physiologique-

ment sec pour la plante: c'est le cas, p. ex., pour le sol gelé. La sécheresse physiologique est due aux facteurs capables de diminuer l'absorption de l'eau ou de favoriser l'évaporation.

Il y a lieu de distinguer la sécheresse due au climat et celle due au substrat. Les mousses xérophytiques sont à peu près complètement indépendantes de l'humidité du substrat et ne dépendent que de l'eau météorique et de l'humidité atmosphérique.

Nous devons donc nous attendre à constater la présence de mousses xérophytiques, c. à d. spécialement adaptées à la sécheresse, dans les stations suivantes:

sur le sol et les substrats pauvres en humidité utilisable pour la plante;

sur ceux riches en sels dissous ou en acide humique;

sur les sols et substrats à basse température, dans le voisinage des glaciers et des névés, p. ex.

Les caractères d'adaptation des mousses xérophiles à la sécheresse ont pour effet:

1° de permettre une adsorption, puis une absorption rapide de l'eau,

2° de retenir et d'emmagasiner l'eau et de retarder son évaporation,

3° de protéger certains organes particulièrement sensibles contre la dessication.

Un nombre relativement considérable de mousses présentent des caractères xérophytiques plus ou moins accusés, sans pour cela rechercher les stations sèches; elles ne peuvent, par conséquent, être qualifiées de xérophiles. L'amplitude xérique est fort différente suivant les espèces.

L'adaptation à la sécheresse, comme celle à la chaleur et à la lumière, dépend, en premier lieu, d'une constitution spéciale du protoplasme, qui rend les xérophytes aptes à supporter un degré avancé de dessication. La concentration du suc cellulaire agit du reste en diminuant la tension de vapeur et l'évaporation.

L'eau à l'état liquide, une fois adsorbée, et en contact avec la mousse, il importe qu'elle soit rapidement emmagasinée et soustraite à l'évaporation rapide. Le développement des systèmes capillaires, chez les mousses, favorise, d'une part, l'adsorption de l'eau, et d'autre part, la rétention de celle-ci dans les espaces clos compris entre les membranes superficielles, où l'air est saturé et l'évaporation nulle.

Les dispositions propres à réaliser et à multiplier les espaces capillaires sont très nombreux: rapprochement et enchevêtrement des tiges en touffes compactes, feutre radiculaire, paraphylles, poils

axillaires, souvent muqueux et capables de se gonfler à l'humidité, plissement et ondulation des feuilles, enroulement et réflexion des bords foliaires, feuilles canaliculées, tubulées, falciformes, engaînantes, persistance des vieilles tiges et feuilles mortes à la base des touffes, décurrence des angles foliaires sur la tige, feuilles lamellifères, inégalités et aspérités de la surface sous forme de mamilles et de papilles, porosités des parois cellulaires, nervure lamellifère, etc. etc.

Les papilles et mamilles des feuilles des mousses, qui sont au point de vue biologique l'équivalent des poils des plantes vasculaires, représentent en outre une augmentation notable de la surface cuticulaire absorbante pour l'eau atmosphérique: cette surface peut être doublée ou triplée par les papilles.[1]

Avec F. Oltmans (1884) on peut appeler les mousses les plantes capillaires par excellence. Les quantités d'eau retenues par les touffes sont, d'après cet auteur, les suivantes (par rapport au poids de la mousse en équilibre avec l'humidité de l'air):

Sphagnum acutifolium 94,3 %, *Dicranum undulatum* 82,8 %, *D. scoparium* 77,5 %, *Hylocomium Schreberi* 88,5 %, *H. loreum* 75,7 %, *Rhytidium rugosum* 75,6 %.

L'ascension capillaire de l'eau dans les touffes a lieu surtout par le feutre des rhizoïdes.

W. Höhn (1917) indique qu'une touffe de sphaigne peut retenir 23 fois son poids d'eau; et que la quantité d'eau évaporée par un tapis de sphaignes est de 3 à 5 fois plus considérable que celle évaporée par une surface égale d'eau libre.

Parmi les organes et les tissus pouvant fonctionner comme réservoir d'eau, chez les xérophiles, on peut citer: le faisceau central de la tige (Loeske 1910, p. 161), le hyaloderme (*Drepanium hamulosum*), les hyalocytes (*Tortella, Syntrichia, Encalypta*, etc.), les cellules basilaires poreuses chez un grand nombre de mousses, les oreillettes bombées et cuticularisées, la conduplication de la feuille chez Fissidens, avec la poche réservoir, l'appareil capillaire formé par les lamelles des Polytrichacées, les poils muqueux, etc.

Les tissus aquifères, comme le faisceau central de la tige, p. ex. peuvent être considérés comme des hadromes (hydromes d'Haberland).

En fait d'organe récepteur pour l'eau liquide, il faut mentionner la disposition en cupule des feuilles terminales chez les Encalyptacées

[1] Chez *Tortula muralis*, ces papilles sont au nombre d'environ 2 000 000 par cm^2 sur chaque face.

(W. Lorch, Flora 1901), ainsi que chez les fleurs ♂ des *Polytrichum*, etc.

Nous trouvons, d'autre part, chez les mousses xérophytiques, de nombreuses dispositions propres à réduire l'évaporation par la transpiration: tels sont: la microphyllie de certaines espèces, l'enduit cireux à la surface de la tige et des feuilles chez *Ditrichum glaucescens*.

Les principales dispositions propres à réduire la surface de transpiration par la dessication des feuilles, sont:

1° l'incurvation et l'application de la feuille contre la tige, son imbrication (feuilles cymbiformes, engaînantes) (ex. *Bryum Funkii*, *Myurella*, *Polytrichum* sp., etc.), la torsion en spirale (*Bryum capillare*, *torquescens*, etc.),

2° l'enroulement transversal du limbe ou des bords (Weisiacées, Trichostomées, etc.) (feuilles tubulées, etc.),

3° la conduplication et la corrugation par plissement longitudinal (*Homalothecium*, *Camptothecium*, *Ptychodium*, *Brachythecium* sp., etc.),

4° le plissement transversal (*Neckera*, *Plagiothecium* sp.),

5° la combinaison des plissements et corrugation dans les deux directions, rendant la feuille crispée ou crêpue (*tortilifolia*). Ces divers modes peuvent se combiner de bien des façons différentes.[1]

Puis le limbe foliaire bistrate (*Orthotrichum Sturmii*, *Grimmia* sp., *Timmiella*, *Diphyscium*), les sillons épaissis des feuilles des Grimmiacées, l'épaississement et la cuticularisation des parois cellulaires superficielles (*exothecium*), le développement des stéréomes de la nervure et des xéromes: marge foliaire épaissie en bourrelet, les xérocytes: cellules basilaires allongées à parois épaisses ou noduleuses chez *Racomitrium*, *Dicranum*, etc. (Loeske 1910, p. 160).[2]

La formation d'huiles essentielles volatiles, si répandue chez certaines familles de phanérogames, et assez fréquente chez les hépatiques, est rare et exceptionnelle chez les mousses proprement dites: elle s'observe cependant chez quelques *Anomodon* (*A. viticulosus*) p. ex.

Par contre, la formation de tannin, indiquée par Rikli (1903, p. 309), comme moyen de réduire la transpiration, paraît être très

[1] Chez certaines mousses les feuilles prennent deux positions sur la tige: *a)* position d'épanouissement ou de veille, correspondant à l'état hygrométrique voisin de la saturation; *b)* position fermée ou de sommeil correspondant à l'état hygrométrique voisin de la sécheresse. A l'état de sommeil, l'intensité de la respiration (absorption d'O. et dégagement de CO_2) est notablement diminuée. (E. Bastit, 1891.)

[2] Je considère la marge foliaire épaissie par des cellules substéréides, des *Mnium* sp., *Cinclidium*, *Bryum* sp., comme une disposition mécanique protectrice contre le déchirement causé par les tensions et tractions considérables auxquelles est soumis le tissu foliaire par suite de la dessication. Cette marge épaissie se rencontre surtout chez les platydictyées, plus rarement chez les microdictyées (*Fissidens*, *Cinclidotus*).

répandue chez les mousses. Il est probable, en outre, que certaines de ces substances tanniques, présentant beaucoup d'affinité pour l'eau, jouent ce rôle d'accumulateur.

Il faut noter enfin la symbiose mutualiste avec des algues gélatineuses (nostocacées, etc.) que l'on observe fréquemment chez *Crossidium, Hedwigia, Leucodon*, etc. (Amann 1891).

En fait de protection spéciale de certains organes délicats contre la dessication, il faut citer: le recouvrement du point de végétation par les feuilles formant un bourgeon fermé (ex. *Hypnum cuspidatum, Hylocomium Schreberi)*, ainsi que les rameaux et les branches arquées en dessous de manière à amener leur extrémité en contact avec le substrat *(Isothecium myurum forma, Anomodon abbreviatus, Eurynchium circinatum).*

Les lamelles assimilatrices chez *Aloina, Pterygoneurum, Polytrichacées*, etc., sont protégées par l'enroulement du limbe foliaire. Chez les *Polytrichs*, section *Porotheca*, ce sont les bords membraneux de la feuille qui remplissent ce rôle (Quelle 1904).

Selon Vaupel (1903), certaines cellules des paraphyses de *Mnium cuspidatum, Polytrichum juniperinum* (ainsi que des anthéridies de ce dernier) renferment une substance brune, inaltérable par les acides, qui empêche l'eau, arrivant de l'extérieur sur les fleurs, de passer dans la tige, afin que cette eau soit réservée entièrement aux anthéridies.

Les paraphyses muqueuses qui, chez la plupart des espèces, accompagnent les organes sexuels, représentent, pour ces organes, une disposition protectrice contre la dessication: ces paraphyses font défaut aux inflorescences des mousses aquatiques.

Le sporophyte, tout particulièrement, présente des dispositions protectrice spéciales contre la dessication.

Le jeune sporogone est protégé tout d'abord par la coiffe, dont les parois cellulaires sont, dans la règle, fortement cuticularisées. Cet organe est très développé et persiste souvent jusqu'à la sporose. Chez certaines espèces, telles que *Voitia* et *Metzleria*, habitant des stations exposées à être desséchées à l'époque de la maturité, la coiffe descend jusqu'au dessous du col, embrassant le seta, de manière à empêcher la dessication du col de la capsule (Loeske 1910, p. 171).

Chez nombre d'espèces, la capsule est protégée par sa position inserte ou incluse dans le périchèze, dont les folioles grandes et enveloppantes, souvent aristées ou pileuses, représentent une protection efficace *(Schistidium, Grimmia* sp., *Orthotrichum* sp., *Diphyscium)*. Chez certaines mousses *(Campylopus* et *Dicranodontium* sp.,

Tayloria splachnoides, etc.) le pédicelle peut s'incurver par la sécheresse de manière à cacher la capsule dans les touffes.

Selon LOESKE (1910, p. 139) le pédicelle des *Buxbaumia*, à structure particulière, représenterait un hydrome fonctionnant comme organe conducteur et comme réservoir d'eau. P. JANZEN (cité d'après LOESKE l. c., p. 117) prétend que la torsion hygrométrique du pédicelle chez *Funaria* entraînerait des modifications dans la conduction capillaire de l'eau au sporogone. Le même auteur remarque que chez *Dichelyma*, les feuilles périchétiales enroulées en spirale autour du pédicelle représentent une disposition isolante très active contre la dessication.

La paroi superficielle externe des cellules de la membrane capsulaire *(exothecium)* est fortement cuticularisée chez un grand nombre de mousses.

Les stomates *encorbeillés (cryptopores)* qui s'observent principalement chez les *Orthotrichs* (Fig. 2, p. 34), représentent aussi une disposition protectrice propre à diminuer la perte d'eau par la transpiration. Chez certaines espèces, les stomates sont situés dans les interstries qui, grâce à leurs parois cellulaires non ou peu épaissies, se trouvent renfoncées, lorsque l'exothecium se plisse par la dessication, entre les stries à parois épaissies, qui restent proéminentes.

D'autres fois, les stomates sont placés sur le col, à la base de la capsule, partie qui se plisse fortement par la dessication.

Ces stomates sont, d'autre part, fréquemment obstrués par un bouchon de cire. Chez certaines espèces xérophiles, ils sont même dépourvus d'ouverture et ne fonctionnent plus; dans ce cas, l'espace aérifère de la capsule disparaît *(Grimmia* sp. *Schistidium* sp.) (LOESKE 1910, p. 107).

Je dois mentionner ici l'opinion du professeur G. SENN, basée sur ses observations faites sur les plantes alpines, que la notion de xérophyte correspondant à une transpiration ralentie et partiellement empêchée par des dispositifs spéciaux, doit être abandonnée. Les plantes xérophytiques (surtout celles des Alpes) transpirent en effet autant et plus que les hygrophytes. Lorsqu'elles ont perdu leur eau et que celle-ci n'a pas été remplacée (périodes de sécheresse), la plante cesse de transpirer et se fane; mais, tant qu'elle a de l'eau, elle transpire autant et même plus que les non-xérophytes. Il est probable que cette rectification s'applique aussi aux mousses xérophytiques.

Il faut reconnaître, du reste, que toutes nos théories sur les caractères xérophytiques ont le caractère de spéculations hypothétiques dépourvues, pour la plupart, de la base expérimentale indispensable.

Xéromorphoses

Un grand nombre de mousses hygrophiles et hydrophiles présentent des formes spécialement adaptées à des conditions de sécheresse présentes dans des stations différentes de celles que le type de

l'espèce habite. Cette adaptation se manifeste par le développement, chez ces formes, des caractères xérophytiques.

Chez les mousses hygrophiles, ces xéromorphoses sont fréquemment des formes saisonnières, apparaissant aux époques de l'année où la plante est soumise à des périodes de sécheresse plus ou moins prolongées.

Les variétés, races, sous-espèces et espèces pouvant être considérées comme dérivées, par xéromorphose, d'autres espèces, sont très nombreuses. Cela est manifeste pour beaucoup de mousses émigrées des zones inférieures dans la zone alpine (oréo-xéromorphoses). Ex. *Andreaea Huntii* (xéromorphose du *A. Rothii)*, *Molendoa tenuinervis* oréo-xéromorphose extrême du *M. Hornschuchiana* (Loeske 1910), *Neckera jurassica* et *Orthotrichum juranum* dérivés de *N. turgida* et de *O. cupulatum* (Pl. XXI 2).

L'un des caractères dont les variations sont constantes sous l'influence des conditions de sécheresse ou d'humidité de la station, est la dimension des cellules du tissu foliaire. Ce tissu est, dans la règle, notablement plus serré dans les formes xérophiles que dans celles hygro- et hydrophiles de la même espèce. Exemples:

Grimmia mollis fo. *terrestris:* Indice cellulaire (cellules moyennes médianes) 5000 à 5400 au mm²; fo. *aquatica:* 3400 à 3900.

Bryum Schleicheri fo. typica 600 à 800 cel. au mm²; var. *latifolium* (fonticole): 200 à 600 (Pl. III 2).

Oligotrichum hercynicum: stations sèches: 4900 à 7000 au mm²; stations humides: 3500 à 3750. (Amann: Nouvelles additions, etc. 1920, 1921, 1923.)

Etude statistique

Il ne paraît pas utile d'énumérer ici toutes les espèces xérophiles des mousses de la flore suisse. Certains genres sont presque entièrement composés d'espèces de cette catégorie: tels sont p. ex.

Phascum	*Desmatodon*	*Leptodon*
Mildeella	*Tortula*	*Neckera*
Astomum	*Syntrichia*	*Homalia*
Pleuridium	*Schistidium*	*Fabronia*
Hymenostomum	*Coscinodon*	*Habrodon*
Weisia	*Grimmia*	*Myurella*
Cynodontium	*Dryptodon*	*Leskea*
Dicranum	*Rhacomitrium*	*Anomodon*
Campylopus [1]	*Brachysteleum*	*Pterogonium*

[1] *C. Schimperi*, nettement xérophile dans les Alpes, paraît être hydrophile en Islande où il se trouve ave les Sphaignes dans les «myrar» (Hesselbo, 1912).

Ceratodon	*Hedwigia*	*Pterigynandrum*
Trichodon	*Braunia*	*Lesquereuxia*
Ditrichum	*Zygodon*	*Pseudoleskea*
Distichium	*Orthotrichum*	*Heterocladium*
Pterigoneurum	*Encalypta*	*Thuidium*
Pottia	*Entosthodon*	*Platygyrium*
Didymodon	*Funaria*	*Pylaisia*
Leptodontium	*Leptobryum*	*Cylindrothecium*
Trichostomum	*Plagiobryum*	*Homalothecium*
Timmiella	*Bryum* p. p.	*Ptychodium*
Tortella	*Bartramia* sp.	*Brachythecium*
Pleurochaete	*Pogonatum*	*Eurynchium*
Barbula	*Polytrichum*	*Drepanium*
Aloina	*Leucodon*	*Hylocomium*
Crossidium	*Antitrichia*	*Rhytidium*

La liste que j'ai relevée des espèces manifestement xérophiles, comprend 308 espèces, dont 240 acrocarpes et 68 pleurocarpes.

Rapportés à la flore suisse, il apparaît que:

1° les xérophiles représentent environ le 36 % des mousses suisses (exclus les Sphaignes)[1],

2° les acrocarpes xérophiles forment le 40 % du nombre total des acrocarpes; les pleurocarpes, le 27 % environ,

3° sur 100 espèces xérophiles, les terricoles, arénicoles et humicoles représentent le 38 % environ, les lignicoles et corticoles 19 % env., les saxicoles le 44 %.

Le vent

L'action principale du vent sur les mousses est la dessication qu'en général il produit en activant l'évaporation de l'eau et la transpiration.

En outre de cette action indirecte, il faut considérer aussi les actions mécaniques de traction, d'arrachement, de compression et d'érosion par les particules solides ou liquides projetées.

L'action mécanique par pression et compression présente en somme peu d'importance pour les mousses, étant donnés la taille réduite de ces végétaux et leur rapprochement immédiat du support.

L'érosion mécanique est notablement plus importante.

Ces actions directes s'exercent surtout dans les stations très ex-

[1] C. Meylan, dans sa Flore des Hépatiques de la Suisse (1924), indique les proportions suivantes: xérophiles 7 %; mésophiles-hygrophiles 78 %; franchement hygrophiles 15 % (aquatiques 5 %).

Herzog (1904), pour les mousses du territoire badois, indique la proportion des hydrophiles aux xérophiles = 8 : 3; et pour la Suisse 8 : 4.

posées, principalement aux hautes altitudes. La vitesse du vent et son action augmentant rapidement à mesure qu'on s'élève, les mousses qui croissent sur le sol plus ou moins horizontal en sont moins affectées que celles sur les rochers, les troncs d'arbres, etc.

Quant à l'action desséchante, il faut remarquer qu'elle est fort différente suivant la direction des vents. Alors que ceux du quadrant septentrional sont, dans la règle, des vents secs et desséchants, ceux des quadrants méridionaux et occidentaux sont plutôt des vents humides.

Il suit de là que le régime des vents a, dans notre pays, une importance assez considérable sur la répartition des mousses: mais cette importance est due surtout à la dépendance du régime hygrométrique et thermique de la direction des vents dominants. C'est ainsi p. ex. que le Simplon, où le vent du SW souffle six fois sur dix, présente plus d'espèces hydro- et hygrophiles que le St. Bernard où c'est le vent NW qui souffle dans la même proportion.

Le fœhn exerce de même une action desséchante sur les stations découvertes et exposées.

Les vallées à fœhn ont un climat plus chaud et plus sec. L'influence du fœhn, dont le maximum printanier est, dans les Alpes, en mars et avril, se manifeste surtout pour les mousses arboricoles qui mûrissent leur capsule plus tôt grâce à son influence (*Ulota*, *Orthotrichum*, etc.).

D'une manière générale, on peut dire que toutes les mousses aériennes sont des *anémophiles*, en tant que le vent doit être regardé comme l'agent principal de transport de leurs spores. La légèreté et la minutie de celles-ci, ainsi que les dispositions très spéciales qui régularisent leur sortie de la capsule et leur émission, sont des dispositions nettement anémophiles.

Mais, pour ce qui concerne le gamétophyte surtout, on distingue, parmi les mousses, certaines espèces qui recherchent nettement les stations abritées contre l'action directe du vent et que j'ai appelées *apénémophiles* (du grec ἀπήνεμος à l'abri du vent); telles sont, entr'autres toutes les espèces silvicoles et la plupart des sciaphiles. Ces mousses apénémophiles, sensibles à la dessication, ont besoin d'une atmosphère calme et moite pour éviter la forte évaporation. Telles sont, p. ex., *Pterigophyllum lucens* (Pl. XXIV 3), *Plagiothecium undulatum* (Pl. XXII 3), *Thamnium alopecurum* (Pl. XXIX 1), etc.

Dans la zone alpine, au-dessus de 2000 m., les mousses recherchent les stations abritées et couvertes: creux, fentes des rochers, abri sous les phanérogames, etc.; c'est dans ces stations que se réfugient les espèces immigrées des zones inférieures.

D'autres mousses, au contraire, paraissent supporter ou même rechercher les stations très exposées au vent: «montana subalpina et petrosa, ventis procellisque verberata» (SCHIMPER Synopsis, XLI); telles sont, p. ex. *Racomitrium lanuginosum* (Pl. XXV), *Grimmia Doniana*, *G. contorta*, *Dryptodon patens*, *R. sudeticum*, *Orthotrichum Killiasiii*, *O. Sturmii*, *Schistidium apocarpum*, *S. confertum*, *Dicranum fulvellum*, etc. etc., et, parmi les hépatiques, *Gymnomitrium coralloides*.

Les dispositions protectrices que présentent ces espèces (que l'on peut qualifier plus spécialement d'*aquilonaires)* contre les actions nocives du vent, sont principalement la croissance en touffes serrées, solidement fixées au support, le développement du feutre radiculaire, l'épaississement des parois cellulaires, surtout à la marge des feuilles, la pilosité, l'application et l'imbrication des feuilles, le renforcement des stéréomes, etc.

La torsion hélicoïdale du pédicelle, présente chez beaucoup de mousses, est une disposition propre à augmenter notablement sa flexibilité et sa résistance.

Alors que certaines espèces paraissent rechercher les stations exposées, soit aux vents froids et secs du nord, soit à ceux humides du sud et de l'ouest, la plus grande partie des mousses peuvent être considérées comme à peu près indifférentes sous ce rapport.

Biomorphoses

Je ne connais pas de formes bien caractérisées attribuables à l'action du vent; cependant, celle que présente le *Racomitrium lanuginosum* croissant dans les stations très exposées des hautes altitudes (jusqu'à près de 4000 m.), sont bien différentes *primo visu* des formes des stations abritées (Pl. XXV 1). Une étude attentive des mousses des Hautes-Alpes amènera sans doute à distinguer, pour certaines espèces, des *anémomorphoses* plus ou moins bien caractérisées. La combinaison habituelle du facteur vent avec les autres facteurs climatiques, tels que radiation, sécheresse, etc., rend difficile, si non impossible, dans la plupart des cas, la distinction de ces biomorphoses.

Facteurs édaphiques. Le terrain

«Dans une contrée donnée, toutes choses égales quant au climat, le sol joue un rôle principal dans la dispersion des espèces possibles quant à ce climat» (THURMANN 1849).

En ce qui concerne les muscinées, cette dépendance étroite de la végétation de la configuration et de la nature du terrain, est parti-

culièrement marquée. La grande majorité des mousses présentent des préférences ou des exigences spéciales pour certains substrats de nature bien définie quant aux propriétés physiques et chimiques. Cette constatation expérimentale pose le problème des relations constantes qui existent entre les différents substrats et la végétation bryologique qui les habite.

Il apparaît immédiatement que ce problème, envisagé dans sa généralité, est fort compliqué, vu le nombre considérable des facteurs écologiques qui dépendent des propriétés du substrat et leurs relations très étroites avec les autres facteurs, ceux du climat, par exemple.

Les facteurs dépendant directement du terrain peuvent être distingués comme suit:

1° facteurs topographiques: l'inclinaison de la surface du substrat détermine toute une série de conditions écologiques. Les surfaces horizontales, plus ou moins inclinées, ou verticales, comportent des différences très notables sous le rapport de l'échauffement par les rayons solaires,[1] la vitesse d'écoulement de l'eau, la quantité de matière accumulée par le vent ou par l'eau, la formation d'humus, etc.,

2° facteurs résultant de la nature du terrain et de ses propriétés physiques,

3° facteurs résultant de ses propriétés chimiques et physico-chimiques.

Au moyen des données fournies par l'expérience, c'est-à-dire par l'observation et l'étude des exigences et des préférences des différentes espèces pour les différents substrats, nous pouvons faire immédiatement la distinction empirique entre des mousses terricoles, arénicoles, saxicoles, lignicoles, corticoles, humicoles et fimicoles, tandis que d'autres mousses, peu nombreuses du reste, paraissent vivre indifféremment sur des substrats de nature très différente.[2]

D'une manière générale, on peut dire que les espèces vivant sur des substrats de composition constante: bois, écorce, tourbe, etc., varient moins que celles croissant sur le sol, dont la composition et les propriétés sont très variables.

---

[1] Pour les différentes expositions aux rayons solaires, l'échauffement est proportionnel au cosinus de l'angle que ces rayons font avec la surface considérée. La durée de l'insolation dépend aussi de l'exposition.

[2] La plupart de ces mousses indifférentes au substrat, que l'on pourrait appeler *édapho-adiaphores:* «bodenvag» sont des ubiquistes cosmopolites: *Dicranum scoparium*, *Ceratodon purpureus*, *Syntrichia ruralis*, *Homalothecium sericeum*, *Brachythecium populeum*, *B. velutinum*, *B. rutabulum*, *Amblystegium serpens*, *Drepanium cupressiforme*, etc., dont l'*amplitude édaphique* est considérable.

Passant rapidement en revue les propriétés physiques principales du substrat, qui entrent en considération pour l'écologie des mousses, je mentionnerai:

a) sa consistance et sa structure,

b) ses propriétés en relation avec la radiation lumineuse et thermique qu'il reçoit,

c) celles en relation avec l'humidité.

Quant à la consistance, on peut dire que la condition principale nécessaire pour la végétation bryologique est la stabilité du terrain: il y a très peu de mousses qui soient capables de s'établir sur des substrats instables, tels que les terrains ébouleux ou souvent remaniés.

Les plus fréquentes de ces mousses sont: *Dicranella varia*, *D. crispa*, *D. rufescens*, *Fissidens exilis*, *F. taxifolius*, *Ditrichum tortile*, *D. homomalum*, *D. pallidum*, *Barbula unguiculata*, *B. fallax*, *Racomitrium canescens*, *Leptobryum*, *Pohlia cucullata*, *P. commutata*, *P. Rothii*, *P. annotina*, *Mniobryum carneum*, *M. albicans*, *Bryum atropurpureum*, etc.

Ces sols remaniés: tranchées, talus, etc., sont en général riches en matières minérales solubles; s'ils présentent une certaine humidité, ils sont bientôt envahis par une végétation bryologique très développée. Avec GREBE (1918) on peut observer que les espèces croissant dans ces stations sont en général abondamment fructifiées, grâce à la richesse du sol.

Ce fait peut être mis en relation avec l'observation faite par ULOTH (Flora 1861, p. 116) que le sporophyte de certaines mousses contient une proportion relativement considérable de phosphates.

Les éboulis, pierriers et moraines en mouvement, les terrains instables des berges et des rives des cours d'eau, ainsi que les schistes ardoisiers p. ex., dont la surface s'effrite facilement et continuellement, présentent, dans la règle, une végétation bryologique nulle ou très pauvre en individus comme en espèces.

La structure est importante en ce qui concerne surtout les substrats pierreux. Les roches très dures et compactes, telles p. ex. la corneblende, la serpentine, la diorite, les granits (roches dysgéogènes) ont peu de mousses, tandis que les roches poreuses et celles facilement clivables ou désagrégeables: gneiss, schistes, etc., en sont notablement plus riches.

Par le développement de leurs rhizoïdes, les espèces saxicoles paraissent d'ailleurs jouer une rôle actif pour la désagrégation de ces roches. On observe assez fréquemment des cas où le feutre formé par les radicelles pénètre à l'intérieur de la roche par des fentes capillaires, jusqu'à plus d'un décimètre de profondeur.[1]

---

[1] *Stylostegium*, *Dicranum fulvellum* (*Bryotheca helvetica*, expl. No. 65. 4. 20).

Les propriétés des terrains en relation avec la chaleur et la lumière ont une certaine importance pour les mousses qui les habitent.

En ce qui concerne la couleur du substrat, il est facile de constater que ceux de couleur foncée ou noirâtre, pouvant absorber les rayons calorifiques et s'échauffer notablement plus que ceux de couleur claire, sont habités par des espèces capables de supporter les températures élevées. En général, la couleur foncée entraîne, pour le climat thermique, une correction positive plus ou moins considérable.

Le terreau noirâtre de la zone alpine s'échauffe au soleil notablement plus que les substrats de couleur claire, et peut, même en hiver, présenter une température atteignant et dépassant 50°.

La persistance plus ou moins longue de la neige, au printemps, est, elle aussi, en relation avec la couleur et les propriétés thermoconductrices du terrain.

La différence entre les substrats de couleur claire et foncée peut se manifester, dans certains cas, par des variations correspondantes dans les caractères morphologiquees de certaines espèces. C'est ainsi qu'ARNELL et JENSEN (1907, p. 192) ont observé que *Grimmia incurva* présente deux formes distinctes: l'une, sur les substrats de couleur foncée, est d'un vert pur, plus lâche, avec des feuilles patentes-squarreuses, crêpues et plus allongées, tandis que l'autre, croissant sur les substrats de couleur claire, est plus foncée, presque noirâtre, avec des feuilles moins crêpues, plus courtes et apprimées. J'ai observé des faits semblables pour quelques-unes de nos mousses alpines, telles p. ex. *Pseudoleskea radicosa*, *Ptychodium plicatum*, etc. Le facteur efficient paraît être, dans ce cas, plutôt la radiation lumineuse que celle thermique.

D'autres propriétés telles que la porosité et la structure intime de la roche ont une importance considérable pour la végétation bryologique, en tant qu'elles conditionnent les propriétés thermiques et hygroscopiques de la station.

C'est ainsi que les roches siliceuses compactes se dessèchent beaucoup plus rapidement que les calcaires poreux; que les sols dolomitiques, extrêmement perméables, sont habités presque exclusivement par les mousses xérophiles, etc. etc.

Sur les rochers humides (schistes principalement), il se forme, le soir, des brumes qui protègent les mousses contre le gel. Les variations de température sont plus grandes sur le calcaire que sur le granit, etc.

Les autres substrats: terre, sable, etc., présentent des différences analogues de couleur, de consistance, de structure qui sont en relation étroite avec les conditions écologiques.

La remarque qu'a faite THURMANN (l. c.) que les xérophiles correspondent rigoureusement aux terrains dysgéogènes et les hygrophiles aux terrains eugéogènes se vérifie *grosso modo* aussi pour les mousses.

Les propriétés capillaires du substrat, en relation étroite avec sa perméabilité et sa faculté de retenir plus ou moins l'eau (capacité hydraulique) et de permettre son transport par capillarité, dépendent directement de sa structure.

Sur les terrains à texture lâche, l'eau pénètre rapidement à une profondeur où elle ne peut plus être atteinte par les mousses: les terrains à texture plus dense répartissent l'eau plus également: elle peut monter des couches inférieures par capillarité. La puissance capillaire du terrain joue ainsi un rôle important pour l'utilisation des précipitations par les mousses aussi bien que pour les phanérogames. En ce qui concerne la quantité d'humidité retenue par un sol, on sait qu'elle est proportionnelle à la quantité d'humus qu'il contient.

Ce n'est point ici le lieu de traiter ce sujet plus complètement et je dois me contenter de ces quelques indications générales.

Avant de passer à la classification des mousses suisses suivant les substrats, il est nécessaire de remarquer que la distinction de ceux-ci ne peut pas toujours être faite d'une manière rigoureuse; ainsi, pour la terre, l'humus, le sable, etc., qui peuvent se trouver mélangés en proportions indéfiniment variables. D'autre part, la majorité des espèces saxicoles croissent en réalité, non pas en contact immédiat avec la pierre, mais sur l'humus qui la recouvre en couche plus ou moins mince, ou qui s'accumule dans les fissures.

Espèces polyédaphiques. Beaucoup d'espèces peuvent du reste habiter sur plusieurs substrats différents, où elles trouvent réalisées certaines combinaisons des facteurs biologiques qui leur sont nécessaires.

Il y a relativement peu de mousses à la fois terricoles et saxicoles. Le fait qu'un certain nombre d'espèces saxicoles (*Dicranoweisia crispula* p. ex.) passent, dans la zone alpine, sur la terre et l'humus, et, dans la région arctique, sur la terre et le bois, s'explique facilement par la plus grande hygroscopicité de ces derniers substrats, moins sujets à se dessécher que la pierre: ce *polyédaphisme* représente, ici, une protection de ces espèces contre la sécheresse.

Réciproquement, certaines mousses terricoles de la zone alpine, comme *Dicranum Starkii*, *D. falcatum*, etc. peuvent passer sur la pierre dans les stations humides.

Ce changement de substrat avec les conditions climatiques a lieu, d'autre part, pour certaines espèces méridionales immigrées: *Leptodon* et *Pterogonium*, arboricoles en Provence, sont saxicoles en Suisse. *Fabronia pusilla*, encore arboricole à Genève, devient terricole à Ardon, puis saxicole à Mazembroz (Valais).

Mousses terricoles

Les terres humeuses, sablonneuses, marneuses, argileuses, etc. présentent des espèces de mousses en général différentes suivant leur nature. La distinction de ces substrats, en ce qui concerne leur végétation bryologique, nous entraînerait trop loin.

Comme exemples de mousses exclusivement *terricoles*, je me bornerai à citer:

la plupart des *cleistocarpes*, *Weisia* sp., *Dicranella* sp., *Fissidens bryoides*, *incurvus*, *exilis*, *taxifolius*, etc., *Ditrichum homomallum*, *pallidum*, *tortile*, *glaucescens*, *Pterigoneurum* et *Pottia* sp., *Timmiella*, *Tortella caespitosa*, *fragilis*, *Pleurochaete*, *Barbula* sp., *Streblotrichum* sp., *Aloina* sp., *Tortula canescens*, *cuneifolia*, *Syntrichia subulata*, *Encalypta* sp., *Schistostega*, *Funariacées*, *Leptobryum*, *Pohlia* sp., *Mniobryum* sp., *Bryum* (une cinquantaine d'espèces), *Rhodobryum*, *Mnium* (la plupart des espèces), *Bartramia stricta*, *B. pomiformis*, *Conostomum*, *Breutelia*, *Philonotis* sp., *Timmia* sp., *Catharinea* sp., *Oligotrichum*, *Pogonatum*, *Diphyscium*, *Heterocladium squarrosum*, *Orthothecium chryseum*, *Brachythecium* sp., *Scleropodium*, *Eurynchium* sp., *Rhynchostegiella pallidirostra*, *Rhynchostegium megapolitanum*, *Plagiothecium* sp., *Isopterygium elegans*, *Amblystegium* sp., *Hygroamblystegium filicinum*, *Cratoneurum* sp., *Chrysohypnum* sp., *Drepanocladus* sp., *Calliergon* sp., *Acrocladium*, *Scorpidium*, *Hylocomium* sp., *Rhytidium*.

Mousses des cultures

Un certain nombre de mousses sont adaptées aux conditions spéciales présentées par les terrains cultivés: jardins, champs, prairies, etc., dont le sol est périodiquement labouré et retourné par la bêche ou la charrue, ou bien soumis à une fumure par les engrais naturels ou artificiels.[1]

Les principales de ces *mousses messicoles*, comme les appelle Massard, sont des types plus ou moins éphémères, tels que:

Ephemerum sp., *Phascum cuspidatum*, *curvicollum*, *Physcomitrella*, *Systegium*, *Pottia intermedia*, *minutula*, *lanceolata*, *Starkei*, *subsessilis*, *Barbula unguiculata*, *fallax*, *Tayloria serrata*, *Physcomitrium piriforme*, *Entosthodon fascicularis*, *Mniobryum carneum*, etc.

Celles qui habitent les terrains labourés chaque année, sont des espèces annuelles qui persistent par leur protonema.

[1] L'apport d'engrais azotés (fumure) fait disparaître les mousses au profit des plantes cultivées. Il est probable que cette action est due, dans la plupart des cas, au changement de réaction du sol amené par les substances alcalines de ces engrais.

Il en est de même pour ce qui concerne le chaulage des arbres et des sols.

Comme plus spécialement *argilicoles*, ont peut mentionner:

Ephemerum sp., *Physcomitrella*, *Pleuridium nitidum*, *Mildeella*, *Weisia mucronata*, *Pottia minutula*, *lanceolata*, *Dicranella varia*, *Aloina* sp., *Barbula unguiculata*, *fallax*, *gracilis*, *Fissidens taxifolius*, *exilis*, *Physcomitrium sphaericum*, *eurystomum*.

Et comme *arénicoles*, les psammophytes:

Dicranella rufescens, *Aongstroemia*, *Trichodon*, *Ditrichum flexicaule*, *tortile*, *homomallum*, *nivale*, *Pottia truncata*, *Tortula ruralis*, *ruraliformis*, *Tortella inclinata*, *Pleurochaete*, *Rhacomitrium canescens*, *Pohlia cucullata*, *commutata*, *Bryum versicolor*, *Blindii*, *cirratum*, *badium*, *Polytrichum piliferum*, *Thuidium abietinum*, *Camptothecium lutescens*, *Brachythecium albicans*, *Hypnum ericetorum*, *Rhytidium rugosum*, etc.

Sur la *terre de bruyère* (terrain sablonneux et humique):

Fissidens sp., *Tortula subulata*, *Bryum capillare*, *Catharinea undulata*, *Polytrichum juniperinum*, *formosum*, *Diphyscium*, *Buxbaumia aphylla*, *Eurynchium Swartzii*, *Scleròpodium*, etc.

Sur la vase mouillée des marécages:

Sphagnum sp., *Pleuridium nitidum*, *Physcomitrella*, *Sporledera*, *Dicranum Bergeri*, *Bonjeani*, *Trematodon ambiguus*, *Fissidens adiantoides*, *Dissodon splachnoides*, *Pohlia Ludwigii*, *sphagnicola*, *Bryum bimum*, *ventricosum*, *cyclophyllum*, *uliginosum*, *Duvalii*, *sagittaefolium*, *Mnium medium*, *punctatum* var. *elatum*, *subrotundum*, *affine*, *Seligeri*, *rugicum*, *Meesea* sp., *Aulacomnium palustre*, *Philonotis* sp., *Pterigophyllum*, *Climacium*, *Camptothecium nitens*, *Brachythecium Mildeanum*, *Amblystegium Kochii*, *Cratoneurum decipiens*, *Hypnum elodes*, *aduncum*, *vernicosum*, *intermedium*, *exannulatum*, *fluitans*, *pratense*, *cordifolium*, *giganteum*, *stramineum*, *trifarium*, *scorpioides*.

Humus. Les différentes variétés d'humus sont habitées par des mousses différentes aussi.

L'humus des forêts de conifères est le substrat préféré des *Hypnum* et *Hylocomium: Drepanocladus uncinatus*, *Ptilium*, *Mnium spinosum*, *spinulosum*, *Plagiothecium Roeseanum*.

Celui provenant de la décomposition de plantes diverses: fougères, feuilles d'aune, *Petasites*, etc.: *Hypnum callichroum*, *Brachythecium Starkii*.

L'humus des forêts de feuillus peut être fort différent suivant sa composition et sa réaction: feuilles de hêtre, chêne, frêne, bouleau, aunes, etc. Nous étudierons les mousses habitant sur ces sols à propos des sociétés des forêts. Il me suffira d'indiquer ici: *Pohlia nutans* var. *strangulata*, *Mnium affine*, *Brachythecium curtum*, *Starkii*, *re-*

flexum, *Plagiothecium undulatum*, *curvifolium*, *Eurynchium striatum*, *Ptilium Crista castrensis*, etc.

L'humus feutré et lâche des forêts, résultant de la décomposition plus avancée, mais encore incomplète, des détritus, présente: *Dicranum undulatum*, *majus*, *scoparium*, *Thuidium recognitum*, *delicatulum*, *tamariscinum*, *Brachythecium velutinum*, *salebrosum*, *Hypnum Schreberi*, *Hylocomium* sp., etc.

Le *mull*, humus noir terreux, produit final de l'huméfaction normale, à l'air libre et par une humidité moyenne et uniforme, est caractérisé par:

Mnium serratum, *cuspidatum*, *stellare*, *hymenophylloides*, *Diphyscium*, *Buxbaumia aphylla*, *Isothecium myurum*, *Plagiothecium elegans*, var. *Schimperi*, *curvifolium*, *Roeseanum*, *denticulatum*, *silvaticum*, *Muellerianum*, *nitidulum*, *Eurynchium piliferum* (*Calypogeia* sp., *Lepidozia* sp., *Cephalozia* sp.), etc. etc.

Et au pied des arbres: *Dicranum montanum*, *viride*, *Sauteri*, *Tortula pulvinata*, *Zygodon viridissimus*, *Bryum capillare*, *Anomodon attenuatus*, *longifolius*, *Brachythecium reflexum*, *rutabulum*, *velutinum*, *Amblystegium subtile*, etc.

Comme Grebe (1918) l'a remarqué, c'est sur cet humus gras que l'on observe des formes luxuriantes telles que: *Dicranum majus*, *Mnium undulatum*, *Pohlia nutans* var. *longiseta*, *Bryum capillare* varr. *flaccidum*, et *macrocarpum*, *Rhodobryum*, *Meesea longiseta*, *Pterigophyllum*, *Isothecium robustum*, *Brachythecium rutabulum* var. *turgescens*, *B. velutinum* var. *longisetum*, *Plagiothecium silvaticum* var. *robustum*, *P. undulatum*, *Plagiochila asplenioides* var. *major*, etc.

Le même auteur remarque aussi que les mousses dont le sporogone présente des hypertrophies, sous la forme de goître, d'apophyses, de col très développé, etc., sont, en général, des humicoles.

Les mousses humicoles sont souvent caractérisées par le développement des rhizoïdes, qui pénètrent plus ou moins profondément dans le sol humique et présentent souvent des mycorrhizes exogènes (Amann 1891).

La terre humeuse (terreau noir) des hautes altitudes présente une végétation de mousses spéciales: *Pottia latifolia*, *Desmatodon* sp., *Barbula bicolor*, *Ditrichum glaucescens*, *Encalypta commutata*, *rhabdocarpa*, *longicolla*, *apophysata*, *Dissodon Froelichianus*, *Tetraplodon urceolatus*, *Plagiobryum demissum*, *Bryum arcticum*, *subrotundum*, *compactum*, *Oreas*, *Meesea alpina*, *Plagiothecium nitidulum*, *Muehlenbeckii*.

Les précurseurs des mousses, sur les rochers, sont, dans la règle, des lichens et des algues, puis viennent des hépatiques: *Frullania*, *Radula*, etc., et enfin les mousses. Suivant que cet humus présente une réaction neutre ou alcaline (humus calcaire) les espèces qui l'habitent sont différentes. La même succession s'observe sur le tronc des arbres. Je reviendrai plus loin sur ce point.

Cet humus qui recouvre les rochers, lorsqu'il est ombragé et frais, présente, dans la règle, une végétation bryologique très développée; l'humus stérilisé par l'insolation et la sécheresse, une végétation pauvre.

La *tourbe* proprement dite, riche en acides humiques très adsorbants, représente un terrain pauvre et physiologiquement sec, à végétation xérophytique.

Parmi les espèces turficoles principales, on peut indiquer:

les Sphaignes: *S. compactum, molle, contortum, medium, papillosum, teres, fuscum,* etc.

Dicranella cerviculata, D. Schreberi var. *lenta,*

Dicranum Bergeri, palustre, Schraderi, undulatum,

Campylopus turfaceus, fragilis, brevipilus, Dicranodontium longirostre,

Pohlia nutans var. *sphagnicola, Aulacomnium palustre, Meesea tristicha, longiseta,*

Polytrichum gracile, alpestre, strictum, commune var. *uliginosum,*

Camptothecium nitens, Helodium Blandowii,

Drepanocladus vernicosus, fluitans, etc.

Sur la terre tourbeuse et la tourbe de bruyère, qui ne contiennent plus de restes organisés, et sont souvent neutralisées par des apports calcaires: produits de décomposition sous les calunaies, aunaies, cariçaies, avec des Cypéracées, et des lichens *(Cladonia): Sphagnum rigidum, tenellum, molle, Sporledera, Archidium, Dicranella Schreberi* var. *lenta, Dicranum spurium, Trematodon ambiguus, Fissidens adiantoides, osmundoides, Entosthodon ericetorum, Bryum bimum, uliginosum, cyclophyllum, longisetum, Mnium palustre, Paludella, Meesea uliginosa, Polytrichum piliferum, Hypnum scorpioides, trifarium, revolvens, vernicosum, stramineum, pratense,* etc.

La *«tourbe sèche»* (Ramann) formée sur les terrains secs, est un substrat stérilisé par la dessication et l'échauffement et qui demeure pour ainsi dire invariable. C'est sur ce terrain surtout que l'on observe les mousses à mycorrhizes et certaines autres telles que: *Sphagnum quinquefarium, subnitens, Oreoweisia serrulata, Dicranum undulatum, scoparium, majus, fuscescens, Muehlenbeckii, Blyttii, elongatum, Campylopus flexuosus, turfaceus* var. *Muelleri, C. Schimperi, Leucobryum, Trematodon brevicollis, Pottia latifolia, Desmatodon* sp., *Tortula mucronifolia, obtusifolia, Tortella fragilis, Racomitrium sudeticum* var. *validius, Dissodon Froelichianus, Encalypta apophysata, rhabdocarpa, Bryum* sp., *Conostomum, Polytrichum sexangulare, commune, formosum, juniperinum.*

La grande majorité de ces mousses présentent des dispositions xérophytiques accusées, parmi lesquelles il faut noter l'élargissement de la nervure foliaire, chez *Campylopus*, *Dicranodontium*, *Dicranum* et *Dicranella* sp., *Trematodon*, *Metzleria*, *Leptobryum*, *Meesea trichodes*, *Polytrichum*.

Enfin, l'humus résultant de la putréfaction du bois (bois pourri), substrat qui retient l'humidité avec ténacité, riche en substance organique en solution, présente les espèces caractéristiques suivantes: *Dicranoweisia intermedia*, *Dicranum flagellare*, *strictum*, *Dicranodontium longirostre*, *Tetraphis pellucida*, *Aulacomnium androgynum*, *Buxbaumia indusiata*, *Isopterygium silesiacum*, *Hypnum reptile*, *nemorosum*, *Haldanianum*.

A ces espèces il faut joindre *Anacamptodon splachnoides* vivant sur la pourriture humide du bois, dans les anfractuosités des troncs et des grosses branches.

Quelques rares espèces peuvent devenir occasionnellement épiphytes, comme p. ex. *Amblystegium Sprucei* croissant sur des touffes vivantes d'autres mousses, *A. serpens* sur des *Polypores*, etc. etc.

L'humus d'origine animale, résultant de la décomposition des excréments et des cadavres des herbivores et carnivores, est habité par un certain nombre de mousses nitrophiles fimicoles, saprophytes ou hémisaprophytes, telles que: [1]

sur les excréments des herbivores:

Tayloria serrata, acuminata (*T. splachnoides* et *T. tenuis* plutôt sur les végétaux en décomposition), *Tetraplodon mnioides*, *urceolatus*, *Splachnum sphaericum*, *ampullaceum*,

sur les excréments des carnivores et les cadavres:

Tayloria Rudolphiana (excréments déposés sur l'érable par les oiseaux de proie),

Tetraplodon angustatus, *mnioides* sur les cadavres de rongeurs, en décomposition.

Dissodon Froelichianus souvent près des terriers de marmottes.

Sur les rochers recouverts du guano des oiseaux aquatiques: *Bryum gemmiparum*.

Les mousses des agglomérations urbaines sont presque toutes, à des degrés divers, des nitrophiles: *Funaria hygrometrica*, *Marchantia polymorpha* et *Leskea tectorum* ont une préférence bien marquée pour les substrats riches en azote, dans le voisinage des habitations humaines. La préférence du *Funaria* pour les sols mélangés de char-

[1] Parmi les mousses de cette catégorie, étrangères à notre Flore, il convient de citer: *Splachnum luteum*, *S. rubrum* sur les excréments du renne; *S. Wormskjoldii* dans le voisinage des établissements des baleiniers et des chasseurs.

bon de bois, s'explique par le fait que ce substrat retient avec ténacité, par adsorption, les matières azotées, les sels ammonicaux (urine), etc. Le *Bryum argenteum* (de même que le *Gasparinia elegans)* des sommets, recherche les stations fumées par les excréments des oiseaux.

La question de savoir si certaines de nos mousses peuvent être qualifiées de *parasites*, comme le prétend HABERLANDT, qui considère les rhizoïdes comme des organes pouvant servir à la succion, est encore controversée. La grande majorité des bryologues considèrent les rhizoïdes des mousses comme de simples organes de fixation. Il paraît toutefois que certaines espèces exotiques (du genre *Cyatophorum* p. ex.) peuvent être considérées comme des parasites facultatifs: leurs rhizoïdes pouvant pénétrer par perforation dans les tissus vivants d'autres plantes et former de véritables *haustoria*.

Les mousses épiphylles font presque entièrement défaut à la flore européenne. Il faut cependant indiquer, comme épiphylle facultatif le *Neckera complanata* observé par R. CHODAT sur les feuilles vivantes des arbustes dans la garide de Sciez.

Il faut signaler aussi les cas curieux de pseudoparasitisme observés par PHILIBERT (Revue bryologique 1883, p. 65) pour les plantules ou bourgeons mâles naissant chez *Camptothecium lutescens* et *C. fallax* sur la plante ♀ en voie de décomposition. Chez *Fissidens decipiens*, ces bourgeons ♂ prennent naissance et vivent sur le tissu des vieilles feuilles mortes de la plante ♀.

Mousses lignicoles et arboricoles

Les principales espèces de cette catégorie, croissant sur le tronc et les branches des arbres à une certaine hauteur au-dessus du sol, sont:

Dicranoweisia cirrata, D. intermedia, Dicranum viride, D. Sauteri, D. montanum, D. flagellare, D. strictum, Syntrichia latifolia, S. papillosa, S. laevipila, S. pulvinata, Zygodon viridissimus, Ulota spp., *Orthotrichum* sp., *Cryphaea, Leucodon, Antitrichia, Neckera pennata, N. pumila, Homalia, Fabronia pusilla, Habrodon, Leskea polycarpa, Leskeella nervosa, Anomodon rostratus, Pterigynandrum, Lesquereuxia striata, Platygyrium, Pylaisia, Plagiothecium latebricola, Amblystegium subtile, Drepanocladus uncinatus* varr. *plumosus* et *plumulosus, D. contiguus, Drepanium fertile, pallescens, orthocarpum*, etc.

Beaucoup de ces mousses arboricoles habitent indistinctement sur les arbres d'essences diverses; d'autres montrent une préférence marquée pour certaines essences, comme p. ex. *Orthotrichum gymnostomum* sur *Populus Tremula, Neckera pennata* et *N. pumila* sur le

tronc des conifères, *Orthotrichum leucomitrium* sur leurs rameaux, *Syntrichia* sp., *Orthotrichum* sp., *Zygodon* sur l'écorce des feuillus, *Dicranum strictum* sur le mélèze, etc.

L'absence des mousses sur l'écorce des pins (*Pinus silvestris*, *P. montana*, etc.) et celle des platanes est due, fort probablement, à la desquamation continuelle des couches superficielles, qui ne permet pas à l'humus de s'accumuler en quantité suffisante. Le rhytidome crevassé des vieux mélèzes des Alpes est de même dépourvu de mousses.

Comme l'a fait remarquer MASSARD (1910), «le tronc d'un arbre isolé présente des climats fort différents suivant l'orientation de ses faces: les vents humides de l'ouest et du sud-ouest, les vents desséchants du nord et de l'est, enfin les rayons solaires, créent une grande diversité de conditions. Même les crevasses de l'écorce ont un climat tout autre dans leur fond et près de la surface, etc.»

Sous le rapport du climat thermique, on peut dire qu'en général, en été, l'échauffement est moindre sur le tronc des arbres que sur la pierre, tandis qu'au printemps et en automne, cet échauffement est plus fort.

Observations: I. Tour de Gourze (Vaud), 970 m. (3. II. 1918), 15 h. ½, au soleil, air 6°, touffe d'*Orthotrichum affine* sur le tronc d'un jeune hêtre, à 1,5 m. du sol: 19°.

II. Les Cases (Fribourg), 1600 m. (31. X. 1920), 13 h., au soleil, air 7°, touffe de *Leucodon* sur tronc d'érable, à 1,5 m. au-dessus du sol 13°, touffe de *Ptychodium plicatum* sur bloc calcaire 7,5°.

Une tradition populaire veut que les mousses se fixent de préférence sur la face des arbres exposée au nord. Si l'on examine la chose de près, on pourra s'assurer qu'en réalité, ces cryptogames, comme les lichens, se trouvent de préférence du côté les plus exposé à la pluie chassée par le vent dominant. Elles recherchent, en outre, les parties du tronc irriguées par l'eau ruisselante, dont les courants sont modifiés par la situation des grosses branches et les proéminences du tronc.

Selon KROEMER, das les forêts de Philadelphie, les grands arbres ont leur revêtement de mousses tantôt au sud, tantôt au nord, ou bien à l'est ou à l'ouest: au nord, chez 10 % des arbres, au sud chez 15 %, à l'ouest chez 10 %, à l'est chez 35 %.

D'après BEDEL, pour les forêts de la région de Dozulé (France): au nord dans 15 % des cas, au sud dans 10 %, à l'est dans 10 %, et à l'ouest dans 36 %.

Mousses saxicoles

Les espèces saxicoles sont trop nombreuses pour pouvoir être énumérées ici. Parmi ces mousses on peut distinguer trois catégories différentes:

a) les *lithophytes*, croissant à la surface du roc nu, à laquelle elles adhèrent immédiatement, la couche d'humus étant à peu près nulle dans la règle. Ex.:

Gyroweisia tenuis, *Dicranoweisia compacta*, *Fissidens pusillus*, *F. crassipes* var. *lacustris*, *Seligeria* sp., *Blindia trichodes*, *Stylostegium*, *Brachydontium*, *Campylostelium*, *Hyophila*, *Schistidium confertum* var. *papillosum*, *Grimmia crinita*, *G. alpestris*, *Tetrodontium*, *Heterocladium heteropterum* var. *flaccidum*, *Rhynchostegiella* sp., *Isopterygium depressum*, *Amblystegium confervoides*, *Hypnum Sauteri*.

A ces mousses on peut encore ajouter les formes juvéniles de certaines autres espèces.

b) les *exochomophytes*, vivant à la surface du roc couvert d'une couche d'humus qui peut être plus ou moins épaisse: un grand nombre d'espèces. Ex.: *Tortella tortuosa*.

c) les *chasmophytes* vivant dans les fentes du roc, sur l'humus ou le détritus: nombreuses espèces. Ex.: *Molendoa*.

Le départ entre ces trois catégories n'est du reste pas toujours facile à faire: elles peuvent passer graduellement de l'une à l'autre dans beaucoup de cas.

La plupart des mousses saxicoles sont adaptées aux variations étendues de la température, ainsi qu'aux conditions spéciales de dessication temporaire et prolongée propres aux stations de la cremnée.

Avec Herzog (1926, p. 254), on peut distinguer, parmi les mousses saxicoles, les trois types suivants de croissance:

1° en coussinets plus ou moins bombés et serrés (ex. *Grimmia* sp.),

2° en gazons sur les surfaces planes (ex. *Andreaea petrophila*),

3° en touffes dans les fentes et interstices des rochers *Anoectangium*, *Molendoa*, etc.).

D'une façon générale, la taille des saxicoles lithophytes est d'autant plus réduite que le substrat est plus compact et plus dur.

La nature de la surface exerce une action manifeste sur l'appareil végétatif des mousses saxicoles; c'est ainsi que, sur les schistes très fissurés, les pleurocarpes ont des ramifications et des feuilles dressées par défaut d'appui sur le substrat, tandis que, sur les sur-

faces très dures, la tige est en général rampante et à division étalée. On peut remarquer, d'autre part, que, plus la roche est dure et compacte, et plus l'adhérence au support est forte. Sur les roches dures prédominent les lithophytes.

Les mousses tufficoles et tuffigènes, telles que: *Hymenostylium*, *Eucladium*, *Didymodon tophaceus*, *Bryum turbinatum*, *Philonotis calcarea*, *Hygroamblystegium filicinum*, *Cratoneurum commutatum*, *C. falcatum* contribuent à la formation du tuf calcaire en déterminant la décomposition du bicarbonate calcique en solution dans l'eau, en acide carbonique et carbonate: il faut remarquer à ce propos que d'autres mousses croissant dans les mêmes conditions, ne s'incrustent pas ou très peu.

Ces mousses peuvent, lorsque leur action se prolonge au cours des siècles, donner lieu à des formations de tuf si considérables (parfois des centaines de mètres d'épaisseur) quelles jouent un rôle pétrogène.[1]

Les conditions écologiques climatiques et autres auxquelles sont soumises les mousses saxicoles en général, présentent certaines particularités qui dépendent directement du substrat.

En ce qui concerne les facteurs climatiques, il faut remarquer, tout d'abord, que l'influence et l'importance du climat général peut être fort différente suivant le substrat.

Comme l'a remarqué E. Wetter (1917/18), les conditions locales du climat jouent, pour la flore des rochers, un rôle si grand, que le climat général n'a pour ainsi dire plus d'importance.

Les contrastes de température entre le jour et la nuit sont beaucoup plus grands, dans la règle, pour les mousses saxicoles, le refroidissement nocturne de la pierre étant notablement plus fort que celui de l'air.

Les variations de l'humidité du substrat sont, de même, notablement plus fortes, en général, que pour les autres substrats. Ces conditions se manifestent par un caractère xérophytique prononcé chez la grande majorité des mousses saxicoles.

Espèces diédaphiques et espèces sœurs

Un nombre assez considérable de mousses se rencontrent sur deux substrats principaux différents.

Les mousses arboricoles (corticoles) passant sur la pierre, sont nombreuses. Ce passage s'observe surtout dans les contrées à

[1] Voir à ce sujet: Aravilla Taylor «Mosses as rock buildings» Bryologist, juillet 1919.

climat humide, et aussi, comme l'a remarqué HAYREN (1914) cité d'après GAMS (1918, p. 343), près des limites septentrionales ou supérieures des espèces. C'est le cas, par exemple, pour *Leptodon* et *Fabronia pusilla* dans la vallée du Rhône.

Les principales mousses de cette catégorie sont: *Dicranum viride*, *D. montanum*, *D. flagellare* (ces deux dernières passent aussi sur le sol sablonneux ou humide), *Tortula laevipila*, *T. papillosa*, *Ulota Bruchii*, *U. intermedia*, *U. crispula*, *Orthotrichum diaphanum*, *O. pallens*, *O. stramineum*, *O. patens*, *O. Braunii*, *O. pumilum*, *O. tenellum*, *O. affine*, *O. fastigiatum*, *O. speciosum*, *O. leiocarpum*, *O. leucomitrium*, *O. Lyellii*, *O. obtusifolium*, *Zygodon viridissimus*, *Neckera pennata* (var. *saxicola*), *Leucodon sciuroides*, *Homalia*, *Platygyrium*, *Pterigynandrum*, *Pylaisia*, *Leskea polycarpa*, *Leskeella nervosa*, *Anomodon* sp., *Serpoleskea subtilis*, *Drepanium reptile*.

Le Tetraphis, habitant sur le bois pourri, peut passer exceptionnellement sur la pierre (granit du Schwarzwald) (BURCHARD, 1890, p. 3). Pour les mousses terricoles et humicoles qui passent sur le bois et la pierre, le changement de substrat entraîne l'effilement et l'allongement des axes, le rétrécissement des feuilles, etc.

Réciproquement, certaines mousses, saxicoles dans la règle, peuvent passer, à l'occasion, sur le tronc des arbres, l'écorce et le bois; tels sont, par ex.: *Dicranum longifolium*, *D. congestum*, *D. viride*, *Cynodontium gracilescens*, *Trichostomum cylindricum*, *Grimmia pulvinata*, *Ulota americana*, *Orthotrichum alpestre*, *Hedwigia*, *Pterogonium*, *Homalothecium sericeum*, *H. fallax*, *Neckera crispa*, *N. complanata*, *N. pumila*, *Antitrichia*, *Isothecium myurum*, *I. myosuroides*, *Leskea tectorum*, *Lesquereuxia saxicola*, *Rhynchostegium murale*, *Rhynchostegiella tenella*, *Brachythecium* sp., *Serpoleskea confervoides*, *Hypnum Halleri*, *H. cupressiforme*, *H. fastigiatum*, *H. hamulosum*, *Ctenidium molluscum*, etc.

D'autres espèces saxicoles passent, du roc (achalicique), sur la tourbe (C. MEYLAN, 1905, p. 52). Ce sont, p. ex., *Campylopus fragilis*, *Dicranum spurium*, *Racomitrium lanuginosum*.

Ce passage donne lieu à des édaphomorphoses particulières chez *Dicranella Schreberi* (var. *lenta*), *Bryum erythrocarpum* (var. *turfaceum*), *B. alpinum* (var. *Hetieri*).

Certaines espèces arboricoles présentent des formes saxicoles *Neckera pennata* var. *saxicola*, *Platygyrium repens* var. *rupestris*.

Orthotrichum alpestre typicum saxicole, une var. *laricinum* Amann, *Hypnum arcuatum* terricole, une var. *lignicola*, etc.

Dans certains cas, la différenciation a été poussée assez loin pour qu'il s'agisse d'espèces différentes: *espèces sœurs:*

arboricoles ou lignicoles	saxicoles
Dicranoweisia intermedia	*D. crispula*
Dicranum Sauteri	*D. longifolium*

arboricoles ou lignicoles	saxicoles
Tortula pulvinata	*T. ruralis*
Orthotrichum pallens	*O paradoxum*
— *sramineum*	— *alpestre*
— *speciosum*	— *Killiasii*
Zygodon viridissimus	*Z. rupestris*
Neckera pennata ou *pumila*	*N. oligocarpa*
Fabronia pusilla	*F. octoblepharis*
Entodon cladorrhizans	*E. Schleicheri*
Lesquereuxia striata	*L. saxicola*
Eurynchium germanicum [1]	*E. Vaucheri* [1]
Hypnum orthocarpum	*H. fastigiatum*

[1] (Pl. VIII 1).

Et de même, *Leucobryum glaucum* terricole et *L. albidum* saxicole.

A ces exemples d'édaphomorphoses, on peut joindre ceux représentés par les formes spéciales de certaines mousses lorsque leur station est envahie par le sable, le limon ou la vase: *psammo-* et *pélomorphoses*. Ces formes sont caractérisées, en général, par des rejets allongés, filiformes, à foliation julacée, qui, par leur croissance rapide, sortent continuellement de l'alluvion qui les recouvre. Beaucoup de ces mousses ont des feuilles obtuses ou arrondies au sommet. Ex.: *Aongstroemia, Diobelon, Hydrogonium, Dialytricha, Ditrichium nivale, Hydrogrimmia, Racomitrium aciculare, R. protensum, R. canescens, Orthotrichum Sprucei, O. rivulare, Pohlia gracilis, P. commutata, P. Ludwigii, Bryum Blindii, B. neodamense, B. Gerwigii, Polytrichum piliferum*, etc. etc.

Ces mousses psammophiles contribuent, par leur végétation, à fixer le sable et le limon mobiles.

Une touffe de *Hygrohypnum palustre*, de 170 cm², croissant sur les blocs d'enrochement du rivage du Léman, contenait 27 grammes de sable fin, ce qui correspond à env. 1,6 kg. de sable retenu par m². Cette quantité est beaucoup plus considérable pour les mousses ripariales des cours d'eau.

Action des mousses saxicoles sur le substrat

Ces mousses exercent sur leur substrat une action qui se traduit, en général, par une désaggrégation ou une corrosion plus ou moins actives. Cette action peut être, tout d'abord, d'ordre mécanique par pénétration des radicules dans les interstices et les fentes (jusqu'à plus de 10 cm. de profondeur), préparant la voie à l'humidité et au gel.

Les mousses exercent, en outre, une action chimique, directe par décomposition du calcaire par les substances excrétées, indirecte

par l'accumulation, dans les touffes, d'eau chargée d'acide carbonique, de NO, etc.

Cette action est bien visible sur les «lapiés» p. ex. où les mousses contribuent activement à créer et à élargir les fentes et les cavités.

L'enrichissement en acide de l'eau qui a traversé les touffes de mousses, ne s'est pas trouvé confirmé par les expériences de H. MÜLLER (1924, p. 31), qui a observé qu'au contraire, par son passage au travers de ces touffes, l'eau s'était chargée de sels calcaires capables de saturer l'acidité de l'humus, ainsi que les acides organiques adsorbés.

Ces expériences, faites avec des touffes de mousses imprégnées de poussière fortement calcaire, se rapportent à un cas particulier. En général, l'humus des touffes présente une réaction nettement acide.

Statistique

Des relevés que j'ai faits, il résulte que les mousses de notre pays se répartissent, d'après leur substrat, à peu près comme suit:

	Sphaignes	Acrocarpes	Pleurocarpes	Total	%
Terricoles, arénicoles et humicoles	31	346	123	500	57,8
Lignicoles et arboricoles	—	36	23	59	6,8
Saxicoles	—	205	102	307	35,4

Edaphisme chimique et physico-chimique

L'influence de la nature chimique du terrain sur la végétation des mousses qui l'habitent, est manifeste. Les facteurs principaux qui paraissent influencer cette végétation peuvent être classés comme suit:

1° Composition chimique du terrain:
   a) présence de sels calcaires directement assimilables, en proportions plus ou moins fortes, ou absence de ces sels,
   b) présence de sels d'autres éléments, tels que chlorure sodique, aluns, sels de fer, de manganèse, de cuivre,
   c) présence de composés azotés spéciaux: sels ammoniacaux, nitrites et nitrates.

2° Propriétés physico-chimiques du terrain:
   a) réaction chimique dépendant de l'ionisation,
   b) concentration osmotique des liquides circulants.

Influence des sels calcaires

En règle générale, les terrains calcaires présentent une flore bryologique nettement différente de celle des terrains non calcaires.

Cette règle doit être considérée comme l'expression des constatations empiriques qu'ont pu faire tous les botanistes qui ont étudié les mousses dans leurs stations naturelles; ce qui amène à faire, en premier lieu, la distinction entre les espèces et les sociétés *calcicoles* habitant de préférence ou exclusivement les terrains calcaires, et les *achalicicoles* habitant les terrains non calcaires.

Les questions principales qui se posent, dès que l'on veut examiner de plus près ces différences, sont les suivantes:

S'agit-il, dans le cas des espèces calcicoles d'une appétence spéciale de ces mousses pour l'élément calcaire, ou, autrement dit, pouvons-nous les qualifier de *calciphiles?*

Et pour les espèces achalicicoles, s'agit-il d'une phobie pour l'élément calcaire: pouvons-nous les appeler des *calcifuges?*

Dans les cas des mousses silicicoles, avons-nous semblablement à faire à une appétence spéciale pour l'élément silicieux: y a-t-il des mousses *siliciphiles?*

Répondant à ces premières questions, on peut dire qu'en effet, pour la grande majorité des mousses calcicoles, il paraît bien s'agir d'une appétence spéciale pour l'élément calcaire, c'est-à-dire que ces mousses peuvent être qualifiées de calciphiles.

De même, pour les espèces achalicicoles, il semble bien y avoir une phobie pour cet élément, qui, pour elles, présente des propriétés nocives.

Pour les espèces silicicoles, par contre, il paraît très peu probable qu'il s'agisse d'une appétence spéciale pour l'élément siliceux: les mousses silicicoles sont simplement des saxicoles calcifuges.

Toute la question de la calciphilie et de la calciphobie a été profondément modifiée par les études récentes sur l'ionisation et la réaction des terrains. Il apparaît de plus en plus que beaucoup des mousses calcifuges sont en réalité des oxyphiles (ou des neutrophiles) obligées, qui ne supportent pas les substrats à réaction alcaline. Je reviendrai sur ce point à propos de l'édaphisme physico-chimique.

Ce que dit SCHIMPER (1898) des plantes calcicoles: qu'elles sont des déserteurs du combat pour l'existence, incapables, sur les terrains siliceux, de se maintenir contre des concurrents plus forts, tandis qu'elles peuvent le faire sur les terrains calcaires, parce qu'elles le supportent mieux que ces concurrents, ne peut guère, il me semble, s'appliquer aux mousses. On pourrait faire d'ailleurs un raisonnement analogue pour les plantes des terrains non calcaires, en disant que ceux-ci seraient habités par les déserteurs exclus des terrains calcaires par la concurrence plus forte des espèces qui supportent mieux l'absence relative du calcaire.

Autant qu'on le sait, le calcium est un élément nécessaire à la vie de toutes les mousses: ceci découle du fait que cet élément est un constituant constant de leur organisme et se retrouve constamment, en proportion variable, dans leurs cendres. Il faut remarquer, à ce propos, que les cendres des mousses calciphiles ne contiennent pas de calcium en proportion plus forte que celles des mousses calcifuges.[1]

Sous quelle forme l'élément calcaire est-il actif pour déterminer la présence ou l'absence des mousses calciphiles ou calcifuges? Est-ce l'élément Ca qui agit par sa présence, quelles que soient du reste les combinaisons chimiques dans lesquelles il se trouve engagé, ou bien cet élément n'agit-il qu'à l'état ionique Ca'' dissocié, c'est-à-dire sous forme de combinaisons solubles dans l'eau. Ou bien encore, l'élément calcaire n'agit-il que lorsqu'il est présent sous la forme exclusive de carbonate ou de bicarbonate?

L'étude expérimentale des sphaignes, dont beaucoup d'espèces sont des calcifuges évidents, faite par Oehlmann (1898), Paul (1916), et d'autres, a démontré que, pour ces mousses, il s'agit bien d'une calciphobie: les sphaignes souffrent réellement de la présence du calcaire, à des degrés divers suivant les espèces; mais l'action des divers sels du Ca est fort différente: alors que le carbonate exerce une action nocive manifeste, le sulfate de Ca, p. ex. est sans action, même en solution presque saturée (2 gr. par litre).

A titre documentaire, je rappellerai quelques données de Paul: Soumis à l'action de solutions de $CaCO_3$ de 77 à 89 mg. par litre, les espèces suivantes meurent: *S. rubellum*, *papillosum*, *molluscum*.

Pour 134 à 138 mg., on observe un état maladif chez *S. medium* et *S. Dusenii*.

S. recurvum se développe fort bien dans des solutions contenant moins de 50 mg.; son développement est arrêté à 200 mg. par litre.

Sous le rapport de la tolérance relative des sphaignes à l'élément calcaire alcalin, on peut distinguer des espèces (calcifuges-oxyphiles) très sensibles à cette action: *S. fuscum*, *medium*, *rubellum;* d'autres peu sensibles: *S. acutifolium*, *subsecundum*, *contortum*, *Klinggraeffii*, *teres*, *platyphyllum*, *recurvum*, *subnitens*, *palustre*, *fimbriatum*, *Girgensohnii*, *squarrosum*, *riparium;* *S. subsecundum* est presque indifférent.

La constatation que l'action des différentes combinaisons du

[1] Les raphides et cristaux d'oxalate calcique, si fréquents chez les phanérogames, n'ont pas été encore, à ma connaissance, observés chez les mousses.

Je ne connais pas, du reste, d'analyses exactes des cendres de différentes espèces de mousses, pouvant renseigner sur les proportions relatives de CaO.

calcium, sur les mousses, est fort différente, m'a conduit (Amann 1891) à faire la distinction entre les terrains *achaliciques* ne contenant pas de Ca ou le contenant sous des formes inactives, et les terrains *chaliciques* avec le Ca sous la forme de combinaisons actives.

Vu le peu de données expérimentales dont nous disposons pour les autres mousses calcifuges, il serait prématuré d'étendre à leur généralité les conclusions tirées des expériences faites sur les sphaignes. L'observation dans la nature montre que la flore bryologique des terrains et roches gypseuses est, dans la règle, bien différente de celle des terrains et roches achaliciques. Pour certaines mousses, il paraît que l'ion Ca″ exerce une certaine influence, même lorsqu'il provient de la dissociation du $CaSO_4$. Il est vrai que les substrats gypseux présentent souvent, sinon toujours, du $CaCO_3$ en proportion minime.

La proportion minimale des sels calcaires actifs, nécessaire pour permettre le développement des mousses calciphiles, est très variable selon les différents auteurs: elle peut aller de 2 à 10 %, $CaCO_3$ suivant les espèces.

Le fait que la dolomie a la même flore que le calcaire se comprend, car les terrains dolomitiques contiennent toujours du $CaCO_3$ en notable proportion (10 % env.) à côté du $MgCO_3$.[1]

L'agent le plus actif de solubilisation des sels de Ca est l'eau chargée de CO_2, qui transforme le carbonate calcique en bicarbonate ou carbonate acide notablement plus soluble que le carbonate neutre. La présence ou l'absence d'autres substances organiques, acides et autres, dans le substrat, influe du reste, elle aussi, sur la solubilisation du Ca.

La plupart des mousses aquatiques paraissent très sensibles à la présence ou à l'absence de l'élément calcaire: cela est facilement compréhensible, parce qu'immergées, elles sont en contact avec le milieux aqueux par toute leur surface. Dans le cas de ces mousses, il est manifeste que les différences que l'on constate dans la composition de la florule des eaux calcaires et non calcaires, dépendent directement de la présence de cet élément, car les conditions physiques du milieu sont à peu près identiques pour les deux catégories.

Pour les hygrophytes, qui ne sont en contact avec l'eau liquide que par une partie souvent réduite de leur organisme, l'action du calcaire est, en général, moins manifeste: alors que les hydrophytes sont

---

[1] Nous n'avons pas de mousses spéciales à la dolomie (correspondant aux *Daphne petraea*, *Phyteuma comosum*, *Carex baldensis*, *Asplenium Seelosii*).

Les formes propres à la serpentine (comme *Asplenium cuneifolium*, et *A. adulterinum*) manquent aussi chez les mousses.

plus ou moins exclusives, les hygrophytes sont plus ou moins indifférentes.

A la question de savoir de quelle façon agit l'élément calcaire sur l'organisme des mousses calciphiles et calcifuges, il est, pour le moment, impossible de donner une réponse, vu le manque d'observations expérimentales. D'après ce que nous savons concernant les plantes supérieures, on peut admettre que cette action peut s'exercer de différentes façons; il suffira d'énumérer les principales.

Mais, tout d'abord, il faut rappeler que les propriétés chimiques et physiques du substrat sont, en général, dans une dépendance étroite les unes des autres. Au point de vue des propriétés thermiques, par exemple, les roches calcaires s'échauffent notablement plus que les siliceuses. Sous le rapport de l'humidité, les propriétés des roches calcaires et siliceuses sont différentes aussi: les calcaires, en général poreuses et sèches, les cristallines imperméables et humides.

Dans les stations chaudes et sèches, les roches calcaires sont plus pauvres en mousses que les siliceuses, grâce au défaut d'humidité résultant de la porosité du calcaire et de sa conductibilité thermique faible, produisant un échauffement considérable à la surface. Dans les stations fraîches et humides, les roches calcaires sont aussi ou plus riches en mousses que les siliceuses. Les mousses thermophiles saxicoles sont en majorité des calcicoles ou des indifférentes.

L'élément calcaire active les transformations des substances humiques. Les carbonates calciques neutralisent les acides libres du sol (acide humique). Ils favorisent le délitement des composés minéraux: les terrains riches en calcaire sont plus divisés, plus aérés, plus hygroscopiques, etc.

Le climat local d'une station est ainsi en relation étroite avec la nature chimique du substrat; ceci est vrai, tout spécialement pour les mousses, comme pour les microphytes en général.

L'élément calcaire influe sur les propriétés physico-chimiques du terrain: concentration osmotique des liquides en contact avec la plante, ionisation, signe électrique, réaction, tension superficielle, viscosité, propriétés adsorbantes, etc.

L'action des ions Ca″ sur les propriétés adsorbantes du terrain est considérable: le pouvoir adsorbant est facilement et rapidement saturé par ces ions.

Action biochimique, action nutritive directe ou excitante, influence sur l'assimilation par la plante d'autres éléments tels que potasse et fer (absorption retardée par Ca), action sur la chlorophylle,

etc. Action neutralisante et désintoxicante de l'ion Ca″ sur les déchets résultant de l'activité vitale, chez certaines catégories de plantes qui ne peuvent vivre que sur des substrats présentant des ions Ca″, tandis que d'autres plantes peuvent se passer de cette action, soit que les déchets toxiques fassent défaut, soit qu'elles disposent d'autres modes de désintoxication. Action de l'ion Ca″ pour neutraliser l'action nocive d'autres éléments (les ions K′ p. ex.). Pour certains substrats, riches en ions toxiques, et pour certaines catégories de plantes, la présence des ions Ca″ est nécessaire: elle peut être moins nécessaire, ou même inutile, pour d'autres substrats plus ou moins exempts de ces ions toxiques, et pour d'autres catégories de plantes moins sensibles à l'action nocive de ces ions.

Pour H. Paul (l. c.), la nocivité du $CaCO_3$ pour les sphaignes tient à ce que ces mousses sécrètent des substances acides qui leur sont indispensables et dont la neutralisation leur est néfaste. Ce qui démontrerait le bien fondé de cette explication, est l'observation, faite par cet auteur, que les autres alcalis exercent une action nocive analogue sur ces plantes. Ce mode d'action ne peut certainement pas être invoqué pour d'autres mousses calcifuges.[1]

La question de savoir jusqu'à quel point la présence ou l'absence du Ca peut-être suppléée par la présence d'autres ions comme Mg″ p. ex., n'est pas résolue.

En nous basant sur les données fournies par les observations faites dans la nature, nous sommes conduits à classer comme suit les mousses, suivant la façon dont elles réagissent vis-à-vis de l'élément calcaire:

espèces calciphiles (exclusives, tolérantes, préférantes),
espèces indifférentes,[2]
espèces calcifuges (préférantes, tolérantes, exclusives).

Si des observations très nombreuses imposent en quelque sorte cette répartition des mousses en trois catégories principales, les diffi-

[1] Cette sécrétion d'acides par les sphaignes a été controuvée par Baumann et Gully (Warming 1918, p. 470): l'acidité de la sphagnaie dépend, selon ces auteurs, des colloïdes à l'état de gel de la membrane des cellules hyalines, dont le pouvoir adsorbant met les acides en liberté.

F. Chodat (1924) a constaté que l'eau exprimée des touffes de sphaignes est plus acide que celle des mares entourantes, observation qu'à plusieurs reprises j'ai eu moi-même l'occasion de vérifier.

Selon Mevius (1921), l'ion Ca″ n'exerce pas d'action toxique en lui même sur les sphaignes.

[2] On pourrait de même distinguer, parmi les espèces indifférentes, certaines qui ont des tendances plutôt calciphiles, et d'autres des tendances plutôt calcifuges.

cultés très considérables et les divergences d'appréciation commencent dès que l'on veut faire le départ des espèces.

Tant que l'on ne considère que les florules de territoires d'étendue restreinte, cette répartition paraît relativement aisée; à mesure que le territoire considéré devient plus étendu, et lorsqu'on compare entr'elles des flores de contrées distantes les unes des autres, on s'aperçoit que l'on s'engage sur un terrain mouvant: telle espèce qui, ici, doit être qualifiée de calcifuge, paraît, ailleurs, être nettement indifférente ou même calciphile, etc. etc.; si bien qu'il devient très difficile d'appliquer les distinctions ci-dessus à la flore d'une région de grande étendue.

Mais avant d'examiner de plus près ces divergences, il importe de faire quelques remarques sur la manière dont ont été faites les observations qui servent de base à la classification ci-dessus.

La question de savoir si le substrat sur lequel vit une espèce donnée rentre dans la catégorie des substrats calcaires ou non calcaires, a été tranchée, dans la grande majorité des cas, d'une façon très sommaire, sans qu'un examen un peu exact du substrat en question ait été fait.

Le fait qu'une espèce a été observée fréquemment ou en quantité dans certaines contrées de formations géologiques où prédominent les rochers et les terrains calcaires, a souvent été jugé suffisant pour justifier la qualification de calcicole appliquée à cette espèce. La preuve sommaire, consistant à déceler la présence des carbonates au moyen d'un acide minéral, n'a été faite qu'exceptionnellement.[1]

Or, même sur les terrains et les formations calcaires, les substrats achaliciques peuvent être fréquents et parfois même assez étendus; de même que, sur les formations non calcaires, les substrats calcaires peuvent se trouver accidentellement ou exceptionnellement.

En premier lieu, il suffit d'une couche d'humus ou d'argile pour isoler la mousse du substrats calcaire et de l'apport d'eau chargée de sels calcaires. Cet isolement peut être effectué d'une façon très complète par une couche relativement mince, lorsque l'isolant présente les propriétés chimiques (acidité), physiques (étanchéité), et physico-chimiques (pouvoir adsorbant) adéquates.

Puis, il ne faut pas perdre de vue que beaucoup de substrats calcaires divisés ou massifs, peuvent, avec le temps, être dépouillés plus ou moins complètement des sels calcaires qu'ils contiennent. Ces

[1] Il va sans dire que le dégagement de CO_2 par l'acide, indique seulement la présence d'un carbonate, qui peut-être du reste celui de chaux, de magnésie ou de fer.

substrats décalcifiés sont fréquents: seul un examen chimique peut les déceler. L'eau ruisselante ayant traversé l'humus acide est l'agent le plus actif et le plus fréquent de cette décalcification.

L'apport accidentel ou adventif de l'élément calcaire sur un substrat achalicique est non moins fréquent.

Beaucoup de roches siliceuses (gneiss, schistes micacés, phyllites, etc.) renferment des inclusions calcaires (calcite, etc.). Ce fait se traduit p. ex. par l'apparition, sur une paroi de rochers siliceux à végétation bryologique nettement calcifuge, de colonies isolées de mousses calciphiles.

Une autre cause, très générale et très fréquente, est l'apport de l'élément calcaire par voie éolienne ou aqueuse: colmatage calcaire par la poussière [1] ou par l'eau qui s'est chargée de cet élément sur son parcours. Cette modification accidentelle ou habituelle du substrat achalicique peut facilement passer inaperçue; elle ne peut être décelée que par l'examen chimique.

Il en est de même pour l'apport accidentel de terre calcaire apportée des profondeurs du sol à la surface par le travail des lombrics.

Il n'est pas étonnant que, dans ces conditions, on se trouve souvent en présence de données contradictoires relativement aux préférences ou exigences des différentes espèces calciphiles ou calcifuges. L'étude des substrats, sous le rapport de leur qualité chimique, doit être reprise et refaite d'une manière plus exacte que cela n'a été le cas jusqu'ici: actuellement, les notions de mousses calciphiles et calcifuges reposent sur des observations assez vagues et insuffisamment fondées.

Comme je l'ai remarqué plus haut, toute la question de la nocivité hypothétique du Ca pour les plantes calcifuges a pris un autre aspect ensuite des recherches modernes relatives à l'influence du pH

[1] En 1900 déjà, dans mon étude de la Flore bryologique du Valais (p. 97 et 107), j'ai signalé le rôle de la poussière transportée par le vent, qui apporte l'élément calcaire et uniformise tous les substrats. En 1924, à la Conférence internationale de Prague, P. Treitz a émis l'opinion que cet apport de poussière représentait le facteur le plus puissant pour la formation du sol et de la végétation (Jenny, 1925). Les roches qui se délitent facilement: calcaires et schistes, forment beaucoup de poussière sous l'action du vent. C'est ainsi qu'au Val Cluoza, Jenny a trouvé un dépôt annuel (en 1924) de 1,4 kg. de poussière par m², soit 14.000 kg. par hectare. Cette poussière contenant 37 % de $CaCO_3$ à l'Alpe Murtèr (2340 m.), cela correspond à 5180 kg. $CaCO_3$ par hectare. Et, à l'altitude de 1850 m., 0,75 kg. par m², soit 7500 kg. par hectare, avec 15 % $CaCO_3$, correspondant à 1125 kg. $CaCO_3$.

Dans la haute montagne, sur les pentes et les parois, cette poussière est emportée mécaniquement en grande partie, tandis qu'elle peut s'accumuler dans les cuvettes et sur les terrasses.

du sol (ou du milieu) sur la végétation. Dans la plupart des cas — si ce n'est dans tous — la conclusion que tire PAUL DAHM (1926, p. 346) des résultats de ses expériences sur les sphaignes: «Sphagneen sind Pflanzen, die an H-Ionen-Konzentration von weit unter pH = 7 angepasst sind» peut être généralisée et appliquée aux mousses calcifuges.

Sous ces réserves, et en remarquant qu'elles se rapportent à la Flore de la Suisse,[1] je donne, ci-après, les listes des espèces qui en découlent.

A. Espèces calcifuges

a) plus ou moins exclusives

Sphagnum sp.
Andreaea sp.
Dicranoweisia cirrata
D. intermedia
Eucladium verbanum
Rhabdoweisia
Oreas
Oreoweisia
Dicranella carviculata
Dicranum fulvellum
— *falcatum*
— *pumilum*
— *spurium*
— *Bergeri*
— *montanum*
— *flagellare*
— *Sendtneri*
— *fulvum*
— *viride*
— *Sauteri*
Campylopus Schwarzii
— *subulatus*
— *turfaceus*
— *flexuosus*
— *fragilis*
— *Mildei*
— *atrovirens*
— *polytrichoides*
— *brevipilus*
Dicranodontium aristatum
D. circinatum
Metzleria
Leucobryum
Octodiceras
Ditrichum tortile
— *nivale*
— *vaginans*
— *zonatum*
Leptodontium
Schistidium pulvinatum
Grimmia triformis
— *arenaria*
— *Doniana*
— *unicolor*
— *apiculata*
— *Holleri*
— *incurva*
— *elongata*
— *sessitana*
— *trichophylla*
— *Lisae*
— *Mühlenbeckii*
— *decipiens*
— *elatior*
— *funalis*
— *torquata*

[1] Les exemples sont nombreux d'espèces à appétence chimique différente suivant les contrées. Je citerai par exemple *Eurynchium velutinoides* qui paraît être calcifuge en Suisse et dans le Grand duché de Baden, calcicole ou indifférent en Hesse.

Il se peut qu'on ait à faire ici, et dans des cas analogues, à des races calciphiles et calcifuges du même type spécifique. Il sera nécessaire d'examiner ces cas du point de vue de la réaction (ionisation) du substrat.

Grimmia caespiticia
— *montana*
Dryptodon
Racomitrium sp.
Brachysteleum
Braunia
Amphidium lapponicum
Zygodon viridissimus
Ulota sp.
Orthotrichum sp.
Georgia
Tetrodontium
Schistostega
Tetraplodon urceolatus
Enthostodon
Pohlia sphagnicola
Bryum Mühlenbeckii
Mnium hornum
Aulacomnium androgynum
Catharinea angustata
— *tenella*
Oligotrichum
Polytrichum gracile
— *sexangulare*
— *juniperinum*
— *strictum*
Buxbaumia
Fontinalis squamosa
Cryphaea
Neckera pennata
— *pumila*
Pterigophyllum
Habrodon
Lesquereuxia striata
Pseudoleskea patens
Heterocladium heteropterum
Cylindrothecium cladorrhizans
Isothecium myosuroides
Brachythecium Payotianum
Plagiothecium piliferum
— *undulatum*
— *neckeroideum*
— *laetum*
— *striatellum*
Drepanocladus contiguus
— *purpurascens*
— *Rotae*
Drepanium pallescens
— *fertile*
— *reptile*
— *orthocarpum*
— *hamulosum*
— *callichroum*
— *imponens*
— *revolutum*
Heterophyllum Haldanianum
Hygrohypnum styriacum
— *arcticum*
— *norvegicum*
— *cochlearifolium*
— *alpinum*
— *molle*
— *dilatatum*
Calliergon sarmentosum

b) plus ou moins tolérantes:

Sphagnum cymbifolium
— *medium*
— *squarrosum*
— *fimbriatum*
— *Girgensohnii*
— *quiquefarium*
— *acutifolium*
— *subsecundum*
— *rufescens*
Andreaea petrophila
Archidium
Pleuridium nitidum
Anoectangium compactum
Dicranoweisia crispula
Cynodontium sp.
Diobelon
Dicranella crispa
— *subulata*
— *curvata*
Dicranum congestum
— *fuscescens*
— *elongatum*
— *strictum*
— *longifolium*
— *albicans*
Dicranodontium longirostre
Seligeria brevifolia
— *erecta*
Blindia
Brachydontium
Campylosteleum
Trichodon

Syntrichia papillosa
— *laevipila*
— *pulvinata*
Schistidium lineare
— *confertum*
Coscinodon
Grimmia leucophaea
— *commutata*
— *ovata*
— *pulvinata*
— *alpestris*
— *mollis*
Racomitrium mollissimum
Hedwigia
Anomobryum filiforme
Pohlia cruda
— *cucullata*
— *commutata*
— *gracilis*
— *grandiflora*
— *Rothii*
— *bulbifera*
— *elongata*
— *longicolla*
— *Ludwigii*
Bryum Duvalii
— *sagittaefolium*
— *alpinum*
Mnium spinosum
— *spinulosum*
— *stellare*
Bartramia ithyphylla
Philonotis marchica
— *fontana*
Catharinea undulata
Pogonatum nanum
Polytrichum alpinum
Polytrichum formosum
— *piliferum*
— *commune*
Diphyscium
Antitrichia
Fabronia
Anomodon tristis
— *apiculatus*
Pterogonium
Pterigynandrum
Lesquereuxia saxicola
Ptychodium decipiens
— *pallescens*
Brachythecium albicans
— *Starkii*
— *glaciale*
— *plumosum*
Eurynchium velutinoides
Rhynchostegiella Jacquini
Rhaphidostegium
Plagiothecium Roeseanum
— *silvaticum*
— *denticulatum*
— *Ruthei*
Isopterygium elegans
Hygroamblystegium fluviatile
Cratoneurum decipiens
Drepanocladus revolvens
— *uncinatus*
— *exanulatus*
— *fluitans*
Ptilium
Ctenium subplumiferum
Hygrohypnum ochraceum
Calliergon stramineum
— *nivale*
— *cordifolium*

c) Espèces préférantes

Pleuridium alternifolium
— *subulatum*
Dicranoweisia compacta
Aongstroemia
Dichodontium
Oncophorus
Dicranella Schreberi
— *Grevilleana*
— *heteromalla*
Dicranum Blyttii
— *Starkei*
Dicranum majus
Fissidens osmundoides
Ceratodon sp.
Ditrichum homomallum
— *pallidum*
Trichostomum cylindricum
— *viridulum*
Schistidium papillosum
— *alpicola*
Rhacomitrium canescens
Amphidium Mougeotii

Mnium cuspidatum
Bartramia pomiformis
Pogonatum aloides
Pseudoleskea radicosa
Heterocladium squarrosulum
Rhynchostegium confertum
Hygroamblystegium irriguum
Drepanium cupressiforme
Hylocomium Schreberi

B. Espèces franchement calciphiles

Ephemerella
Acaulon muticus
Phascum sp.
Mildeella
Hymenostomum sp.
Gymnostomum sp.
Gyroweisia
Hymenostylium
Pleuroweisia
Molendoa sp.
Weisia sp.
Eucladium
Cynodontium alpestre
Dicranella rufescens
— *varia*
Dicranum neglectum
Fissidens crassipes
— *Mildeanus*
— *rufulus*
— *decipiens*
Seligeria sp.
Trochobryum
Stylostegium
Ditrichum flexicaule
Distichium sp.
Pterygoneurum sp.
Pottia sp.
Didymodon sp.
Trichostomum sp.
Hyophila
Hydrogonium
Timmiella
Tortella
Pleurochaete
Barbula sp.
Streblotrichum sp.
Aloina
Crossidium
Desmatodon
Pachyneurum
Tortula cuneifolia
Syntrichia sp.
Dialytrichia
Cinclidotus sp.
Schistidium sp.
Grimmia anodon
— *crinita*
— *tergestina*
— *tergestinoides*
— *Cardoti*
— *orbicularis*
— *Limprichtii*
— *andreaeoides*
Zygodon gracilis
Orthotrichum nudum
— *cupulatum*
— *Juranum*
— *Sardagnanum*
Encalypta sp.
Pyramidula
Physcomitrium sp.
Funaria sp.
Anomobryum sp
Pohlia lutescens
Mniobryum calcareum
Bryum arcticum
— *inflatum*
— *micans*
— *Kindbergii*
— *helveticum*
— *versisporum*
— *Schleicheri*
— *latifolium*
— *appendiculatum*
— *Harrimani*
— *pseudo-Graefianum*
— *pallidecuspidatum*
— *Geheebii*
— *Gerwigii*
— *gemmiparum*
Mnium hymenophylloides
Plagiopus
Amblyodon
Meesea trichodes

Catascopium
Philonotis calcarea
Timmis sp.
Neckera jurassica
— *Besseri*
Myurella
Anomodon sp.
Pseudoleskea filamentosa
Pseudoleskeella catenulata
— *ambigua*
Orthothecium sp.
Cylindrothecium sp.
Homalothecium sp.
Camptothecium lutescens
Ptychodium plicatum
— *affine*
— *abbreviatum*
Brachythecium glareosum
— *laetum*
— *Mildeanum*
Eurynchium sp.
Rhynchostegiella sp.
Rhynchostegium rotundifolium
Thamnium
Amblystegium confervoides
— *Sprucei*
— *ursorum*
Hygroamblystegium sp.
Cratoneurum sp.
Chrysohypnum sp.
Drepanocladus Sendtneri
— *Wilsoni*
— *hamifolius*
— *lycopodioides*
Ctenidium sp.
Homomallium incurvatum
Drepanium fastigiatum
— *dolomiticum*
— *recurvatum*
— *Sauteri*
— *Bambergeri*
— *Vaucheri*
— *arcuatum*
— *pratense*
Hygrohypnum palustre
— *subenerve*
Calliergon turgescens
— *giganteum*

Statistique

	± Calcifuges		± Calciphiles		Indifférentes	
Sphaignes	31	(8,5 %)	0	—	0	—
Acrocarpes	253	(69,5 %)	176	(73,5 %)	168	(61,5 %)
Pleurocarpes	80	(22,0 %)	65	(26,5 %)	105	(38,5 %)
Totaux	364	(41,5 %)	241	(27,4 %)	273	(31,1 %)

Conclusions statistiques:

La majorité des espèces des Mousses de la Flore suisse appartiennent à la catégorie des calcifuges.

Les calciphiles sont en minorité par rapport aux calcifuges et aux indifférentes.

La proportion relative des mousses acrocarpes est plus forte chez les mousses calciphiles que chez les calcifuges; elle est plus forte, chez ces dernières, que chez les indifférentes.

Parmi les mousses acrocarpes, les calciphiles sont en majorité, les indifférentes en minorité.

Il est intéressant de comparer ces données à celles de C. Meylan (1924, p. 300) pour les Hépatiques de la Suisse:

Espèces nettement calcifuges	70 % env.
calciphiles	10 % env.
plus ou moins indifférentes	20 % env.

La proportion des calcifuges est plus élevée encore chez les Hépatiques que chez les Mousses.

Mousses gypsophiles

Les terrains et roches gypseux présentent, comme je l'ai dit plus haut, une végétation bryologique peu différente de celle des supports calcaires. Nous ne connaissons, en fait d'espèces que l'on pourrait qualifier de gypsophiles, que le *Tortula Fiorii*, qui doit, du reste, être considéré, du point de vue biologique, comme une *sélénitomorphose* du *T. atrovirens*. Il en est de même des formes et variétés, spéciales aux terrains gypseux, de certaines espèces communes (et du reste indifférentes sous le rapport édaphique), telles que *Tortula muralis* fo. *gypsophila*, *Tortella inclinata* fo., *Bryum argenteum* var. *gypsophilum*, *Hypnum cupressiforme* fo., etc.

Ces mousses croissant sur les roches gypseuses, sont soumises à l'action de solutions aqueuses saturées de gypse, qui, souvent, se sépare et cristallise à la surface et à la pointe des feuilles.

Mousses halophiles

La flore des mousses suisses ne comprend qu'une seule espèce réputée comme halophile proprement dite: le *Pottia Heimii;* et encore s'agit-il ici d'une halophile facultative qui, fréquemment, se trouve sur des substrats complètement dépourvus de chlorure de sodium.

C'est le cas pour tous les exemplaires suisses et étrangers, que j'ai examinés.[1]

On peut encore étendre la désignation d'halophiles *sensu lato* à certaines espèces calcifuges telles que *Ditrichum zonatum, Dryptodon atratus, Mielichhoferia, Merceya ligulata, Gymnocolea acutiloba*

[1] Le *Funaria hungarica Boros*, récemment découvert «in *natronatis Hungariae*», paraît bien être une halophile obligée.

Jusqu'à quel point les espèces caractéristiques du littoral maritime, telles que *Pottia crinita*, *P. asperula*, *P. pallida*, *P. littoralis*, *Schistidium maritimum*, *Ulota phyllantha*, *U. maritima*, *Glyphomitrium Daviesii*, *Bryum Marratii*, etc., peuvent-elles être qualifiées d'halophiles, est une question qu'il reste à examiner: ce n'est pas ici le lieu de le faire.

Je remarquerai cependant que, pour les mousses halophiles, l'opinion émise par Schimper (1898), que leur présence et leur développement sur les terrains salés dépendent de la concurrence diminuée des autres espèces non adaptés à ces terrains, paraît bien fondée.

(Kaalaas) dont la station préférée, si non exclusive, est sur les roches ferrugineuses, cuprifères ou alunées.

Il semble bien, dans le cas de ces mousses, qu'il s'agit d'une exigence manifeste pour les substrats présentant cette composition chimique spéciale.[1]

La préférence plus ou moins marquée pour les substrats ferrugineux s'observe, du reste, chez un certain nombre d'autres mousses: *Schistostega* p. ex. Le substrat terreux sur lequel elle se trouve à Bourg - St-Pierre, contient, d'après mes analyses, env. 0,004 % Fe. Il en est de même, peut-être, pour *Neckera turgida*, *Anomodon apiculatus*, *Hypnum ochraceum*, etc.

Il faut mentionner ici le fait observé par ULOTH (1861) de la présence du manganèse en proportion notable dans les cendres du *Cinclidotus riparius* à qui cet élément est peut-être nécessaire.

Enfin, nous devons mentionner encore certaines mousses présentant des exigences ou des préférences bien marquées pour les substrats riches en sels ammoniacaux, en nitrites ou en nitrates. C'est le cas pour les espèces fimicoles telles que *Voitia* et la plupart des splachnacées, *Bryum gemmiparum* (sur le guano des oiseaux aquatiques), etc. Les *Timmia bavarica* et *norvegica*, qui recherchent les cavités des abris des chèvres et des réduits des chamois, dans les Alpes, paraissent être de même des espèces ammoniacophiles.

Certaines espèces, qui accompagnent les habitations humaines, telles que *Tortula muralis*, *Funaria hygrometrica* et *Pseudoleskea tectorum* p. ex., paraissent préférer de même des substrats plus ou moins riches en composés azotés.[2]

---

[1] A l'Alpe de Fully (Valais), le *Mielichhoferia* se trouve sur les produits de délitement de la malachite, de l'azurite et de la pegmatite. Je l'ai observé, à Davos, sur des roches alunées. Ces terrains à sulfates sont probablement, comme le remarque GAMS (1927), les plus acides dans les Alpes comme en Finlande où W. BRENNER a mesuré un pH = 2,9.

[2] *Ceratodon purpureus* est soupçonné, lui aussi, de nitrophilie par TH. HERZOG (1926). Il est remarquable, comme le remarque H. GAMS (1927), que ces mousses habitant sur les murs, les toits et les pierres des champs cultivés, se trouvent souvent en compagnie de lichens nitrophiles à un haut degré: *Placodium saxicola* et *Xanthoria parietina*.

La préférence du *Funaria hygrometrica* pour les débris de charbon de bois tient peut-être à la présence des sels de potassium des cendres (prof. G. SENN, communication verbale).

Il est naturel que la présence, dans un substrat, de certain composés toxiques, exclut la végétation des mousses; c'est le cas, p. ex, pour les sels de barium, les terrains pyriteux à réaction acide, les eaux sulfureuses, cuprifères, etc., les terrains trop alcalins par la présence de carbonate sodique, etc. Ici aussi, la tolérance

Epharmoses et biomorphoses édaphogènes d'ordre chimique

La règle la plus générale que l'on peut établir relativement à l'action biologique des substrats riches en sels minéraux solubles, est que les mousses qui vivent sur ces terrains, présentent, dans la règle, le type xérophytique accusé: cela est vrai pour les mousses calciphiles et les halophiles en général. Les espèces xérophiles calcicoles sont notablement plus nombreuses que les xérophiles calcifuges (à peu près dans la proportion de 2 : 1).

Ce facies xérophytique se manifeste par la croissance en touffes serrées, les feuilles pilifères, crispées, papilleuses, etc. etc. Puis par la stérilité habituelle ou constante de beaucoup d'espèces. Loeske (1910, p. 105) a noté l'influence du terrain calcaire sur le tissu cellulaire notablement épaissi, les Orthotrichs calcicoles ont tous des stomates cryptopores (fig. 2, p. 34), ce qui rappelle la disposition steppique et désertique des stomates signalée par Schwendener chez les *Carex*.

Grâce aux propriétés physiques des substrats calcaires, les espèces thermophiles calcicoles peuvent s'avancer plus au nord que les calcifuges. Il en est de même pour la répartition altitudinale: les calcicoles des régions inférieures montent plus haut, en général, que les calcifuges.

En ce qui concerne les modifications apportées par le changement de substrat, je remarquerai que, parmi les mousses polyédaphiques, un certain nombre d'espèces arboricoles ou lignicoles qui peuvent devenir à l'occasion saxicoles, sont en majorité des calcifuges évidentes et ne passent que sur les substrats achaliques. C'est le cas p. ex. pour: *Dicranum montanum, viride, flagellare, Ulota* sp., *Orthotrichum pallens, stramineum, Braunii, pumilum, affine, speciosum, leiocarpum, leucomitrium, Lyellii, Zygodon viridissimus, Platygyrium repens, Tetraphis.*

D'autre part, la plupart des mousses saxicoles qui passent occasionellement sur l'écorce, sont de même des calcifuges: *Dicranum longifolium, congestum, Cynodontium gracilescens, Ulota americana, Orthotrichum alpestre, Hedwigia, Pterogonium, Lesquereuxia saxicola, Hypnum arcuatum*, etc.

---

et la phobie diffèrent selon les espèces. On peut indiquer comme ayant une certaine importance pratique, l'action nuisible pour les mousses de la fumure au moyen des engrais azotés, des sels solubles du fer (sulfate), ainsi que le chaulage du sol et des arbres, procédés employés pour se débarrasser des mousses et des lichens.

Ce passage s'observe surtout dans les contrées à formation calcaire.

A ces mousses, on peut joindre les hépatiques calcifuges suivantes, passant sur le bois, la tourbe, etc.: *Cephalozia bicuspidata, multifida, Nowellia curvifolia, Blepharostomum trichophyllum, Lepidozia reptans, Calypogeia trichomanes, Scapania Bartlingii, curta, rosacea, Frullannia fragilifolia, Jamesoniella autumnalis, Liochlaena lanceolata, Lophozia gracilis, Pellia Neesiana* (C. MEYLAN in lit.).

Certaines espèces, les unes calcifuges, les autres calciphiles, peuvent être considérées comme des espèces ou races parallèles édaphogènes d'ordre chimique; telles sont p. ex.:

Calciphiles	Calcifuges
Stylostegium caespiticium	*Blindia acuta*
Grimmia anodon	*G. plagiopodia*
Orthotrichum cupulatum	*O. nudum*
O. Sturmii	*O. rupestre*
Zygodon gracilis	*Z. viridissimus*
Philonotis calcarea	*P. fontana*
Heterocladium dimorphum	*H. heteropterum*
Anomodon viticulosus	*A. apiculatus*
Ptychodium plicatum	*P. pallescens*
Brachythecium populeum	*B. amoenum*
Rhynchostegium murale	*R. confertum*
Hypnum protensum	*H. stellatum*
H. fastigiatum	*H. hamulosum*
H. Vaucheri	*H. cupressiforme*
H. palustre	*H. eugyrium*
H. giganteum	*H. cordifolium*
H. molluscum	*H. subplumiferum*

Les biomorphoses d'ordre chimique causées par le passage de types plus ou moins tolérants ou indifférents d'un substrat très calcaire sur un autre peu ou non calcaire, ou réciproquement, sont nombreuses: elles se traduisent, comme je l'ai dit, par l'atténuation ou l'accusation correspondante des dispositions xérophytiques. Les formes achalicicoles des pleurocarpes indifférentes ont, en général, le tissu cellulaire plus étroit que les formes calcicoles. Les premières présentent un éclat soyeux notablement plus prononcé. Le même fait s'observe pour certaines acrocarpes *(Bryum Mildeanum, B. alpinum).*

En fait d'épharmose azotogène, je rappellerai celle que j'ai mentionnée (1922, p. 43): formation d'une variété analogue à la var. *recedens* (SCHIFFNER) du S. *apocarpum,* dans les stations où cette espèce est soumise à l'action passagère du fumier entassé contre les murs de vignes.

Edaphisme physico-chimique

(Propriétés physico-chimiques du terrain.)

a) Réaction chimique dépendant de l'ionisation

Il paraît indubitable *a priori* qu'il faut attribuer à l'état d'ionisation du terrain, ou autrement dit à sa réaction chimique, une importance considérable pour les processus physiologiques qui se passent dans les organes de la plante en contact avec le substrat.

Il suffira de rappeler, à ce propos, que toute la chimie des ferments est sous la dépendance de la réaction, ou, autrement dit, de la concentration des ions H˙ et OH′, et qu'il en est de même pour la plupart des phénomènes qui intéressent les manifestations primordiales de la vie de la plante: respiration et nutrition. Tels sont, par exemple, les conditions de perméabilité osmotique de la membrane protoplasmatique, les changements de l'état colloïdal du contenu cellulaire, le rôle de catalyseurs positifs ou négatifs que jouent les ions libres dans certaines réactions chimiques, telles p. ex. la saponification des esters, etc.

Dans mon petit travail préliminaire (1919, p. 196), j'ai signalé l'importance de l'ionisation du terrain pour la vie et le développement des bryophytes, dont la surface en contact avec le substrat représente, dans la plupart des cas, une proportion notablement plus considérable, par rapport à la surface totale de la plante, que ce n'est le cas, dans la règle, pour les phanérogames.

Pour les mousses aquatiques immergées, dont la surface toute entière est soumise à l'influence du milieu à réaction alcaline, neutre ou acide, l'importance de ce facteur apparaît considérable.

Ces considérations peuvent expliquer, en partie au moins, la grande sensibilité des muscinées en général aux variations des propriétés chimiques du substrat.[1]

On sait que la réaction chimique dépend de la présence d'ions libres H˙ et OH′ en proportions différentes. On peut donc distinguer des terrains ou substrats *acides,* pour lesquels la concentration des ions H correspond à un potentiel pH inférieur à 7,0, des terrains alcalins (ou basiques) avec pH supérieur à 7,0, et des terrains neutres pour lesquels pH = 7,0 (valeur du pH de l'eau pure).

Il est clair que cette notion d'acidité, de neutralité ou d'alcalinité est conventionnelle et relative, rapportée qu'elle est aux conditions d'ionisation de l'eau pure.

---

[1] Pour plus de détails sur ce sujet spécial, je renvoie à la littérature classique, dont on trouvera un résumé dans la thèse de F. Chodat (1924).

L'examen d'un terrain, en ce qui concerne l'ionisation, consiste donc à mesurer la concentration relative de ces ions libres et, pratiquement, celle des ions H'.

En outre de l'action physiologique directe des ions libres sur la plante, il faut tenir compte aussi de l'action indirecte exercée par ces ions sur les propriétés chimiques et physiques générales du terrain.

Au point de vue biotique, il faut remarquer aussi que la réaction acide est défavorable pour les bactéries; dans les terrains acides, ce sont les champignons filamenteux: moisissures, mycorrhizes, mycelium d'hyménomycètes, etc. qui prédominent.

Le problème que l'on se propose de résoudre par ces mesures du pH du terrain, est de déterminer les limites d'acidité ou de basicité entre lesquelles une espèce ou une association se trouve dans la nature. Et d'autre part, de déterminer quel est le pH optimum, qui paraît le plus favorable à son développement.

Il peut y avoir d'ailleurs deux optima pour la même espèce ou la même association, suivant les autres conditions écologiques (F. Chodat, l. c. p. 110).

L'exactitude de ces déterminations croît avec le nombre des mesures effectuées.

Ainsi que pour les autres facteurs écologiques susceptibles d'une évaluation numérique un peu exacte, il serait nécessaire d'établir, pour chaque espèce, et aussi pour chaque association, par des mesures suffisamment nombreuses, la courbe galtonienne de variation du pH du substrat, et de déterminer ainsi les constantes auxquelles correspond cette courbe: coefficient de dispersion, déviation moyenne, etc., comme l'a fait, p. ex. Jenny (1926) pour les variations du pH de l'association du *Carex curvula*. On aurait ainsi, d'une part, les limites extrêmes du pH compatibles avec l'existence de l'espèce ou de l'association, et, d'autre part, une représentation exacte de la fréquence relative de cette espèce pour les différentes valeurs du pH, soit l'indication des valeurs optimales pour lesquelles la fréquence est maximale.

Avec R. Legendre (C. R. sommaire des Séances Soc. de Biogéographie No. 11, 1925, cité d'après P. Allorge 1924—25), on peut distinguer des espèces *euryioniques* adaptés à des amplitudes de variation considérables du pH, et des espèces *sténoioniques* adaptés à des amplitudes faibles. Comme exemple d'espèce sténoionique, Legendre indique le *Sphagnum acutifolium* (pH = 3,5—4,5), comme espèce euryionique, Allorge le *S. Graveti*.

Selon Olsen, Ruttner, etc., les Sphaignes «eutrophères» (Kärr-Sphagna) présentent une amplitude du pH de 5 à 6 (Gams 1927).

Dans son travail intitulé «Variations du pH dans quelques tourbières à Sphaignes du Centre et de l'Ouest de la France» (C. R. 21 XII 25), P. Allorge donne les exemples suivants:

Bombements de Sphaignes: *S. acutifolium*, *S. medium*, *Odontoschisma sphagni*, *Polytrichum strictum*, pH moyen 4,2; amplitude 3,9—4,4.

Sphagnum recurvum, *S. cuspidatum*, *Hypnum fluitans*, *H. stramineum*, etc., pH moyen 5,2; amplitude 4,9—5,4.

Eaux vives: *Sphagnum teres*, *Scapania undulata*, *Philonotis seriata*, etc., pH moyen 6,1; amplitude 5,7—6,3.

Tapis bombés: *S. tenellum*, *S. cymbifolium*, *S. compactum:* pH moyen 4,4; amplitude 4,3—4,6.

Méthode expérimentale

La mesure du pH d'un terrain se fait pratiquement par la méthode colorimétrique élaborée par SÖRENSEN. Elle est basée sur les changements de teinte que présentent certains indicateurs, solutions de colorants naturels ou artificiels, suivant la concentration des ions H.

La technique qu'après de nombreux essais et tâtonnements, j'ai adoptée pour la mesure du pH des substrats des muscinées, est la suivante:

Une quantité correspondant à 1 gr. environ du substrat en contact avec la mousse, bien divisé (broyé, le cas échéant, dans un mortier de porcelaine) est placé dans une petite éprouvette de verre neutre.[1]

On verse dessus 10 cm³ d'eau distillée neutre et bouillante, et laisse macérer jusqu'à refroidissement à la température de la chambre.

On s'assure de la neutralité de l'eau, après son ébullition, par addition de l'indicateur qui doit donner la teinte correspondante à pH = 7,0.

Les eaux distillées du commerce sont fréquemment acides et peuvent avoir un pH s'élevant jusqu'à 5,0. D'autre part, par séjour dans des flacons de verre alcalin, le pH de ces eaux peut s'élever notablement au-dessus de 7,0.

La neutralité de l'eau distillée, peut être du reste obtenue par l'addition de très minimes quantités de HCl n/20 ou de NaOH n/20. Cette correction, inadmissible théoriquement, ne présente pas, dans la pratique, d'inconvénients sensibles.

On passe à la centrifuge, puis décante 5 cm³ du liquide limpide (filtré à travers un filtre neutre si cela est nécessaire) dans une deuxième éprouvette de même dimension.

On ajoute une goutte de solution de l'indicateur et compare avec les tubes (de même diamètre) de l'échelle colorimétrique obtenue au moyen du même indicateur et des solutions de SÖRENSEN à pH déterminé.

Si le liquide de macération n'est pas incolore, on corrige cette coloration, qui se superpose à celle obtenue par l'indicateur, en faisant usage d'un compensateur.

Pour cela l'éprouvette contenant le liquide de macération coloré, additionné d'indicateur, est placée dans une éprouvette de diamètre double, contenant de l'eau pure. Elle est comparée au tube de la scala placé lui-même dans une éprouvette de diamètre double, contenant du liquide de macération sans indicateur.

Les limites entre lesquelles varie le pH du substrat, sont dans la grande majorité des cas, comprises entre les valeurs 6 et 7,5. Une échelle colorimétrique allant de pH = 4,0 à pH = 8,0 suffit dans presque tous les cas.

Le nombre des tubes de cette échelle dépendra de l'approximation que l'on

[1] A défaut de verres spéciaux (d'Iena, de Cologne, pyrex, etc.) on peut débarrasser, pour un temps suffisant pour l'expérience, les flacons et éprouvettes de verre ordinaire de bonne qualité de leur réaction alcaline, en les traitant par HCl à chaud, ou par le mélange de H_2SO_4 et bichromate de potasse, puis rinçant à fond avec de l'eau exactement neutralisée.

voudra obtenir. Une collection de 10 tubes différant de 0,5 permet une approximation de 0,25, ce qui, dans la plupart des cas, est suffisant.

Relativement à l'indicateur à employer, on a le choix entre tous ceux dont les variations de teinte sont suffisamment accusées pour les pH compris entre les limites ci-dessus. On trouve, dans le commerce, des *ionoscopes* portatifs et des collections d'indicateurs (comprimés d'ALLEN et HANBURY p. ex.) qui permettent souvent de faire ces mesures colorimétriques sur le terrain.

Dans la règle, le pH des eaux peut être mesuré sur place, ou bien sur des échantillons prélevés dans des flacons en verre neutre ou paraffinés à l'intérieur.

Pour les substrats solides; terres et pierre, il est de beaucoup préférable de faire cette mesure en laboratoire, avec des échantillons récents, prélevés et transportés avec les précautions nécessaires.

L'indicateur panchromatique (mélange de volumes égaux de solutions aqueuses de rouge neutre 0,2 % et de vert brillant 0,4 %), dont j'ai proposé l'emploi dans le petit travail mentionné plus haut, donne en général satisfaction. Sa sensibilité aux variations du pH est très grande: il vire du bleu grisâtre (pH = 7,0) au violet, puis au rouge par les acides (pH < 7,0), au bleu vert puis au jaune par les alcalis (pH > 7,0).

J'ai décrit (Revue bryologique 1925, p. 49) une modification microchimique de cette méthode permettant d'évaluer le pH pour de très petites quantités du substrat des mousses, et cela aussi pour des échantillons d'herbier.[1]

La réaction acide du terrain peut être due, en premier lieu, à la présence d'acides végétaux non décomposés ni saturés: tannins et autres substances acides provenant des feuilles tombées, p. ex.; ou bien des acides humiques [2]; très exceptionnellement à des composants minéraux à réaction acide (produits de décomposition des pyrites p. ex.). L'acidité des substrats des muscinées et celle de l'eau est rarement supérieure à pH = 5,0.

La réaction alcaline d'un substrat est due, dans la grande majorité des cas, à la présence de sels minéraux: carbonates de Ca, de Mg, de Fe, etc.; exceptionnellement à ceux de métaux alcalins; parfois aussi à des composés azotés: ammoniaque, etc. (humus animal, fumier).[3]

On observe assez fréquemment des substrats à réaction nettement alcaline, qui, avec les acides, ne dégagent pas de CO_2. D'autre part, on observe parfois un certain dégagement de CO_2 par l'action des acides forts sur certains substrats dont la réaction est neutre ou même légèrement acide. C'est le cas p. ex. pour les substrats fortement ferrugineux, qui peuvent présenter une réaction neutre, alors même qu'ils contiennent une forte proportion de carbonates.

On sait, d'autre part, que les carbonates alcalino-terreux capables

---

[1] La mesure du pH par le potentiomètre, plus exacte, exige un appareillage relativement compliqué.

[2] Dont l'acidité a été mesurée exactement par SVEN ODEN (1920).

[3] L'eau distillée, après plusieurs jours de contact avec du calcaire jurassique (lias) contenant 90 % $CaCO_3$, pulvérisé, à la température de la chambre, m'a donné pH = 7,6.

de neutraliser les acides forts libres ou combinés avec des bases faibles, ne neutralisent pas les phosphates acides (mono- et di-basiques); par conséquent la réaction acide peut persister, même en présence de $CaCO_3$, dans le cas où ces phosphates acides sont présents. Comme l'a établi G. WIEGNER (JENNY 1926), le pH d'un terrain calcaire dépend du CO_2 et non pas de $CaCO_3$.

Les substrats à réaction neutre, abstraction faite du bois et de l'écorce, sont surtout des terrains argileux. Mais la réaction neutre peut résulter de la neutralisation de substrats acides par des apports alcalins (apport de $CaCO_3$ par l'eau ou le vent sur un humus acide, par exemple), et aussi de la neutralisation, par des apports acides, de substrats alcalins (neutralisation de terrains calcaires par l'eau ayant traversé des couches d'humus acide).

Action sur les microorganismes

Le carbonate calcique des terrains alcalins exerce une action favorisante sur le développement des microorganismes actifs pour la formation et la transformation de l'humus. La réaction alcaline est de même favorable — ou même nécessaire — pour le développement des bactéries nitrifiantes et la fixation de l'azote atmosphérique: ces bactéries font défaut aux sols acides.

Comme les microorganismes ne peuvent agir qu'à condition que les produits d'oxydation de l'azote soient fixés par une base, le processus sera plus actif dans un terrain riche en ions OH', plus lent ou nul dans les terrains acides, où les bases sont trop énergiquement fixées (silice, silicates, humus acide, etc.).

De l'intensité de la nitrification dépend, en partie, la solubilisation des composants minéraux: les plus basiques seront les plus solubilisés.

Ces facteurs biologiques exigeant une certaine température, leur importance est plus grande dans les zones basses que dans celles élevées (Alpes); plus grande aussi dans les régions humides que dans celles à période de sécheresse estivale.

Variation de la réaction

a) D'un lieu à l'autre

Lorsqu'on examine de près les variations de la réaction du substrat sur une étendue, même réduite, d'une station donnée, on s'aperçoit bientôt que cette réaction peut différer dans des lieux parfois très rapprochés, et qui, à première vue, semblent ne pas présenter de différences. La présence de colonies hétérotypiques est due, pré-

cisément, à une variation locale correspondante du pH. C'est le cas, par exemple, dans les marais et marécages. Voici quelques observations propres à illustrer ce fait:

I. Tourbière de Jongny sur Vevey, 600 m. altitude.

1° Fossé inondé avec *Hypnum scorpioides*, *H. stramineum*, *H. stellatum*. Réaction de l'eau et du substrat: alcaline pH = 7,8.

2° *Sphagnaie* à quelques mètres de distance, avec *Sarracenia purpurea Drosera*, *Comarum*, *Vaccinium Oxycoccos*, etc., *Sphagnum acutifolium*, *S. rubellum*, *Aulacomnium palustre*, *Polytrichum strictum*. Réaction neutre de l'eau et du substrat (humus: = 6,8—7,0.[1]

3° A proximité: prairie marécageuse avec *Parnassia palustris*, *Hypnum intermedium*, *H. stellatum*, *H. scorpioides*. Réaction alcaline de l'eau et du substrat: pH = 7,5.

4° *Marécage, phragmitaie* avec *Hypnum scorpioides*, *H. Wilsoni*, *H. trifarium*, *H. stellatum*, *H. elodes*. Réaction alcaline: pH = 7,3.

5° *Cariçaie* avec *H. trifarium:* réaction neutre à alcaline, pH = 7,0 à 7,3.

6° *Cariçaie* avec *H. scorpioides*, *Sphagnum subsecundum*. Réaction neutre, pH = 7,0.

7° *Phragmitaie* avec *H. scorpioides*, *H. intermedium*, *H. giganteum*, *H. stellatum*. Réaction alcaline: pH = 8,0.

II. Ruisseau et marécage près de l'Hôtel du Trift (Zermatt), 2000 m.

Hypnum falcatum, *Meesea trichodes*, *Philonotis calcarea*. Eau à réaction alcaline: pH = 8,0.

Bosses dans ce marais, formées par Sphaignes *(S. acutifolium*, *S. fuscum)*. Eau à la surface, réaction acide: pH = 6,0.

Eau exprimée de l'humus noir à la base des touffes (à 15 cm de profondeur), réaction neutre: pH = 7,0.

III. Paroi de molasse, près Lausanne, 400 m. Surface de 1 m_2 environ, avec:

Gyroweisia tenuis	pH = 8,0
Eurynchium strigosum	7,7
Brachythecium rutabulum	7,5
Hypnum palustre	7,5
Rhynchostegium murale	7,3
Encalypta streptocarpa	7,3
Tortula muralis	7,3
Bryum murale	7,0
Lophocolea minor	7,0

à la base des touffes.

---

[1] L'eau limpide contenue dans les feuilles du Sarracenia, présente une réaction acide: pH = 5,0 env.

Sur les terrains à réaction neutre, l'eau des ruisseaux présente fréquemment une réaction alcaline très nette.

Ex.: Saasfee, pentes N, sous Plattje. Petits marécages et sources avec *Sphagnum* sp., *Aulacomnium*, *Mnium punctatum elatum*, *Cynodontium strumiferum*. Eau et substrat à réaction neutre: pH = 7,0.

Eau du bisse (provenant de la Viège), réaction alcaline: pH = 7,8.

Sur le rebord supérieur du bisse, mais non en contact avec l'eau courante, celle exprimée des touffes de sphaignes, ainsi que l'humus sur lequel ils croissent, présentent une réaction acide: pH = 6,0.

Mais, au même lieu, la réaction du terrain peut varier aussi dans le sens vertical, c.-à-d. avec la profondeur. Cette variation, très fréquente, n'a pas, dans la règle, pour les mousses, une grande importance, ces végétaux n'étant en contact qu'avec la couche superficielle du substrat. Il est intéressant, cependant, de constater que la terre apportée des couches profondes du sol par les lombrics est parfois franchement alcaline, alors que la couche superficielle est neutre ou même acide.

Dans la règle, la couche superficielle du terrain, où vivent les mousses, présente un pH moins élevé que celui des couches plus profondes. La réaction de cette couche superficielle peut être acide, alors que celle des couches inférieures est neutre ou alcaline.

Voici quelques exemples de cette variation de la réaction avec la profondeur.

I. Grève du lac de Neuchâtel, près Auvernier, 450 m., sable et gravier sous les Pins.

Touffes de *Ditrichum flexicaule* var. *densum:* profondeur totale des touffes: 4,5 cm.

Couche inférieure (humus et sable), de 4,5 à 4,0 cm.: alcaline pH = 7,3.

Couche moyenne (humus et sable), de 4,0 à 3,0 cm.: neutre pH = 7,0.

Couche supérieure (humus composé de vieilles tiges) de 3 à 1 cm.: neutre pH = 7,0.

II. Jorat près Lausanne, forêt (hêtre et épicéa), humus sous les hêtres (feuilles en décomposition):

Couche superficielle:	alcaline	pH = 7,6
à 3—4 cm. de profondeur:	neutre	pH = 7,0
à 5—6 cm. de profondeur:	acide	pH = 6,5

b) Variation dans le temps. Dans la même localité la réaction peut varier d'une époque à l'autre. C'est le cas, p. ex., pour le sol des forêts. Par les changements graduels qui accompagnent la formation de l'humus à partir des débris végétaux (feuilles, etc.), ce milieu, qui présente, en général, une réaction plus ou moins acide à l'origine (grâce à la présence d'acides végétaux: tannins, etc.), passe peu à peu à la réaction neutre, au fur et à mesure que ces acides organiques sont décomposés ou éliminés par lixiviation, tandis que les sels du Ca, moins solubles, restent et finissent par produire une réaction alcaline.

Avec ce changement de réaction du sol, la florule muscinale change: les *Polytrichum, Diphyscium, Dicranella heteromalla,* etc., neutrophiles ou acidophiles, disparaissent pour faire place à des espèces indifférentes ou basiphiles.

Dans d'autres cas, plus exceptionnels, la réaction originale d'un substrat peut être altérée et changée par l'apport périodique d'alcalis ou d'acides. Je rappellerai, à ce propos, l'observation que j'ai déjà rapportée ailleurs, de l'amas considérable, à certaines époques, de mollusques à coquillage calcaires, que l'on constate dans certaines tourbières. L'apport de $CaCO_3$ par la décomposition de ces coquilles, peut suffire, à certains moments, pour changer la réaction générale du terrain, de telle sorte que les Sphaignes périssent et disparaissent tant que cette modification accidentelle reste agissante.

La disparition de la réaction alcaline et la décalcification progressive du terrain, due à des causes extérieures: lixiviation par l'eau neutre ou acide, p. ex., s'observe fréquemment.

Les variations du pH d'un terrain dépendent d'ailleurs de son *degré de souplesse*, c.-à-d. de la résistance qu'il présente à l'altération de son pH par des influences extérieures: pluies abondantes, dessication, variations de température, apports d'acides ou d'alcalis, etc. Certains sols, peu souples, pour lesquels *l'effet tampon* est considérable, présentent une résistance très prononcée à cette altération de leur pH et le maintiennent constant. Sur des sols très souples, dont le pH varie facilement, ne peuvent s'établir que des espèces végétales plus ou moins indifférentes.

D'une manière générale, les sols riches en sels minéraux représentent un système tampon capable de limiter l'augmentation de concentration des ions H. Pour les terrains pauvres en sels minéraux assimilables, par contre, l'effet tampon est notablement diminué: leur réaction peut devenir facilement acide. Sur ces terrains, la végétation des mousses amène, en général, une acidification progressive par formation d'humus, changement qui entraîne à sa suite des modifications dans la composition de la végétation.

Les différences qu'offre la végétation bryologique sur les substrats à réaction différente, est tout aussi marquée que celle que l'on observe sur les terrains calcaires et non calcaires. Il y a des espèces et des associations *indicatrices* pour chaque catégorie de terrain alcalin, neutre ou acide.

Ceci nous amène à distinguer, parmi les mousses, des espèces ou types *acidophiles* (ou *oxyphiles)*, *neutrophiles* (ou *mésophiles)* et *basiphiles*, qui se rencontrent, de préférence ou exclusivement, sur les terrains à réaction correspondante, et d'autres plus ou moins indifférentes sous le rapport de cette réaction.

Ici aussi, on peut distinguer des types préférents, tolérants et exclusifs (obligés).[1]

[1] Je rappellerai incidemment, à ce propos, l'exemple donné par SCHIMPER (l. c.) d'après SENDTNER, que la présence de certaines mousses telles que *Ephemerum serratum*, *Systegium crispum*, *Pleuridium subulatum*, sur l'argile, est considérée comme un signe empirique que cette argile est propre à la fabrication des briques.

Nous avons ainsi des espèces:

oxyphiles (acidophiles) pH 6,7—4,0 (fortement: pH 5,2—4,0; moyennement: pH 6,2—5,2; faiblement: pH 6,7—6,2),

neutrophiles pH 7,0—6,7 (neutrophiles-basiphiles pH 7,5—6,7),

basiphiles pH 7,5—7,0,

indifférentes.

Comme il est facile de s'en assurer, les notions de basiphilie et d'acidophilie peuvent être considérées *grosso modo* comme parallèles à celles de calciphilie et calcifugie, sans que, pour celà, la coïncidence soit parfaite dans tous les cas. Si les espèces calciphiles sont, dans la règle, des basiphiles, les calcifuges des neutrophiles ou des acidophiles, il y a cependant, autant qu'on peut en juger maintenant déjà, d'assez nombreuses exceptions à cette règle.

Observations

Les listes données ci-après doivent être considérées comme tout à fait provisoires: pour la plupart des espèces, il n'a été fait qu'un petit nombre d'observations; une seule souvent.

a) Espèces observées seulement sur les substrats acides (pH = 6,5—4,0)

Sphagnum spp.
Andreaea nivalis
— *petrophila*
Brachythecium glaciale
Bryum ateles
Conostomum boreale
Ceratodon conicus
— *purpureus*
Dicranella cerviculata
Dicranum falcatum
— *montanum*
Eurynchium myosuroides
Fissidens osmundoides
Grimmia unicolor
Hylocomium loreum
— *umbratum*
Mielichhoferia
Mnium hornum
— *spinulosum*
Philonotis Tomentella
Plagiothecium neckeroideum
Pleuridium alternifolium
Pogonatum aloides
— *nanum*
Pohlia elongata
— *gracilis*
— *proligera*
Polytrichum septentrionale
— *strictum*
Tetraphis

b) Espèces observées sur les substrats acides et sur les neutres (pH = 6,0—7,0)

Anomodon attenuatus
Aulacomnium palustre
Brachyodus
Campylopus fragilis
Campylosteleum
Catharinea undulata
Desmatodon latifolius
Dicranella heteromalla
Diphyscium
Dicranum elongatum
— *scoparium*
Encalypta rhabdocarpa
Heterocladium squarrosulum
Hylocomium rigosum
— *Schreberi*
— *splendens*
— *triquetrum*
Lesquereuxia saxicola

Leucobryum glaucum
Mnium euspidatum
— *serratum*
Orthotrichum Lyellii
— *speciosum*
Plagiothecium elegans
— *Rutheanum*
Pohlia nutans
Polytrichum formosum
— *piliferum*
— *sexangulare*
Sphagnum squarrosum
Thuidium recognitum
— *tamariscinum*
Weisia rutilans

c) Espèces observées sur les substrats neutres seulement (pH = 7,0)

Amblystegium Kochii
— *serpens*
— *subtile*
Andreaea crassinervia
Antitrichia
Bartramia pomiformis
Brachythecium collinum
— *Payotianum*
— *turgidum*
Bryum alpinum
— *Duvalii*
— *murale*
Campthothecium Geheebii
— *nitens*
Campylopus Mildei
— *polytrichoides*
Cynodontium fallax
Desmatodon latifolius
Dichodontium pellucidum
Dicranoweisia compacta
Dicranum albicans
— *Bonjeani*
— *brevifolium*
— *longifolium*
— *majus*
— *Muehlenbeckii*
— *neglectum*
— *strictum*
Ditrichum glaucescens
— *tortile*
— *flexicaule densum*
Dryptodon patens
Encalypta apophysata
Ephemerum serratum
Fissidens bryoides
— *exilis*
— *pusillus*
Grimmia alpestris
— *anomala*
— *funalis*
Homalia
Hygroamblystegium decipiens
Hypnum aduncum
— *arcuatum*
— *arcticum*
— *crista-castrensis*
— *cuspidatum*
— *polygamum*
— *pratense*
— *revolutum*
— *revolvens*
— *Rotae*
— *subplumiferum*
— *vernicosum*
Hylocomium alaskanum
— *Oakesi*
Meesia tristicha
Mnium rugicum
— *Seligeri*
— *subglobosum*
— *undulatum*
Neckera pennata
— *pumila*
Orthotrichum alpestre
— *Killiasii*
— *leiocarpum*
— *obtusifolium*
Plagiothecium depressum
— *nitidum*
— *undulatum*
Pleuridium subulatum
Pohlia acuminata
— *commutata*
Polytrichum alpinum
— *juniperinum*
Pottia crinita
— *Mittenii*
— *Wilsoni*
Pterygynandrum filiforme
Ptychodium abbreviatum

Ptychodium plicatum
Rhacomitrium canescens
— *lanuginosum*
Schistidium pulvinatum
Seligeria erecta
Sphagnum acutifolium
— *fuscum*
— *rubellum*
Sphagnum actuifolium
Tortula aciphylla
— *laevipila*
— *serrulata*
Trichodon
Ulota crispa
Weisia viridula
Zygodon viridissimus

d) Espèces observées sur les substrats neutres ou basiques (pH = 7,0 ou > 7,0)

Amblystegium fallax
— *irriguum*
Anomodon longifolius
Barbula convoluta
Blindia acuta
Brachythecium trachypodium
Bryum Blindii
Cynclidium stygium
Climacium
Cynodontium strumiferum
Dicranella rufescens
— *varia*
Didymodon rubellus
— *spadiceus*
Dicranum viride
Diobelon squarrosum
Eurynchium crassinervium
— *praelongum*
Hypnum commutatum
— *dilatatum*
— *elodes*
— *giganteum*
— *intermedium*
— *palustre*
— *scorpioides*
— *stramineum*
— *trifarium*
Leptobryum
Leskea nervosa
Leucodon
Meesea trichodes
Mnium hymenophylloides
— *punctatum*
— *stellare*
Myurella julacea
Neckera complanata
Orthotrichum diaphanum
— *rupestre*
Philonotis fontana
— *seriata*
Plagiothecium pulchellum
Pottia intermedia
— *lanceolata*
— *minutula*
— *Starkeana*
— *truncatula*
Pterygoneurum lamellatum
— *subsessile*
Rhynchostegium murale
Schistidium apocarpum
Tortella tortuosa
Tortula inermis
— *mucronifola*
— *subulata*

e) Espèces observées sur les substrats basiques seulement (pH > 7,0)

Amblystegium fluviatile
— *irriguum*
— *serpens*
— *Sprucei*
Barbula paludosa
— *poenina*
— *reflexa*
— *unguiculata*
— *vinealis*
Brachythecium rivulare
Bryum elegans
Bryum Harrimani
— *Schleicheri*
— *torquescens*
Catoscopium
Cinclidotus fontinaloides
— *aquaticus*
Crossidium
Desmatodon cernuus
Dialytrichia
Didymodon alpigenus
— *giganteus*

Didymodon ruber
— *spadiceus*
— *tophaceus*
Distichium inclinatum
Ditrichum flexicaule
Encalypta ciliata
— *commutata*
Ephemerum spp.
Eucladium
Eurynchium cirrosum
— *strigosum*
Fissidens decipiens
— *Mildeanus*
Fontinalis antipyretica
Grimmia torquata
— *unicolor*
Gymnostomum calcareum
Gyroweisia tenuis
Hygroamblystegium curvicaule
— *filicinum*
Hymenostylium
Hypnum Bambergeri
— *chrysophyllum*
— *falcatum*
— *fastigiatum*
— *incurvatum*
— *protensum*
— *stellatum*
Hypnum sulcatum
— *Wilsoni*
Hyophila
Mnium affine
Molendoa Sendteriana
Neckera turgida
Oncophorus virens
Orthothecium chryseum
— *intricatum*
— *rufescens*
Orthotrichum anomalum
— *cupulatum*
— *nudum*
Phascum cuspidatum
Philonotis calcarea
Plagiopus
Pottia commutata
— *mutica*
Pseudoleskea catanulata
Pterygoneurum cavifolium
Rhynchostegium rusciforme
Schistidium alpicola
— *rivulare*
Seligeria Doniana
— *pusilla*
— *tristicha*
Splachnum sphaericum
Tayloria serrata
Thamnium
Thuidium abietinum
Timmia bavarica
Tortula montana
— *muralis*
Trichostomum viridulum

f) Espèces indifférentes observées sur des substrats acides, neutres ou basiques

Anomodon viticulosus
Bartramia ithyphylla
Brachythecium populeum
— *rutabulum*
— *salebrosum*
— *velutinum*
Bryum argenteum
— *capillare*
— *pallens*
— *ventricosum*
Camptothecium lutescens
Ceratodon purpureus
Cylindrothecium concinnum
Dissodon Froelichianus
Distichium capillaceum
Encalypta streptocarpa
Eurynchium piliferum
Eurynchium striatum
Fissidens taxifolius
Funaria hygrometrica
Gymnostomum rupestre
Homalothecium sericeum
Hypnum cupressiforme
— *molluscum*
Isothecium myurum
Mniobryum albicans
Mnium orthorrhynchum
— *undulatum*
Plagiothecium denticulatum
— *Roeseanum*
Pohlia cruda
Pottia Heimii
— *latifolia*
Seligeria recurvata

Epharmoses dues à la réaction

Nos connaissances relatives aux phénomènes d'adaptation des mousses aux différentes réactions du substrat sont encore trop précaires pour qu'il soit possible de donner ici des exemples d'épharmoses et de biomorphoses dépendant bien nettement de ce facteur. Il est cependant possible de considérer certaines formes spéciales aux terrains humiques acides (formae turfosae), telles p. ex. *Dicranella Schreberi* var. *lenta*, *Bryum erythrocarpum* var. *turfaceum* Meylan, comme des *oxymorphoses*.

Il en est peut-être de même de la var. *lignicola* de l'*Hypnum arcuatum* et de l'*Eurynchium germanicum*, très probablement neutrophiles, alors que *E. Vaucheri* (Pl. VIII 1) a des préférences basiphiles.

Le caractère biologique le plus saillant que présentent, à peu près sans exception, les mousses des terrains humiques à réaction acide (tourbe, etc.) est le facies xérophytique: ces terrains sont, comme on le sait, physiologiquement secs, quelle que soit du reste la quantité d'humidité qu'ils renferment.

Ces sols humiques sont, dans la règle, très pauvres en substances minérales dissoutes. Les mousses qui les habitent présentent fréquemment des mycorrhizes (*Polytrichum* sp.) qui jouent un rôle important pour l'absorption des substances azotées propres à ces terrains.

A ce propos, je noterai l'observation que j'ai faite que, chez le *Diphyscium* croissant sur la terre à réaction acide, dans le Jorat, les radicules brunes, à parois épaisses et cloisons transversales obliques, sont accompagnées du mycelium d'une mycorrhize ectotrope, incolore hyalin, et beaucoup plus tenu. Les radicules elles-mêmes présentent une réaction acide bien prononcée.

Je ne sais si le fait annoncé par Stahl (conf. Gola 1910, p. 195), que les plantes mycotrophiques sont en général riches en sucres, se vérifie pour les mousses à mycorrhizes.

Concentration osmotique des liquides du sol

C'est le mérite de G. Gola d'avoir, par son travail intitulé «Saggio di una Teoria osmotica dell'Edafismo» (1910) et ses publications subséquentes, attiré l'attention sur le fait que la concentration osmotique des liquides présents dans le sol peut varier dans des limites relativement étendues d'un sol à l'autre, et que la nature de la végétation est en rapport avec ce facteur d'ordre physico-chimique.

Gola (l. c. p. 66) classe les terrains et les plantes, relativement à cette concentration osmotique, de la façon suivante:

Terrains		Plantes
perhaloïdes (concentration	> 2 ‰)	*perhalicoles*
haloïdes	> 0,5 ‰	*halicoles*
géloïdes	0,5—0,2 ‰	*gélicoles*
pergéloïdes	< 0,2 ‰	*pergélicoles*

Pour chacune de ces catégories de terrains, il distingue, en outre, ceux à concentration osmotique constante (terrains *eustatiques)* et ceux à concentration variable *(t. anastatiques).*

Dans la règle, la concentration des solutions dérivant des terrains siliceux, oscille entre 0,2 et 0,5 ‰, tandis que celle des terrains calcaires est comprise entre 0,4 et 2,0 ‰.

Cette concentration est due exclusivement aux électrolytes dissociés en solution, tandis que les colloïdes organiques et minéraux du sol, tels que les hydrates et silicates de fer, de Mg et de Ca, ainsi que l'acide silicique en suspension colloïdale, n'influent pratiquement pas sur la concentration osmotique.

Les premiers sont donc des géloïdes et pergéloïdes, alors que les seconds sont des haloïdes et perhaloïdes.

Dans la catégorie des géloïdes eustatiques, il faut comprendre les terrains argileux purs, ainsi que l'humus sous ses différentes formes. Gola (l. c., p. 213) rend attentif au fait que, dans l'humus acide, une quantité très notable des matériaux nutritifs, et surtout l'azote et la potasse, sont strictement liés (par adsorption) sous la forme de composés insolubles; d'où résulte la formation des liquides à concentration minima et à activité osmotique faible. Une autre cause de faible concentration est, au contraire, la solubilisation de certains composés minéraux par l'acide en excès, qui facilite l'éloignement de ceux-ci par lixiviation.

Ceci rend possible la formation de terrains à propriétés osmotiques identiques sur des sous-sols de nature différente, calcaires ou siliceux.

Sur les substrats calcaires, la concentration osmotique peut se maintenir très élevée, même durant les périodes de pluie, grâce aux réserves presque inépuisables que présentent ces substrats en éléments solubles.

Au point de vue biologique, il faut retenir le fait, déjà mis en relief par Schimper, que les sols à concentration osmotique élevée (tels que le gypse p. ex.) représentent, pour les plantes, des terrains physiologiquement secs. C'est ce qui explique le fait que la présence de sels facilement solubles détermine l'apparition, chez les plantes, de dispositions protectrices ayant pour effet de réduire au minimum la transpiration. L'absorption par les organes souterrains

est rendue considérablement plus difficile par la présence de ces sels. La sensibilité et la résistance à l'action nocive de concentrations élevées sont du reste variables suivant les espèces. Ce fait peut expliquer, en partie, les différences que l'on observe dans la végétation de terrains de composition chimique différente.

Il existe, d'autre part, certaines relations entre le facteur concentration osmotique des liquides du terrain et le climat. Alors que le climat humide favorise le développement des espèces gélicoles par dilution des liquides, le climat sec, au contraire, favorise les halicoles par concentration des mêmes liquides.

En ce qui concerne les mousses, il faut remarquer que la concentration des liquides du sol doit être moins importante, pour ces cryptogames, que pour les végétaux supérieurs, parce que, vivant à la surface du sol, elles ne sont, en général, pas en contact avec les couches inférieures par des organes souterrains, racines, etc. A la surface, la concentration osmotique doit varier notablement moins, grâce au lavage et à la dilution considérable causée par la pluie.

Beaucoup de mousses ont probablement, comme les lichens, un appareil absorbant superficiel, et sont par cela même indépendantes, dans une large mesure, de la concentration osmotique des solutions du sol. Cependant, la sensibilité de très nombreuses espèces à la présence de l'élément calcaire, comme à celle des ions H' et OH', rend fort probable que ces mousses sont sensibles aussi au facteur osmotique.

Les mousses croissant sur les roches gypseuses sont soumises à l'action de solutions aqueuses saturées de $CaSO_4$ (2,40 gr. environ par litre). Le *Funaria Sickenbergii* croît sur les bords des chots égyptiens entre les cristaux de $MgSO_4$, et au contact de solutions parfois saturées de ce sel; le *Funaria hungarica* des sols salés est également un perhalicole.[1]

Les mousses cosmopolites: *Ceratodon purpureus*, *Funaria hygrometrica*, *Leptobryum*, *Bryum argenteum*, *Marchantia polymorpha*, etc., qui recherchent les terrains riches en électrolytes dans le voisinage des habitations humaines, sont de même des halicoles.

Les espèces hydrophiles des eaux tuffeuses vivent aussi dans des solutions saturées, ou à peu près, de bicarbonate calcique (0,1 ‰ environ).

---

[1] Les «terres salées» d'Ecône (Valais), qui ne contiennent pas moins de 350 g de parties solubles dans l'eau, par kg de terre (dont 84,30 % de sulfate sodique) (Dict. géogr. art Valais, p. 176), labourées et cultivées, ne présentent pas de mousses spéciales: je n'y ai vu en quantité un peu notable que le *Funaria hygrometrica*.

Le nombre d'observations relatives au rapport entre la concentration osmotique et la végétation bryologique est encore beaucoup trop minime pour pouvoir servir de base à une classification même sommaire et provisoire. On peut dire que, *grosso modo*, les mousses calcicoles et basiphiles sont en même temps des halicoles, alors que les calcifuges neutrophiles et acidophiles sont des gélicoles.

En fait de mousses halicoles anastatiques, adaptées aux conditions osmotiques variables, Gola indique les suivantes: *Phascum cuspidatum*, *Pleuridium subulatum*, *Pottia lanceolata*, *Bryum argenteum*, *Funaria hygrometrica*, et les hépatiques: *Riella*, *Sphaerocarpus*, *Riccia* sp., *Reboulia*, *Preissia*, *Cephalozia*, *Cephaloziella*, des terrains inondés en automne et hiver et se desséchant en été.

Les mousses gélicoles sont surtout celles des tourbières; les sphaignes ainsi que le *Polytrichum formosum*, caractéristiques des terrains à minéralisation et à pression osmotique très faible, peuvent être qualifiés de pergélicoles.

Le fait observé par Paul (1906) que les solutions de gypse, même à l'état voisin de saturation (2‰), ainsi que celles de sels de potasse, n'exercent pas d'action nocive sur les sphaignes, indique bien que, pour ces mousses, ce n'est pas la concentration osmotique ni le degré de minéralisation des liquides avec lesquels elles sont en contact, qui sont les facteurs actifs prépondérants.[1]

D'autre part, le fait que, même dans le cas où elles sont isotoniques, les solutions de différents sels NaCl, $CaCO_3$, $CaSO_4$, Na_2CO_3, $MgCO_3$, KNO_3, etc. (en faisant abstraction de sels toxiques tels que ceux de Ba p. ex.), ont des propriétés fort différentes pour l'organisme des mousses, démontre bien que le facteur concentration et pression osmotique, quoique certainement coefficient, ne peut être regardé comme prévalent ni suffisant à lui seul pour servir de base aux lois de répartition édaphique de ces végétaux sur les différents substrats.

---

[1] Watson (1918, p. 535), répartit en trois catégories les Sphaignes européens:

a) Espèces qui reçoivent leurs substances minérales de l'eau dans laquelle ils vivent, sans transpiration excessive, ni évaporation considérable: *S. obesum.*

b) Espèces avec transpiration excessive: *S. recurvum, amblyphyllum, squarrosum.*

c) Espèces recevant leurs matières minérales par adsorption des bases et libération de l'acide combiné à celles-ci (espèces acides): *S. acutifolium, cymbifolium.*

Cet auteur a observé les quantités suivantes de matière solide par litre d'eau exprimée des touffes:

S. cymbifolium	gr. 0,05 à 0,09
— *Girgensohnii*	0,07
— *rufescens*	0,08
— *amblyphyllum*	0,13

Remarques générales et conclusions

Il me paraît certain que, pour tout observateur qui a étudié attentivement et pendant un temps suffisant les rapports existants entre la nature chimique du terrain et la végétation bryologique, la conclusion s'impose que la présence ou l'absence des sels solubles du Ca exerce une influence indéniable sur la répartition de certaines espèces et sociétés de mousses. Il n'en est pas moins vrai que, même en faisant toutes réserves au sujet des erreurs d'observation possibles, la théorie de l'édaphisme chimique basée sur la seule influence du calcaire est insuffisante pour expliquer tous les faits relatifs à cette répartition. Les lois fondées sur les observations faites sur un territoire restreint, et qui paraissent bien établies dans ces limites, offrent, en effet, des exceptions de plus en plus nombreuses à mesure que s'étend le champ des observations, dans le sens vertical aussi bien que dans l'horizontal. C'est ce qui a fait dire à Bonnier que «toutes les plantes peuvent vivre sur tous les terrains, lorsqu'elles sont soustraites à la lutte pour l'existence». Mais, comme le dit Schimper (1898, p. 115), «c'est bien dans les propriétés chimiques du terrain qu'il faut chercher en première ligne la cause des différences que présentent les flores calcicole et silicicole, et c'est aussi ces mêmes propriétés qui pourront fournir la clef du fait énigmatique que la même plante se comporte différemment dans une contrée et dans une autre, en ce qui concerne la composition chimique du terrain.

La cause de ces différences dépend évidemment du fait qu'un individu adapté au substrat riche en calcaire, représente un organisme autrement constitué qu'un autre qui croît sur un substrat pauvre en calcaire ou privé de cet élément. Ces deux individus présentent, en effet, des propriétés physiologiques différentes et auront des écologies différentes aussi.

Il n'y a rien d'étonnant à ce que ces deux organismes végétaux se comportent différemment vis-à-vis des conditions extérieures, et ceci non seulement lorsque ces organismes appartiennent à des espèces différentes, mais aussi — et d'autant plus — s'ils sont plus prochement apparentés. Les conditions qui sont favorables à la forme calciphile d'une espèce, seront souvent moins favorables ou même nuisibles pour la forme calcifuge. Or les conditions extérieures changent d'une contrée à l'autre: dans une contrée ce sera la forme calciphile, dans l'autre la forme calcifuge qui sera la mieux adaptée à ces conditions, alors que, dans une troisième contrée, les deux formes pourront éventuellement se maintenir dans la lutte pour l'existence.

C'est ce qui explique qu'une seule et même espèce pourra pré-

senter, dans la première contrée, des formes calciphiles, des formes calcicoles dans la deuxième contrée, et, dans la troisième, des formes indifférentes.»

Ensuite des recherches modernes relatives à l'influence de la réaction (ionisation) du terrain sur la végétation, les questions relatives à l'édaphisme ont pris, comme je l'ai dit, pour les mousses aussi, une forme différente de ce qu'elle était précédemment. Les notions de calcifugie et calciphilie tendent de plus en plus à être remplacées par celles d'oxyphilie et de basiphilie.

Un autre fait de très grande importance, qui ne doit pas être perdu de vue, est celui de l'interdépendance des facteurs édaphiques entr'eux: les propriétés physiques et physicochimiques sont en relation étroite avec la composition chimique. Le climat local, si important pour la vie des microphytes en général, et des mousses en particulier, dépend, lui aussi, de ces propriétés. D'autre part, les facteurs climatiques et édaphiques peuvent se suppléer entr'eux, comme ils peuvent, suivant les cas, se renforcer ou s'affaiblir mutuellement.

Dans l'état actuel de nos connaissances, la conclusion qui paraît s'imposer, est que la répartition édaphique des espèces et sociétés de mousses n'est pas déterminée par un seul facteur d'ordre physique ou chimique, mais qu'elle résulte de l'action combinée d'un ensemble de facteurs coefficients, de différents ordres, qui, d'ailleurs, sont entr'eux dans une interdépendance souvent étroite.

Quant à l'importance plus ou moins grande de l'un ou de l'autre de ces facteurs, au point de vue de son action sur la répartition des espèces, il est probable qu'elle est variable suivant les cas, les facteurs d'ordre physique pouvant être prédominants dans certains cas, ceux d'ordre chimique dans d'autres. D'une manière générale, on peut dire que l'influence des conditions chimiques diminue au fur et à mesure qu'augmente l'importance des conditions physiques, et viceversa.

Pour les mousses calcifuges (à l'exception des sphaignes et des mousses fimicoles), les propriétés physiques du terrain sont sans doute prépondérantes, alors que, pour les calciphiles saxicoles, l'action élective du substrat est surtout de nature chimique.

Pour ce qui touche à l'action intime de ces facteurs sur l'organisme des mousses, je crois que la conclusion générale que tire V. M. Spalding (1909) des études faites sur les plantes désertiques, peut s'appliquer aussi aux mousses en général, et ceci dans toutes les stations. Avec lui, je concluerai que, pour chaque mousse qui maintient avec succès sa place dans un habitat quelconque, son pou-

voir d'endurance dépend d'une balance délicate dans la régularisation de ses différentes fonctions physiologiques: transpiration, pouvoir d'absorption, capacité du système conducteur, présence ou absence de tissus riches en réserves, etc., et, enfin, nous devons bien l'admettre, la possession de propriétés plasmatiques spéciales.

Facteurs biotiques

Conquête et défense du terrain

Pour qu'une mousse puisse s'établir sur un terrain quelconque, il faut qu'une spore ou une propagule [1] arrive sur ce terrain, et qu'elle y germe; puis que le protonema résultant de cette germination donne naissance à une plantule qui deviendra le gamétophyte, sur lequel se développera, dans la règle, le sporophyte, terme de l'évolution individuelle.

Pour le choix d'une station donnée, c'est la morphologie du gamétophyte qui importe surtout, et non pas celle du sporophyte. Dans la règle, les optima des facteurs climatiques (chaleur, etc.) sont les mêmes pour le gamétophyte et le sporophyte. Il y a cependant des exceptions: ainsi *Amphidium Mougeotii* fructifie de préférence sur le versant S des Alpes, *Thuidium abietinum* dans les contrées danubiennes orientales (Herzog 1926, p. 66).

En général, les mousses sont très souvent stériles loin de leur centre de répansion. Exemples: les thermophiles: *Dialytrichia*, *Pleurochaete*, *Pterogonium*, *Leptodon*, *Scorpiurium*, etc. et les psychrophiles: *Mnium hymenophylloides*, *Aulacomnium turgidum*, *Paludella*, *Calliergon sarmentosum*, etc.

Les conditions écologiques nécessaires pour que ces différentes phases de germination et de développement puissent s'accomplir, ne nous sont pas connues dans leur détail; ces conditions peuvent, d'ailleurs, être passablement différentes de celles qui rendent possible la vie de l'individu développé. Tout ce que nous pouvons dire, est que ces phénomènes ne peuvent s'accomplir que moyennant la réalisation d'une certaine combinaison des facteurs climatiques, édaphiques et biotiques, variable, du reste, suivant les exigences spécifiques et individuelles de la mousse.

En ce qui concerne la germination des spores, il paraît *a priori*

[1] En désignant sous ce nom tout organe propre à donner naissance à une nouvelle plantule par, ou sans, l'intermédiaire d'un protonema.

qu'il faut attribuer aux facteurs chaleur et humidité un rôle prépondérant. Pour le développement du protonema et de la jeune plantule, la lumière est certainement importante, ainsi que le démontre le phototropisme prononcé de ces organes [1] (D. Treboux, 1905).

Les spores des mousses ont elles besoin, comme celles de certaines autres cryptogames, d'une période de repos avant de pouvoir germer? Nous n'en savons rien. Il est possible aussi que l'exposition au gel est nécessaire pour la germination des spores de certaines espèces. De même, le rôle possible des ferments résultant de l'action vitale d'autres êtres vivants (bactéries, etc.) pour la germination des spores, le développement du protonema et celui de la jeune plantule, nous est inconnu.

Les spores des mousses sont préservées contre l'action nocive des bactéries et d'autres champignons, par les matières grasses (gouttelettes d'huile) qu'elles contiennent.

La faculté germinative de la spore est assez prolongée chez certaines espèces. Selon Schimper (1848), cette durée pourrait atteindre une cinquantaine d'années; allégation qui a été mise en doute par plusieurs auteurs modernes.

N. Malta (1922) indique que le pouvoir germinatif des spores des mousses en général diminue rapidement avec l'âge:

Age des spores: années	2	3	4	5	6	7
% des cas de germination	90	67	43	41	24	16

Les espèces dont les spores ont conservé ce pouvoir de germination le plus longtemps, sont:

16 ans: *Ceratodon purpureus*
13 ans: *Funaria hygrometrica*
12 ans: *Schistidium lineare*
11 ans: *Dicranum undulatum*, *Trichodon*
10 ans: *Encalypta vulgaris*
9 ans: *Weisia viridula*, *Dicranoweisia cirrata*, *Bryum Klinggraeffii*
8 ans: *Trematodon ambiguus*, *Pohlia bulbifera*, *Bryum purpurascens*, *Bryum alpinum*, *Polytrichum alpinum*
7 ans: *Bryum caespiticium*, *Polytrichum commune*
6 ans: *Distichium capillaceum*, *Desmatodon latifolius*, *Barbula unguiculata*, *Bryum inclinatum*, *B. oblongum*, *Fabronia pusilla*
5 ans: *Oncophorus virens*, *Didymodon rubellus*, *D. rigidulus*, *Tortula lingulata*, *T. subulata*, *Grimmia Mühlenbeckii*, *Orthotrichum speciosum*, *Tetraplodon pallidus*, *Leptobryum*, *Bryum pendulum*, *B. lacustre*, *B. bimum*, *Plagiothecium denticulatum*.

[1] J'ai déjà mentionné la disposition si remarquable que présentent certaines cellules du protonema chez Schistostega, véritable appareil dioptrique propre à réaliser le maximum d'utilisation possible de la lumière pour la fonction chlorophyllienne, par la condensation des rayons lumineux sur les chloroplastes situés au foyer.

Le pouvoir germinatif des spores des *Fissidens*, des *Dicranum* et des cleistocarpes, disparaît après un temps relativement court. Il en est de même pour les *Drepanocladus*, *Drepanium* et *Brachythecium*.

Le fait, fréquemment observé, de l'apparition presque soudaine d'espèces peu répandues ou rares, sur des terrains où certaines conditions écologiques ont été profondément modifiées: marais desséchés, talus éboulés, terres remaniées, etc., indique bien qu'en chaque localité et à chaque moment, des germes de postulants de toutes sortes sont présents, qui attendent patiemment la réalisation de la combinaison spéciale de conditions qui permettra leur développement.

Le protonema, issu de la spore, lorsqu'il se trouve dans des conditions défavorables, peut persister à l'état latent pendant un certain temps, jusqu'à ce que devienne possible la formation des plantules. C'est ce que l'on peut observer p. ex. pour le protonema du *Mnium punctatum*, à la surface nue de la pierre: les plantules ne se forment et ne se développent que lorsque la formation et l'accumulation de l'humus nécessaire ont été réalisées. Des faits analogues s'observent pour le protonema des *Splachnacées*, qui attend la maturation du substrat; ainsi que pour le *Diphyscium* et le *Pogonatum*.

Chez beaucoup de petites espèces annuelles (*Ephemerum* p. ex.) le protonema souterrain peut persister pendant plusieurs années et donner périodiquement naissance à des plantules après des temps de repos plus ou moins prolongés. C'est, avec leur petitesse, ce qui permet à ces mousses, dont la croissance est rapide, de conquérir le terrain et de se maintenir sur les sols cultivés, malgré la concurrence des phanérogames (Loeske 1910, p. 73).

Chez les mousses à protonema persistant pendant le développement du gamétophyte et du sporophyte, le protonema remplit la fonction assimilatrice pour les jeunes plantules, dont les feuilles, plus ou moins rudimentaires, sont insuffisantes.

Chez d'autres mousses, dont le protonema n'est pas persistant, c'est sur le feutre radiculaire que se développent les plantules lorsque les conditions favorables sont réalisées.

La vase et le limon exondés sont parfois envahis rapidement par *Pleuridium nitidum*, *Physcomitrella*, etc.

Les sols meubles, récemment remaniés ou éboulés: talus, ornières et bords des chemins peu fréquentés, etc. sont peuplés par un certain nombre d'espèces adventices telles que: *Dicranella varia*, *D. Schreberi*, *Barbula unguiculata*, *Trichodon*, *Fissidens bryoides*, *F. exilis*, *Leptobryum*, *Pohlia* sp., *Mniobryum* sp., etc. Sur le détritus des grès et de la molasse: *Dicranella rufescens*, *Barbula convoluta*, etc.

Les parois de la tourbe sont occupées par *Dicranella cerviculata* et *Campylopus turfaceus*.

Sur les excréments des bovidés, se développent de même des splachnacées.

Dans leurs tentatives d'occupation du terrain, les mousses ont à lutter contre un certain nombre de facteurs défavorables, dont les plus importants sont: l'instabilité du terrain, la concurrence des autres plantes phanérogames et cryptogames, puis, dans certains cas, l'action des animaux et de l'homme.

Très souvent, l'humus nécessaire pour que la mousse puisse s'établir sur un substrat solide: pierre, bois, écorce, est fourni par la décomposition de lichens ou d'algues qui l'y ont précédée. A son tour, la mousse sert de pionnier à la végétation phanérogamique qui s'établit dans les touffes et coussinets.

Dans beaucoup de cas, les mousses sont les premiers pionniers de la vie végétale, et doivent se créer elles-mêmes le terrain propre à leur développement, en agissant comme des collecteurs et formateurs de l'humus nécessaire. Ceci est le cas, p. ex., pour la plupart des mousses saxicoles chasmophytes.

L'humus que collectionnent les mousses, peut être du reste d'origine éolienne (poussière) (mousses saxicoles et arboricoles) ou alluvionale (mousses amphibies ou aquatiques).

Beaucoup de mousses remplissent un rôle actif pour la consolidation et la fixation des terrains instables ou mobiles: sables, limons, graviers, etc. C'est le cas, dans les zones élevées, pour les pionniers de la végétation: *Pohlia* sp., *Polytrichum* sp., *Anthelia*, etc. qui luttent continuellement contre la solifluction. Il en est de même pour les mousses ripariales. Les touffes agissent à la manière de cribles, qui retiennent les particules fines et les accumulent à leur base, où elles sont ensuite fixées par le développement d'un feutre radiculaire serré. Exemples: *Hyophila riparia*, *Hymenostylium* fo. *riparia*, etc.

Ces mousses se défendent contre l'enlisement alluvional ou éolien par une formation active de bourgeons et de pousses bulbiformes chez les espèces arénicoles et sur la vase, le limon, etc.; d'autres (*Philonotis*, *Bryum*, *Pohlia* spp.) luttent par la formation d'innovations grêles, qui s'allongent avec rapidité.

Certaines espèces jouent un rôle important pour la fixation des dunes littorales et fluviales; ce sont principalement: *Tortula ruralis*, *T. ruraliformis*, *Tortella inclinata*, *Bryum caespiticium*, *Rhacomitrium*

canescens, *Camptothecium lutescens*, *Brachythecium albicans*, *Hypnum cupressiforme*, *Rhytidium rugosum*, *Hylocomium triquetrum*, etc.[1]

Les sables et graviers à proximité des glaciers sont peuplés par *Barbula convoluta*, *Tortella inclinata*, etc., et, dans les zones élevés, par *Bryum* spp. (*cirratum*, *Blindii*, etc.).

Les sables et graviers à proximité des glaciers, sont peuplés par *Aongstroemia*, *Bryum* spp. *Rhacomitrium canescens*, *lanuginosum*, *Pohlia* sp., etc. etc.

Une fois le terrain occupé, il s'agit, pour la mousse, de se préserver contre l'arrachement du support, soit par le vent, soit par l'eau ruisselante ou courante, soit enfin par la désaggrégation du substrat.

Ce but est atteint souvent par la croissance en touffes serrées (formes haut-alpines compactes: *Oreas*, etc.), le développement du feutre radiculaire (*Philonotis Tomentella*), ou de radicelles pénétrant profondément dans les interstices et les fentes du substrat (mousses saxicoles: *Arctoa*, *Seligeria* sp., etc.).

Les mousses tuficoles incrustées (*Hymenostylium*, *Didymodon tophaceus*, *Eucladium*, etc.) sont défendues contre l'arrachement par une véritable pétrification.

Il va de soi que la croissance en touffes serrées représente aussi une disposition protectrice contre l'envahissement par d'autres végétaux. Certaines espèces paraissent spécialement adaptées au commensalisme: ainsi *Myurella julacea* et *apiculata* dans les touffes de *Distichium capillaceum*, *Pohlia sphagnicola* et *Odontoschisma sphagni* dans celles des *Sphaignes*, etc.

On sait que la rapidité de croissance et de développement est un facteur qui peut favoriser l'établissement et la répansion d'une espèce végétale au détriment d'autres à croissance plus lente. En général, la croissance et le développement des mousses sont notablement plus lents que pour les phanérogames; ce qui fait que les mousses ont souvent le dessous dans la concurrence avec celles-ci; par contre, une fois le terrain occupé, les mousses le défendent efficacement par leur croissance en touffes serrées.

La formation d'un feutre radiculaire abondant est aussi un moyen efficace de défense contre l'envahissement par d'autres végé-

---

[1] Les rejets traçants du *Polytrichum piliferum* remplissent, dans la Campine anversoise, le même rôle que ceux du *Carex arenacea* pour la fixation des dunes de sable.

Des rejets feuillés se retrouvent, très développés, chez certains *Mnium* (*rostratum*, *cuspidatum*, *affine*) et représentent un moyen efficace d'occupation du terrain.

taux: les touffes très feutrées forment, dans la règle, des colonies très pures.

W. Höhn (1917) a observé que les jeunes plantes de *Betula nana*, qui poussent sur les touffes de sphaignes, dans les tourbières, sont étouffées lorsqu'elles ne peuvent croître assez rapidement (25 mm. environ par année).

Relativement au mode de croissance des colonies spécifiques, Herzog (1926, p. 39), distingue les modes suivants:

A. Mousses solitaires, toujours isolées (*Rhodobryum* esp. exotiques).

B. Mousses en colonies:

a) en troupes ou troupeaux: *Phascum*, *Ephemerum*, *Pottia*, *Physcomitrium*, *Bryum* sp., *Pogonatum*, *Aloina*, etc.,

b) gazons courts: *Trichostomacées*, *Weisiacées*, etc.,

c) gazons élevés: non feutrés, feutrés,

d) coussins et coussinets: *Orthotrichum*, *Grimmia*, *Dicranoweisia crispula*, etc.,

e) couvertures (planes et continues): *Hypnum cupressiforme*, *Plagiothecium* sp. etc.,

f) tapis (tige fixée au substrat): *Rhynchostegium murale*, *Leskea nervosa*, *Amblystegium serpens*, etc.,

g) feutre plus ou moins serré, en plusieurs étages: *Hylocomium*, *Eurynchium striatum*, etc.,

h) toisons suspendues: mousses épiphytes exotiques.

Les moyens de défense dont disposent les mousses contre les bactéries nous sont inconnus: on peut supposer que les huiles essentielles que contiennent les tissus de certaines espèces (*Anomodon viticulosus*, *Tortella tortuosa*, *Diphyscium*, *Hépatiques frondeuses*, etc.) exercent une action protectrice: il en est de même du sphagnol.

Parmi les champignons, on connaît certaines espèces qui sont capables de vivre en parasites sur les mousses; tels par exemple le *Cladosporium herbarum* Link dans la capsule de *Buxbaumia indusiata* (Györffy, Bryologist, 1911), le *Sphaerulina muscicola* Pat. sur celle d'un *Rhacomitrium* (Denys Cruchet), le *Typhula muscicola* Pers. qui, d'après mes observations, s'attaque aux fleurs ♀ du *Plagiothecium Rutheanum*, *Tilletia sphagni* Naw. dans les capsules des sphaignes.

Les symbioses avec les champignons supérieurs sont nombreuses et fréquentes chez les mousses: comme exemple, je citerai les hyménomycètes muscicoles: *Galera mniophila* (Lasch), habitant avec *Mnium undulatum*, *M. stellare*, *M. hornum*, *Bryum roseum*, etc.; puis *Galera hypnorum* (Karst) et *Leptoglossum muscigenum* (Bull) avec diverses Hypnacées, *Hypholoma polytrichi* (Fr.) et *Derminus hypni* Batsch. dans les touffes de *Polytrichum*, et, enfin, la symbiose

presque constante du *Tulostoma mammosum* (Fr.) avec le *Syntrichia ruraliformis.*

Dans un travail intitulé «Deux cas de symbiose chez les Mousses» (Bulletin Soc. Murithienne 1900, p. 117), j'ai constaté la présence constante d'un *Mycorrhiza* ectotrope chez différentes espèces de *Polytrichum (formosum, commune*, etc.). Ce mycorrhiza a été contaté depuis chez *Diphyscium, Mnium hornum* et chez certaines Hépatiques à thalle. Il paraît fort probable que, comme pour les phanérogames, il joue un rôle actif pour l'élaboration et l'absorption par les rhizoïdes des substances azotées de l'humus.

Les cas de symbiose des mousses avec les algues ne sont probablement pas rares. J'ai signalé déjà le commensalisme de nostocacées avec le *Crossidium* (Amann 1900) et ai observé, à plusieurs reprises, la présence de chlorophycées filamenteuses à l'intérieur des fleurs ♂du *Polytrichum juniperinum* var. *Hoppei* dans la zone alpine (Grand St-Bernard, 2500 m.). Il est probable que ce commensalisme présente, pour les anthéridies, l'avantage de les préserver dans une certaine mesure contre la dessication.

Les algues cyanophycées envahissent souvent les touffes des mousses amphibies et aquatiques et peuvent les faire périr. Dans les eaux gypseuses, les algues dégageant H_2S excluent les mousses.

Ce sont surtout les sphaignes qui abritent des représentants de la plupart des familles d'algues: *Chlorophycées, Cyanophycées, Flagellatae, Peridineae, Tetrasporales, Protococcales, Desmidiacées, Oedogoniées, Baccilariées, Rhodophycées*, etc. (algues sphagnophiles de Magdeburg (1925).[1]

Le développement des algues peut parfois entraîner le dépérissement et la mort des sphaignes. Il en est de même pour les mousses saxicoles qui, souvent, ont à lutter contre l'envahissement des algues gélatineuses *(Hormosiphon*, etc.).

La concurrence vitale des lichens est fort importante pour les mousses. C'est le cas, en particulier, sur le tronc des arbres, sur les murs, où elles ont à lutter contre l'envahissement des *Parmelia conspersa, P. saxatilis, P. olivacea, P. perlata, P. centrifuga, Pertusaria* spp., *Synechoblastus flaccidus*, etc.; sur les roches achaliciques, ce sont surtout *Gasparinia elegans* et *Rhizocarpon geographicum.* Dans la toundra, il y a, dans la règle, une lutte incessante et un équilibre instable entre mousses et lichens *(Ochrolechia tartarea, Cetraria* spp., etc.). Très agressifs pour les *Grimmia* saxicoles sont

[1] Cedergreen (Arkiv f. Botan. etc., 1913), distingue un *sphagnetum desmidiosum* et un *sphagnetum naviculoides* à grandes diatomées naviculoides.

Parmelia molliuscula et *Amphiloma lanuginosum*, souvent avec *Cladonia* spp., *Icmadophila*, etc.

Dans les sagnes et les marais qui se dessèchent, les sphaignes se recouvrent d'une croûte blanche d'*Ochrolechia tartarea* (L) *(O. pallescens* dans les Alpes), qui les tue.

Les «bosses» que forment les phaignes sont parfois détruites aussi par *Icmadophila icmadophilus* Naegeli.

A propos des lichens, je dois encore mentionner la symbiose habituelle des *Brachythecium trachypodium* et *B. Payotianum* avec *Amphiloma lanuginosum* D. C.

La symbiose des mousses avec les hépatiques est des plus fréquente: elle dégénère assez rarement en lutte pour l'occupation du terrain. Cependant les *Anthelia* et *Gymnomitrium* à l'étage nival de la zone alpine, en recouvrant le sol et le roc d'une couche gélatineuse continue, empêchent souvent la croissance d'autres mousses. Bon nombre d'hépatiques (appartenant principalement aux genres *Lophozia*, *Lophocolea*, *Cephalozia*, *Cephaloziella*, etc.) vivent constamment dans les touffes de mousses.

Enfin, les mousses ont à disputer le terrain aux plantes phanérogames, leurs principales concurrentes, qui, par leur croissance rapide et leur taille élevée, l'emportent en général, dans la lutte et ne laissent aux mousses que certaines stations particulières où celles-ci sont à l'abri de cette concurrence.

Dans la règle, les mousses ne peuvent s'établir dans les sociétés fermées des phanérogames que lorsqu'elles occupent un étage inférieur et que la lumière qui leur parvient est suffisante.

Dans la zone alpine, les mousses peuvent supporter et vaincre la concurrence des phanérogames sur les supports très secs, sur ceux recouverts d'une couche de détritus très mince, puis sur les terrains où la protection hivernale par la neige fait défaut, ainsi que sur ceux où la neige persiste longtemps au printemps et en été.

Eu égard à la concurrence des phanérogames, les stations des mousses, dans les zones élevées, peuvent, selon KOTILAINEN (1924) être classées comme suit:

I. Stations où les phanérogames forment un revêtement continu:

A. forêts, taillis, prairies: stations fraîches, où l'eau s'écoule rapidement. Couche de détritus épaisse,

B. taillis et prairies: détritus épais; stations humides où l'eau séjourne souvent et forme des marécages,

C. prédominance des rochers:

1° stations sèches avec détritus épais, arbustes,
2° stations fraîches avec détritus épais, arbustes,
3° stations humides avec détritus épais, herbes.

II. Les phanérogames forment un tapis interrompu, avec des lacunes:
A. arbres, arbustes, prairies,
B. prairie interrompue seule:
1° stations fraîches à détritus mince: prédominance des mousses,
2° stations sèches à détritus mince,
3° stations humides à détritus épais,
4° stations fraîches à détritus épais,
5° stations sèches à détritus épais.

III. Les phanérogames font à peu près complètement défaut:
A. stations inondées périodiquement par l'eau courante:
1° graviers avec détritus grossier,
2° stations avec détritus fin,
3° stations pierreuses,
B. surfaces rocheuses presque sans détritus:
1° surfaces arrosées ou irriguées,
2° surfaces sèches (prédominance des lichens),
C. cryptes et cavités,
D. troncs d'arbres plus ou moins pourris,
E. fumier et restes animaux.

Contre les attaques des animaux aussi (insectes, mollusques, et autres), les mousses paraissent pourvues de certains moyens de défense. On a considéré comme tels les bords épaissis et épineux de certains *Mnium*, *Polytrichum*, etc. contre la dent des limaces et escargots. Le contenu assez considérable en tannin de beaucoup de mousses a probablement un effet protecteur, de même que le sphagnol des sphaignes et autres mousses aquatiques. Selon Franée (Hedwigia 1921, p. 163), les escargots s'attaquent aux capsules des *Buxbaumia*, aux jeunes sporogones du *Brachythecium velutinum*, aux fleurs de *Mnium stellare* et *punctatum*, et aux bourgeons terminaux des *Bryum* et *Mnium*, organes riches en matières nutritives: sucre, graisse, etc.

Les mousses, pas plus que les fougères ni les prêles, ne sont broutées par les ruminants (il paraît cependant que la mousse et les lichens sont broutées en hiver par les chamois).

Les cas de symbiose des mousses avec les animaux inférieurs sont probablement fréquents. Dans les touffes de mousse humides, vivent des *Schizophytes*, *Rhizopodes*, *Nématodes*, *Rotatoires*, *Oligochètes*. Un nématode, le *Tylenchus Davainii* Bastian (et peut-être d'autres espèces encore), produisent des galles sur certaines mousses (*Leucodon*, *Anomodon*, etc.) (Pl. XV 3).[1] La corrugation de certains *Brachythecium* alpins (*B. tauriscorum* p. ex.) paraît être plutôt en

[1] Schiffner: «Neue Mitteilungen über Nematoden-Gallen an Laubmoosen» (Hedwigia 1906, p. 159—172).

relation avec la présence de certaines algues cyanophycées et chlorophycées.

Il paraît probable, enfin, que pour certaines mousses aquatiques, les courants produits par les vorticelles peuvent contribuer au transport des spermatozoïdes. Ce transport sur la fleur ♁ peut être effectué aussi par des mollusques.

Les mousses ripicoles et celles hydrophiles et aquatiques des cours d'eau, habitées par de nombreuses larves de Diptères bryophiles, d'Ephémérides phytophages et carnassières, ainsi que par des mollusques et crevettes d'eau douce *(Gammarus)*, qui servent de nourriture aux poissons, ont une importance considérable pour la pisciculture. (Léger, L. «La physionomie biologique des cours d'eau de montagne». Actes Soc. helvét. Sc. nat. 1925.)

L'adaptation aux conditions créées par l'intervention humaine s'observe chez certaines mousses qui apparaissent et disparaissent périodiquement suivant les changements amenés par cette action. Je rappellerai ici l'exemple des mousses messicoles cité plus haut, puis celui mentionné par Douin (Rev. bryol. 1906, p. 65): «Si l'on nettoie les talus des fossés boisés d'une route, aussitôt les hépatiques arrivent, se développent en grande quantité pendant plusieurs années; finalement, elles sont ensuite étouffées par les mousses et les plantes vasculaires. Alors elles attendent patiemment le retour du cantonnier pour se développer à nouveau . . .»

A propos des mousses messicoles annuelles, des champs et des prairies, il faut remarquer qu'elles ont besoin de stations abritées en été par la végétation et découvertes en hiver et au printemps.

La disparition, par l'intensification de la culture, la fumure, etc., des vieux gazons moussus, dans lesquels nichent de préférence les bourdons, ayant amené, chez nous, la raréfaction de ces insectes, agents principaux de la pollinisation du trèfle, il est devenu nécessaire de créer, par voie de sélection, de nouvelles sortes de trèfle (apitrèfle) susceptibles d'être visitées et fécondées par les abeilles.

Durée de la vie des Mousses

Il y a lieu de distinguer entre l'âge de l'individu et celui de la colonie, celle-ci pouvant persister longtemps en se déplaçant et changeant de lieu dans la station, alors que les individus meurent et disparaissent.

La durée d'existence des colonies dépend tout naturellement de celle du substrat. Les espèces vivant sur des substrats peu stables, sont fugaces et ont une existence relativement brève.

Telles sont, par exemple, les mousses qui peuplent les terrains meubles: *Dicranella varia*, *D. rufescens*, *Fissidens exilis*, *Mniobryum* sp., *Buxbaumia aphylla* (sur la tourbe finement divisée), etc.

Les petites mousses prairiales, surtout dans la zone alpine, ont un caractère très fugace.

Il en est de même des associations des rives temporairement exondées des marais, étangs, lacs, etc. (*Ephemerella*, *Physcomitrella*, *Physcomitrium* sp. *Trematodon ambiguus*, etc.).

Les colonies arboricoles disparaissent avec l'arbre qui les porte; les silvicoles avec la forêt qui les abrite.

La flore des murs se modifie et change avec l'état du mur. Celle des rochers est plus stable lorsque les conditions générales ne changent pas d'autre part (Amann 1922).

Les espèces annuelles sont relativement peu nombreuses chez les mousses: ce sont de petites formes steppiques ou messicoles, la plupart cleistocarpes minuscules, puis certains *Physcomitrium*, *Funaria*, *Amblyodon*, *Discelium*, etc. La plupart persistent pendant un certain temps, à l'état d'attente, par leur protonema. Chez les espèces habitant les stations couvertes en été par les phanérogames, la maturité du sporogone a lieu en hiver ou au premier printemps, alors qu'elles sont découvertes et que les conditions d'humidité sont favorables. Les mousses annuelles messicoles sont ainsi adaptées aux conditions spéciales des cultures remaniées par le labour ou le sarclage à époques fixes.

Les splachnacées annuelles persistent à l'état de protonema pendant assez longtemps sur leur substrat spécial et ne se développent que lorsqu'il a atteint l'état de maturité nécessaire, pour disparaître ensuite. *Splachnum sphaericum* ne fructifie que la deuxième année après la colonisation (Bryhn 1897).

Selon Molendo (1875, p. 89), le *Barbula flavipes* est bisannuel ou trisannuel, en ce sens qu'il ne développe son sporophyte que tous les deux ou trois ans. Le même phénomène est présenté sans doute par d'autres espèces encore.

L'âge auquel les mousses persistantes peuvent atteindre dans des conditions favorables, lorsque aucune cause fortuite ne vient limiter leur existence, est très différent suivant les espèces. Alors que beaucoup semblent ne durer que quelques années, d'autres peuvent persister durant un temps très long.

Dans beaucoup de cas, comme le terrain est, en général, peu modifié par la vie de la mousse, l'existence de celle-ci peut se pro-

longer très longtemps si elle n'est pas interrompue par des causes accidentelles. Les touffes de mousses profondes et étendues que l'on observe dans certaines stations privilégiées de la zone alpine, en sont des exemples; elles peuvent se perpétuer durant plusieurs siècles.

Voici, à ce sujet, quelques observations que j'ai eu l'occasion de faire:

Dicranum falcatum dans les creux à neige, au Col de Fenêtre (2500—2600 mètres): les touffes hautes de 7 à 8 cm., enterrées jusqu'au sommet dans le terreau apporté par les inondations périodiques, présentent une cinquantaine d'innovations annuelles encore visibles.

Bryum capillare, sur la moraine du glacier du Trient (1700 m.), touffes de 6 cm. de profondeur, vieilles de 14 ans (14 séries d'innovations annuelles).

Bryum ventricosum, même localité, touffes de 16 ans.

Grimmia subsulcata sur la protogine, près la cabane C. A. S. du Mountet (3000 m. environ), touffes gazonnantes, circulaires, ou en arc de cercle, rayon 10 cm., accroissement annuel 5 mm. env., âge 20 ans env. La partie centrale meurt et disparaît; les parties périphériques persistent à l'état vivant sur 2 cm. environ de largeur, soit 4 années.

Beaucoup de colonies de mousses habitant les forêts des Alpes sont aussi vieilles que ces forêts: or celles-ci peuvent devenir plusieurs fois séculaires. Les individus eux-mêmes peuvent arriver à un âge avancé: c'est ainsi que dans les forêts de Solalex et de Pont de Nant (Alpes de Bex) j'ai observé des touffes d'*Hylocomium splendens*, qui présentaient encore jusqu'à 80 innovations annuelles; les 2 ou 3 dernières vivantes.

L'origine des colonies des marais et des tourbières peut, dans certains cas, remonter à l'époque postglaciaire (Lindberg: Revue bryologique 1886, p. 55). D'autre part, les mousses incrustées de tuf calcaire forment, avec le temps, en se pétrifiant, des épaisseurs de roche parfois très considérables.

Pour *Hymenostylium curvirostre*, l'une des principales de ces mousses tufigènes, j'ai observé, à la Barma de Conche, sur Anzeidaz (2000 m. env.), que la croissance (allongement) annuelle est d'environ 2 à 5 mm., en moyenne. La profondeur des touffes actuellement vivantes est de 5 cm. environ, ce qui correspond à un âge de 10 à 25 ans. L'épaisseur des masses de tuf formées par incrustation des touffes était d'autre part de 50 à 60 cm. dans cette localité.

Moyens de dispersion et de répansion

Les mousses peuvent se reproduire par des spores, résultat de la génération sexuée, ou bien par voie asexuée, au moyen d'organes spéciaux: gemmules, propagules, etc., et enfin, pour certaines espèces, par des parties ou fragments du gamétophyte ou du sporophyte, de-

puis le protonema jusqu'au sporogone et à ses dépendances (coiffe, pédicelle, etc.), tous ces organes pouvant, le cas échéant, donner naissance à un protonema sécondaire.[1]

Cette multiplicité des moyens de reproduction est l'une des causes principales de la dispersion et de la répansion remarquables de ces cryptogames: on pourrait presque dire de leur ubiquité.

Le facteur le plus utile pour la répansion des mousses est certainement l'exiguité et la légèreté de leurs spores: comme le remarque Loeske (1910) les mousses les plus répandues sont celles qui ont les spores les plus petites. La quantité et la masse de ces organes est d'ailleurs très variable suivant les genres et les espèces: parmi les mousses européennes, c'est chez *Archidium* qu'elles atteignent leur volume maximum et leur nombre minimum: 16 à 20 (diam. 100 à 200 μ). Chez *Ephemerum*, il y a 50 à 100 spores (60 à 80 μ diam.). Chez les *Polytrichum*, où leur diamètre est réduit à 8 à 15 μ, leur quantité par capsule se chiffre par milliards.

Le poids spécifique des spores est, grâce à leur contenu en matière grasse, un peu inférieur en général à celui de l'eau.

Ce n'est pas ici le lieu d'examiner en détail et d'analyser les dispositions au moyen desquelles l'émission des spores est réalisée et régularisée: il suffira de les passer rapidement en revue.

Au point de vue biologique, on peut distinguer deux types principaux quant au mode de déhiscence du sporogone à sa maturité. Cette déhiscence a lieu par *hydrodyscrasie* ou par *hydrosyncrasie*, c'est-à-dire qu'elle est déterminée, soit par l'action de la sécheresse, soit par celle de l'humidité. Pour la plupart des espèces européennes, c'est l'alternance de ces deux facteurs qui provoque la déhiscence.

Les cas de déhiscence par hydrosyncrasie ne s'observent, en Europe, que chez certains types désertiques: ils paraissent plus fréquents chez les mousses des régions tropicales.

Dans la règle, c'est l'action de l'humidité qui fait jouer les dispositifs mécaniques produisant la déhiscence du sporogone par l'effet des tensions inégales amenant la rupture de tissus spéciaux.

---

[1] Voir à ce sujet, l'ouvrage classique de C. Correns (1899). Les données statistiques de Correns relatives aux espèces propagulifères, montrent que celles-ci représentent:

pour les espèces synoïques 2,7 %
monoïques 10,9 %
dioïques 86,4 %

Pour le territoire de la Flore de Rabenhorst (Allemagne, Autriche, Suisse), les espèces propagulifères représentent le 12 % du nombre total.

Appareil pour l'émission des spores

Cet appareil remplit les fonctions suivantes:

a) il provoque la déhiscence de la capsule lorsque les spores ont atteint la maturité;

b) il détermine la sortie des spores par petites quantités à la fois, et seulement lorsque les conditions d'humidité et de sécheresse sont réalisées;

c) il protège les spores encore renfermées dans la capsule contre l'humectation par l'eau liquide, en empêchant celle-ci de pénétrer dans la capsule.

En ce qui concerne la déhiscence de la capsule, on peut distinguer, chez les mousses, trois types principaux:

1° *type des Andreaeacées:* la capsule s'ouvre à la maturité en quatre valves longitudinales réunies à leur sommet et à leur base, s'écartant par la sécheresse et se rapprochant par l'humidité (comme chez certaines hépatiques);

2° *type des schizocarpes:* la capsule s'ouvre d'une manière irrégulière:

α) par *rhexocarpie* (Loeske 1910, p. 76), comme chez les sphaignes et *Physcomitrella patens,* où la sécheresse détermine une contraction de la paroi capsulaire (qui devient en même temps imperméable à l'air) et une diminution de volume, d'où résulte une compression de l'air à l'intérieur (pouvant atteindre, selon Diems, 3 à 5 atmosphères), ce qui amène la déhiscence soudaine et explosive de la capsule. Cette explosion n'a lieu, selon Nawaschin, que par un temps sec;

β) par *schizocarpie:* la déhiscence du sporogone a lieu soit par la rupture irrégulière de la paroi capsulaire, due à des différences de tension dans des parties différentes de cette paroi (chez *Phascum* sp., il se forme, selon Goebel, des perforations à la base de la capsule), soit par *cleistocarpie*, c.-à-d. par la décomposition graduelle de la paroi capsulaire sous l'action des facteurs atmosphériques.

Dans certains cas, le sporogone peut se détacher du gamétophyte alors qu'il est encore fermé *(rhéxochaetie* de Loeske l. c., p. 77). Ex. *Hymenostomum Meylani.*

3° Chez les mousses *stégocarpes*, où la capsule présente un opercule différencié, elle s'ouvre par la chûte de celui-ci. Jusqu'à sa maturité, la capsule est protégée, en général, contre la dessication par la coiffe, qui, dans certains genres *(Funaria, Physcomitrium)*, présente un tissu aquifère; elle a une structure d'autant plus

solide qu'il y a plus de danger de dessication pour le jeune sporogone (GOEBEL: Organographie II, p. 885).

Chez *Polytrichum*, *Orthotrichum*, *Ulota*, etc., la coiffe pileuse facilite l'enlèvement de l'opercule par le vent (LORCH: *Hedwigia* 1920, p. 347).

La suppléance du péristome par la calyptra s'observe, p. ex., chez *Encalypta rhabdocarpa* fo. *gymnostoma* (B. H. No. 104, 1, 9), chez laquelle j'ai vu que la plupart des capsules étaient complètement vides de spores quoique encore recouvertes par la coiffe. La sporose a lieu, ici, avant l'enlèvement de celle-ci, longtemps persistante. A la maturité du sporange, l'opercule, qui se détache de l'urne, reste fixé par son bec à l'intérieur de la calyptra. Celle-ci adhère plus ou moins, par le bord incurvé de sa base, au col du sporange. Par suite du plissement de la capsule et de sa contraction périphérique par la sécheresse, entraînant une réduction d'environ 32 % pour son diamètre et 45 % pour son volume, la masse des spores est exprimée à l'intérieur de la coiffe. Les spores sortent peu à peu de celle-ci par sa base, qui présente des fentes longitudinales s'écartant par la sécheresse et se fermant par l'humidité. La coiffe paraît, dans ce cas, remplir, dans une certaine mesure, en l'absence du péristome, le rôle d'organe régulateur de la sporose.

Le détachement de l'opercule s'effectue de deux façons différentes: ou bien par le moyen d'un tissu spécial différencié et formant un anneau compris entre la membrane de l'exothecium et celle de l'opercule; ou bien sans anneau. PFAEHLER (1904 l. c., p. 6) remarque que l'anneau n'est présent que chez les mousses où les tissus cellulaires de l'exothecium et de l'opercule sont composés d'éléments cellulaires analogues; il fait défaut dans le cas où ces tissus sont composés d'éléments très différents.

Dans l'un et l'autre cas, c'est par l'action de l'eau sur les cellules annulaires ou sur celles non différenciées, mais remplissant le même rôle biologique, que se produit la séparation de l'opercule et de la capsule.

A la maturité, ces cellules contiennent, dans la règle, un mucilage capable de se gonfler fortement par adsorption d'eau; ce qui amène la rupture du tissu annulaire.[1]

La déhiscence des capsules munies d'un anneau peut d'autre part se produire par *hydrosyncrasie* ou par *hydrodyscrasie*. Dans le premier cas, le mucilage des cellules de l'anneau, en se gonflant par l'humidité, dilate ces cellules et produit une tension qui amène la rupture.

Dans le deuxième cas, ce mucilage, retenant, lors de la dessication, l'eau qu'il contient, les cellules de l'anneau restent dilatées alors

[1] On observe que les parois externes de ces cellules ne sont pas cuticularisées; ou, si elles le sont, que la cuticule présente des solutions de continuité qui rend ce tissu perméable à l'eau.

que les tissus adjacents se contractent par la sécheresse; ce qui entraîne la rupture.

La contraction du tissu de l'opercule, lui-même, peut du reste suffire à amener la séparation lorsque son rebord est épaissi en bourrelet rigide *(Physcomitrium)*. Celui-ci, par la contraction de ses tissus, se recourbe en forme de ∞ et se détache de la capsule.

L'opercule, une fois séparé de l'urne, tombe ou bien reste supporté par la columelle. Dans ce cas de *stylostégie,* l'opercule peut continuer à fonctionner comme organe régulateur et protecteur pour la sporose.

Les dispositions propres à régler la sortie des spores, que présentent les mousses, sont très variées. Ici aussi, nous retrouvons les deux types biologiques hydrosyncrasique et hydrodyscrasique, suivant que l'émission des spores est facilitée ou empêchée par l'humidité. Dans la très grande majorité des cas, nous avons affaire, chez les mousses européennes, à une émission hydrodyscrasique.

Il est remarquable que les mousses aquatiques présentent, elles aussi, les mêmes dispositions que les mousses aériennes, et que, comme celles-ci, elles sont adaptées à une émission des spores favorisée par la sécheresse. Chez un certain nombre d'espèce aquatiques, la fécondation de l'archégone, la maturation du sporogone et la sporose paraissent n'avoir lieu que lorsque ces mousses se trouvent placées dans des conditions d'exondation périodique ou accidentelle. C'est le cas, p. ex., pour *Schistidium rivulare* des torrents alpins, qui mûrit la capsule en hiver, alors que, par suite des basses eaux et de la congélation, ses stations sont exondées et desséchées.

Pour d'autres mousses aquatiques, comme *Fissidens Mildeanus*, *F. crassipes* var. *lacustris*, etc., ces périodes d'exondation peuvent, dans certains cas, être très espacées, parfois même de plusieurs années.

Chez *Octodiceras*, les capsules se détachent et sont transportées par l'eau courante: elles s'ouvrent lorsqu'elles sont arrivées sur un substrat sec.

Ce fait biologique de la non-adaptation du sporophyte à l'habitat aquatique, en ce qui concerne la sporose, confirme la supposition que les mousses aquatiques sont dérivées des mousses aériennes.

La capsule n'est du reste pas le seul organe à considérer pour la sporose. Chez les espèces à capsule sessile, ou à seta très court, le périchèze joue un certain rôle pour cette fonction, d'abord comme organe protecteur du sporophyte, en favorisant la formation de membranes capillaires empêchant la pénétration de l'eau liquide dans la capsule, puis, dans certains cas, comme appareil régularisateur hygroscopique de l'émission des spores. Pfaehler (l. c.) a signalé ce rôle des feuilles périchétiales chez *Orthotrichum diaphanum;* il s'observe aussi chez les *Grimmia, Schistidium, Hedwigia,* etc. où les

feuilles périchétiales portent un long poil et recouvrent ou dégagent la capsule suivant les alternatives d'humectation ou de dessication.

Le pédicelle, lui aussi, a une importance notable pour la sporose: d'abord, par sa longueur, il expose la capsule qu'il porte à l'action du vent; il transmet à celle-ci les ébranlements et secousses dus aux insectes, aux gouttes de pluie, etc.; par ses flexions, torsions et détorsions hygroscopiques, il fait varier l'orientation de l'orifice capsulaire *(Funaria hygrometrica)*. Il détermine, enfin, la position de la capsule dressée, inclinée, nutante ou pendante, position qui est susceptible de varier, dans une certaine mesure, suivant l'état hygroscopique de l'atmosphère: l'inclinaison sur l'horizontale augmente avec l'humidité *(Bryum, Pohlia, Timmia, Mnium*, etc.). Chez *Campylosteleum saxicola, Seligeria recurvata*, etc., à seta recourbé, celui-ci se redresse par la sécheresse, lorsque la capsule est tout à fait mûre, et se recourbe par l'humidité.[1]

La coiffe peut intervenir activement, elle aussi, dans l'émission des spores, lorsqu'elle est longuement persistante, comme p. ex. chez *Pyramidula, Calymperes megamitrium* C. M., où le péristome fait défaut (Dusen: *Musci Cameruniae*, p. 31); dans ce cas, elle présente, à sa base, des ouvertures latérales qui deviennent béantes par la dessication et par où s'échappent les spores. J'ai observé la même suppléance au péristome par la coiffe longuement persistante, chez *Encalypta rhabdocarpa* fo. *gymnostoma* (expl. de Provence), chez qui la calyptra paraît remplir, dans une certaine mesure, comme je l'ai dit plus haut, le rôle d'organe régulateur de la sporose.

Enfin, l'opercule fonctionne comme organe régulateur de la sporose dans le cas où il est systile, c.-à-d. persistant et restant attaché à la columelle. Il obture dans ce cas l'orifice, qui ne devient libre que lorsque la rétraction de la paroi capsulaire écarte le rebord de celle-ci de l'opercule: la columelle supportant ce dernier ne s'allongeant et ne se rétractant que très peu. Ex.: *Hymenostylium, Pottia Heimii, Desmatodon systylius, Stylostegium.*

Il va de soi que c'est l'urne avec ses différentes parties: orifice, péristome, anneau, exothecium, columelle, sac sporifère, filaments assimilateurs, etc. qui joue le rôle principal pour l'émission des spores et sa régularisation.

La masse pulvérulente des spores mûres doit être rapprochée de l'orifice lorsque les conditions hygrométriques sont favorables,

[1] Sur le rôle du seta, voir W. Lorch: «Die Torsionen der Laubmoosseta» (Hedwigia 1920). Mais cet auteur veut avoir fait des expériences et des mesures avec le seta du *Geheebia cataractarum (Didymodon giganteus)* dont le sporophyte est encore inconnu!

éloignée dans le cas contraire. Ceci est réalisé par les rétractions et allongements, contractions et dilatations de la paroi capsulaire par l'humidité et la sécheresse. Ces mouvements ont aussi pour effet de désaggréger la masse des spores et d'empêcher qu'elles ne s'agglomèrent. La columelle, lorsqu'elle est persistante (chez *Climacium* p. ex.), variant peu de longueur et de volume, contribue à ces actions.

Les propriétés hygroscopiques — souvent très marquées — de la paroi capsulaire, sont dues à des différences d'épaississement des parois cellulaires. La rétraction dans le sens de la longueur est produite par la contraction plus considérable des parois longitudinales que celle des transversales: ces deux sortes de parois présentent, dans la règle, des différences d'épaississement considérables: les parois se contractent d'autant plus qu'elles sont plus minces.

Il en est de même pour les contractions qui ont pour effet de diminuer ou d'augmenter le diamètre intérieur de l'urne et de faire varier ainsi son volume. Ce sont ici les parois cellulaires radiales qui se contractent plus que les tangentielles.

Chez beaucoup d'espèces, la capsule présente des zones longitudinales en forme de stries plus ou moins marquées, composées alternativement de cellules à parois épaissies, superficiellement cuticularisées, peu contractiles, et d'autres à cellules à parois minces, non cuticularisées, plus contractiles. Il résulte de cette disposition particulière une contraction par la sécheresse, accompagnée du plissement de la paroi capsulaire *(Rhabdoweisia, Ulota, Orthotrichum, Zygodon*, etc.).

Ces propriétés hygroscopiques très développées de la membrane capsulaire sont la cause des changements de forme et de volume souvent considérables que présente la capsule, suivant qu'elle est desséchée ou humide, changements particulièrement accusés chez *Trochobryum, Anodus, Seligeria tristicha, Physcomitrium, Bryum turbinatum*, etc.

Il faut mentionner encore la disposition «en soufflet» que présente la capsule chez *Diphyscium* et *Buxbaumia,* où les deux faces ventrale et dorsale de l'exothecium ont des structures histologiques différentes, la face dorsale (supérieure) représentant la membrane mobile du soufflet. Celui-ci est mis en activité par les gouttes de pluie qui tombent dessus (Goebel).

Chez certaines mousses gymnostomes, où la capsule s'ouvre très largement, et ne présente pas de dispositions spéciales pour retenir les spores, les filaments assimilateurs du sporogone, en se desséchant, forment un réseau feutré *(capillitium)* capable de retenir,

dans une certaine mesure, les spores après la déhiscence (ex. *Grimmia anodon).*

L'orifice de l'urne présente souvent certaines dispositions propres à faciliter ou à empêcher la sortie des spores suivant les conditions hygrométriques. Chez *Hymenostomum*, cet orifice est obturé par une membrane *(hymenium)* reliant le sommet de la columelle à la paroi capsulaire, et qui se déchire par la dessication et le ratatinement ultérieur de la columelle.

Chez les Polytrichacées, la columelle s'étale de même, à son sommet, en formant un disque solide qui la relie aux dents du péristome. Cet *épiphragme* présente, sur ses bords, des ouvertures en forme de festons: il est soulevé et abaissé par les mouvements hygroscopiques des dents (disposition en poudrier).

Une autre disposition propre à ralentir ou à empêcher la sortie des spores, consiste en un rétrécissement de l'orifice capsulaire, qui peut se produire, soit par l'humidité — cas le plus fréquent — soit par la sécheresse. Dans ce dernier cas, on observe que cet étranglement a lieu plutôt au dessous de l'orifice *(Ulota Ludwigii, Bryum turbinatum*, etc.). Chez *Gyroweisia tenuis*, c'est l'anneau très développé et persistant qui produit l'obturation partielle du sporogone.

La protection des spores, contenues dans la capsule, contre le contact de l'eau liquide, a lieu principalement par la formation de pellicules résistantes du liquide dans les espaces capillaires compris entre les organes qui entourent ou recouvrent l'orifice capsulaire: cette membrane capillaire s'oppose en même temps à la sortie intempestive des spores.

Chez les mousses à capsule pourvue d'un péristome, c'est par l'action combinée de cet organe et de la paroi capsulaire que se produisent les mouvements causés par l'humidité et la sécheresse, capables de favoriser, de ralentir ou d'empêcher la sortie des spores.

D'une manière générale, la régularisation de la sporose se fait, chez les mousses, par des dispositifs en forme de crible. En ce qui concerne la fonction régulatrice du péristome, nous pouvons distinguer aussi les deux types hydrosyncrasique et hydrodyscrasique, suivant que l'émission des spores est favorisée ou empêchée par l'humidité. Les exemples du type hydrosyncrasique sont peu nombreux jusqu'ici: le plus remarquable est sans doute celui décrit par P. Dusen (Mosses from the West Coast of Africa) du *Papillaria Cameruniae* C. M., chez qui le contact avec l'eau liquide détermine la fracture et le détache-

ment instantanés des dents de l'exostome à leur base, ce qui a pour effet immédiat de libérer l'orifice de la capsule.

Pfaehler (1924) a signalé l'appareil hydrosyncrasique d'émission des spores chez certaines mousses xérophiles de nos régions; telles par ex. *Barbula unguiculata*, dont le péristome est enroulé à sec et se déroule au contact de l'eau. Des faits semblables s'observent chez d'autres mousses de la même catégorie biologique: *Tortula muralis*, *Crossidium*, etc. Le même auteur a observé que, chez *Fissidens crassipes*, l'émission des spores était accélérée par l'humidité et ralentie par la sécheresse.

On peut du reste distinguer trois degrés différents pour les mouvements du péristome et de l'exothecium:

1° mouvements produits par l'eau à l'état liquide seulement: *Dicranoweisia*, *Amphidium*, *Catharinea undulata*, etc.,

2° mouvements déterminés par l'eau à l'état de suspension météorique (brouillard): ex. *Bryum caespiticium*, etc.,

3° mouvements produits par l'eau en dissolution dans l'air (air plus ou moins saturé d'humidité). Ex. *Funaria*, *Tayloria splachnoides*.

Le péristome peut être simple ou double: à ce propos, on peut faire les remarques générales suivantes.

D'une manière générale, la complication du péristome croît avec la petitesse des spores. Toutes les mousses haut-alpines, comparées avec leurs proches parents de la plaine, ont le péristome réduit.

Cet organe est bien développé chez toutes les mousses à capsule inclinée ou horizontale. Le péristome double se rencontre chez les mousses dont la capsule est pendante ou très inclinée par rapport à la verticale, soit par la direction propre de la capsule, soit par la situation des touffes croissant sur les surfaces verticales ou très inclinées (Loeske 1910, p. 117). Le péristome interne fait ici fonction d'organe supportant la masse des spores et l'empêchant de tomber, tandis que l'exostome agit par ses mouvements hygroscopiques de façon à déterminer la sortie graduelle des spores.

Le cas le plus simple est celui où le péristome forme un prolongement plus ou moins rétréci au-dessus de l'orifice capsulaire. Chez *Tetraphis* p. ex. le cône constitué par la réunion de quatre corps prismatiques triangulaires, dont la face extérieure est bombée, s'écarte légèrement par la dessication en quatre valves, qui se rapprochent par l'humidité, et ferment l'orifice.

Chez *Barbula* et *Tortula*, ce prolongement tubulaire forme une spirale dont les tours peuvent se rapprocher ou s'écarter par hygroscopicité. Chez *Dawsonia*, les dents péristomiales, formées de fila-

ments cellulaires, sont disposées en un pinceau fonctionnant d'une manière analogue.

D'autres fois (*Dicranacées*, *Weisiacées*, etc.), les dents, en se recourbant par l'humidité, forment un dôme au-dessus de l'orifice, alors que par la sécheresse leurs pointes s'écartent.

Il faut encore mentionner ici le péristome conique ou hémisphérique, en forme de treillis, des *Fontinalis*, *Cinclidium*, *Cinclidotus*.

Chez *Fissidens*, *Dicranum* sp., etc., les dents sont articulées et coudées vers le milieu de la hauteur: la partie supérieure exécute des mouvements hygroscopiques au-dessus de l'orifice capsulaire.

Chez *Tayloria splachnoides*, le péristome est composé de lanières très hygroscopiques, qui, par l'action de l'humidité, se recourbent et s'enroulent en se plongeant dans la masse des spores, pour se dérouler et se recourber en sens contraire, du dedans au dehors, par la sécheresse, en entraînant les spores adhérentes. Une disposition analogue s'observe chez certains *Fissidens*.

L'endostome des mousses à péristome double fonctionne en général comme un crible, alors que l'exostome, par ses mouvements hygroscopiques, obture partiellement l'orifice de la capsule ou livre passage aux spores.

Le péristome double parfait des *Hypnobryacées* peut fonctionner en outre comme appareil balistique de projection pour les spores: les dents s'engageant entre les appendices de l'endostome et se libérant brusquement, à la façon de ressorts.[1]

Les mouvements hygroscopiques de la paroi capsulaire entraînent du reste ceux de l'endostome. Chez beaucoup d'espèces de *Bryacées*, le raccourcissement et l'allongement hygrométriques des filaments assimilateurs attachés au sac sporifère, joints aux mouvements de la columelle et du tissu du col de la capsule, produisent, en même temps, le rapprochement ou l'éloignement du sac sporifère de l'orifice capsulaire.

Moyens de dispersion et de répansion

En ce qui concerne la dissémination des spores et des propagules des mousses, nous pouvons distinguer celles-ci en mousses *anémochores*, pour lesquelles le vent est l'agent principal, et mousses *hydrochores*, pour qui le transport se fait surtout par l'eau courante.

---

[1] Selon W. Schmidt (1918), la force balistique des dents du *Funaria hygrometrica* projette les spores jusqu'à 30 cm. de distance.

Relativement à la projection des spores par les élatères des hépatiques, voir C. Meylan: Observations hépaticologiques. Rev. bryol. 1926, p. 25.

Certaines espèces, pour qui la dispersion des spores a lieu par l'intermédiaire des animaux ou de l'homme, sont des *zoochores*.

La grande majorité des espèces des mousses appartiennent à la première catégorie. Les dispositions morphologiques et anatomiques du sporophyte que nous avons passées en revue, sont des signes d'adaptation à ce mode de dispersion des spores.

Les spores en suspension dans l'air constituent des noyaux de condensation pour l'humidité et tombent avec les précipitations atmosphériques. D'après W. Schmidt (1918) la durée et la distance du vol des spores produit par les courants d'air, sont inversément proportionnels au carré de la vitesse de chûte dans l'air calme et au cube de leurs dimensions linéaires. Pour les spores de *Polytrichum* (diam. 8—10μ), cette vitesse de chûte est de 0,23 cm. à la seconde, ce qui correspondrait, pour une vitesse moyenne du vent de 10 m. sec., à une limite moyenne de dispersion de 19 000 km.

Mais, comme le vent n'a pas une direction constante sur de grandes distances, grâce aux tourbillons, etc., la trajectoire d'une spore est irrégulière et incurvée. Dans les forêts, la distance ne peut être que très courte, et cependant les mousses des forêts ont, en général, une répartition géographique étendue.

Schmidt remarque en outre que la perfection plus ou moins grande du péristome, au point de vue de la sporose, n'est nullement en correspondance avec la faculté de répansion des espèces.

Herzog (1926) est d'avis que la répansion des spores et des propagules par le vent, à grande distance, ne joue aucun rôle pour la dispersion des mousses: la répansion de celles-ci se fait pas à pas.

Les mousses hydrochores sont en nombre beaucoup plus restreint. En ce qui concerne la répansion des spores, Loeske (1910, p. 97) a remarqué que la capsule des mousses de cette catégorie présente, en général, un péristome nul ou plus ou moins rudimentaire. D'autre part, beaucoup de mousses aquatiques et amphibies, habituellement ou souvent stériles, possèdent des organes de reproduction: bulbilles, bourgeons, ramilles et feuilles caducs, etc. qui sont entraînés par l'eau courante (bourgeons de *Hypnum turgescens* [Pl. XV 2], *Brachythecium rutabulum* var. *viviparum*, rameaux fragiles, de *Octodiceras* [Pl. XXII 2], etc.). Le contenu en graisse des spores et des organes propagulifères diminue leur poids spécifique et leur permet de flotter sur l'eau. En général, les spores des mousses se mouillent assez difficilement: elles restent sèches après immersion prolongée. Selon Herzog (1926, p. 107), les spores des Grimmiacées sont toutes facilement humectables, ce qui les rend propres à se fixer sur les surfaces, dans les fentes et interstices du roc. La germination des spores, chez *Cinclidotus riparius* p. ex., peut parfois commencer déjà dans la capsule.

Pour un certain nombre d'espèces des zones moyenne et supé-

rieures, qui achèvent la maturation de leur capsule sous la neige, il est logique de supposer que la dispersion des spores se fait par la neige fondante au printemps. C'est le cas p. ex. pour *Dicranum fulvellum, Bryum Blindii* et d'autres espèces de la haute zone alpine, puis pour certaines mousses des forêts: *Dicranum scoparium, D. fuscescens, Rhodobryum, Mnium* sp., *Eurynchium piliferum, Hylocomium* sp., etc.

Les mousses zoochores sont probablement plus nombreuses qu'on ne l'a supposé jusqu'ici. Les animaux les plus actifs, sous ce rapport, sont sans doute les mollusques et les insectes divers: vers limaces, escargots, pucerons, fourmis, etc. capables de transporter les spores et les propagules. D'autre part, il paraît probable que le transport des anthérozoïdes se fait par les insectes chez les espèces dioïques, dont les fleurs mâles et femelles sont distantes (Lindberg). L. A. Gayet (1897) a constaté que le transport des anthérozoïdes peut se faire par les insectes, sans l'intervention de l'eau.

Une adaptation manifeste à la dispersion des spores par les mouches se rencontre chez certaines splachnacées, telles que *Splachnum rubrum, S. luteum, S. ampullaceum,* dont l'apophyse très développée et vivement colorée représente, selon Bryhn (1897), un véritable «appareil de réclame» pour les diptères.

D'après F. von Wettstein (Splachnaceenstudien: I. Spaltöffnungsapparat: Oesterr. Botan. Zeitschrift 1921), les *Splachnum* émettent, par leur hypophyse et leurs stomates, des odeurs de charogne (indol) qui attirent les insectes.

Pour d'autres mousses saprophytes, telles que *Splachnum gracile* (Pl. XXVIII 1), *Tetraplodon angustatus, T. mnioides,* il est probable que c'est l'odeur du support qui attire les insectes (J. Bequaert 1921, p. 1). Enfin, il est possible que la présence de sucre, qui a été constatée à la partie supérieure du seta, sous l'apophyse, chez *Splachnum gracile,* partie attaquée et perforée de préférence par les insectes, agisse aussi comme appât.

Les oiseaux interviennent aussi, dans certains cas, pour le transport des spores et autres organes reproducteurs. A. Berggren (1875) a observé, dans la région arctique, que de nombreuses capsules des *Bryum pendulum* et *nitidulum* sont emportées par le Bruant des neiges *(Emberyza nivalis)* qui les recherche comme nourriture; cet auteur a vu souvent les mouettes arracher de grandes touffes de mousses aux prés humides où ces oiseaux semblent chercher des larves d'insectes. Les *Bryum argenteum* et *Marchantia polymorpha* ne se trouvent qu'aux endroits occupés par les oiseaux de mer.

Chez nous, il paraît probable que les mouettes transportent aussi, à l'occasion, les bulbilles reproductrices du *Bryum gemmiparum,* dont

la station favorite est sur les blocs émergeant près du rivage de nos lacs, où ces oiseaux déposent leur guano.

Selon H. Gams (1918), il faut considérer encore comme ornithochores certaines mousses des stations riveraines: tel p. ex. *Archidium phascoides* du delta de la Maggia près Locarno (Jaeggli), *Physcomitrium eurystomum* de l'étang de Gattikon, etc.

Enfin, je rappellerai qu'un certain nombre d'oiseaux des champs et des forêts transportent souvent des brins et même des touffes de mousse pour la construction de leur nid, ou pour d'autres travaux tels p. ex. que les chaussées observées par F. Lesquyer (La Nature 1904, p. 410).

Le rôle de l'homme, pour la dispersion et la répansion des mousses, est relativement considérable, quoique l'on puisse dire qu'en général l'intervention humaine est contraire à la végétation des muscinées. Mais ce rôle consiste surtout à créer des stations propres à certaines mousses, et, beaucoup plus fréquemment, à détruire de ces stations. Comme exemple de la création de stations spéciales, j'indiquerai la présence et le développement des *Tayloria serrata* et *splachnoides* fimicoles que l'on peut observer près des chalets, des étables, des cabanes du Club alpin, et dans les prairies fortement fumées, dans les Alpes.[1]

Certaines mousses accompagnent du reste fidèlement les habitations de l'homme: c'est le cas entr'autres pour le *Tortula muralis* des murs, *Funaria hygrometrica* et *Leskeella tectorum* des stations riches en substances azotées. Le *Tortula* et le *Funaria* peuvent s'élever dans la zone alpine aussi haut que les habitations humaines.

En fait de transport par l'homme, on peut citer le fait observé par Loeske (Bryologische Notizen, Herbarium 1922 n° 62) pour le *Tortella inclinata* croissant sur le sol, qui se propage, au moyen de ses gemmules terminales, dans la direction suivie par les passants. Il en est de même, d'après cet auteur, pour *Pohlia nutans, Dicranum scoparium*, et d'autres espèces encore.

Une hépatique méditerranéenne, le *Lunularia cruciata* (L.), probablement introduite chez nous avec des envois de plantes du Midi, se rencontre dans les serres et les jardins, où elle se développe avec une grande rapidité.

Une mousse exotique, *Hypopterygium Balantii* C. M., importée d'Océanie avec des fougères arborescentes, se perpétue et fructifie, depuis nombre d'années, dans quelques serres chaudes (Charlottenburg, Jardin d'Acclimatation à Paris).

---

[1] Un autre exemple de station artificielle est celui du *Desmatodon cernuus*, répandu, selon J. Hennen (1924), sur les résidus de carbure de calcium, autour des fabriques d'acétylène, dans certaines parties de la Belgique.

Phénologie

La Phénologie est, selon QUETELET, l'étude des phénomènes périodiques. Nous ne considérons, pour les mousses, que ceux de ces phénomènes qui se rapportent au développement du sporophyte: fécondation de l'archégone, et maturation du sporange.

Les époques auxquelles s'accomplissent ces fonctions sont sous la dépendance des conditions écologiques, la mousse étant adaptée, en ce qui concerne ces fonctions périodiques, à ces conditions. Celles-ci sont, d'autre part, déterminantes pour la dispersion de la plupart des espèces.

En règle générale, la fécondation de l'archégone et le développement du sporophyte ont lieu à des époques telles que les organes sexuels: anthéridies et archégones, ne sont pas exposés aux intempéries: froid de l'hiver pour la plupart des espèces de nos régions, sécheresse de l'été pour d'autres espèces.

C'est le jeune sporophyte, dans sa première phase de développement, alors que le point de végétation est encore protégé par les feuilles comales et par la coiffe, déjà développée à ce moment, qui passe ces saisons défavorables, pendant lesquelles son développement — comme celui du gamétophyte — est très considérablement ralenti, ou même arrêté.[1] Ce développement reprend après cette période d'arrêt, et se poursuit très activement, soit au printemps, soit en automne, avec le retour de la chaleur ou de l'humidité.[1]

Chez la plupart des espèces qui mûrissent leurs spores en été (juin à août), la fécondation de l'archégone a lieu peu de temps après l'époque de la déhiscence de la capsule (*Andreaea frigida,* Gd. St-Bernard, 2500 m., en août, *Ceratodon, Trichodon, Mnium medium, Polytrichum piliferum,* etc.).

Chez les espèces qui ne mûrissent leurs spores que vers la fin de l'été (*Mnium spinosum* (Pl. XX 2), *Bryum Blindii* p. ex.), la fécondation ne se fait qu'au printemps suivant, après la fonte des neiges, alors que les pousses annuelles se sont développées. Il y a ainsi, pour la plante, une période de repos relatif pendant l'hiver: les pousses annuelles commencent du reste à se développer dès que la température s'élève au-dessus de 0°.

---

[1] A ce point de vue, on peut distinguer, comme pour les géophytes en général, des mousses pour qui la période de repos est produite par le froid, et d'autres pour qui ce repos dépend de la sécheresse ou de l'intervention humaine (mousses des cultures).

Les mousses saxicoles ont un sommeil hivernal profond: malgré la température parfois élevée que présente leur substrat, en hiver, dans les stations découvertes exposées au soleil, elles paraissent ne pas se développer.

Chez d'autres espèces, qui mûrissent leurs spores au premier printemps (*Crossidium, Coscinodon, Grimmia crinita, G. anodon*, etc.), la fécondation de l'archégone n'a lieu qu'un certain temps après la maturité des sporogones de la génération précédente, soit à la fin de l'été ou en automne (en octobre chez *Barbula muralis, Crossidium, Aloina rigida, Grimmia crinita*, etc.), de sorte que le jeune sporogone non encore développé passe l'hiver à l'état de repos et reprend son développement dès que les conditions de température et d'humidité le permettent.

En général, la maturation du sporogone a lieu au début de la saison favorable à la sporose, été ou printemps dans la majorité des cas. Il en est de même pour les propagules qui atteignent leur état de parfait développement et se détachent à la saison favorable.

Il pourrait paraître possible *a priori* d'attribuer une certaine importance au mode d'inflorescence pour la répansion des mousses. Si nous considérons une centaine des espèces les plus répandues en Suisse (espèces communes et très communes), nous obtenons les chiffres suivants:

	Esp.	*Autoïques*	*Dioïques*	*Synoïques*	*Polygames*
Acrocarpes	50	18	30	1	1
Pleurocarpes	50	15	35	0	0
	100	33	65	1	1

On peut déduire de ces chiffres les conclusions suivantes: Les espèces les plus répandues, en Suisse, sont des espèces dioïques et autoïques. Les dioïques sont en proportion à peu près double de celle des autoïques. La proportion des espèces synoïques et polygames est très faible: 4 % environ.

Il est intéressant de comparer ces résultats à ceux fournis par la statistique faite par P. Janzen (1921, p. 163) pour les 988 espèces décrites dans l'ouvrage de Limpricht-Rabenhorst.

Espèces dioïques	532	54 %
„ polygames	25	2,5 %
„ synoïques	54	5,5 %
„ autoïques	377	38 %

Chez les Hépatiques, la proportion des espèces dioïques est encore plus forte que chez les mousses.

Dans la règle, les organes sexuels, anthéridies et archégones,

développés sur le même individu (inflorescences autoïque et synoïque), ou sur des individus différents (inflorescence dioïque), atteignent leur état de maturité à la même époque.

Dans d'autres cas, dont le nombre est jusqu'ici assez restreint, on a observé que la maturité des anthéridies a lieu notablement plus tard que celle des archégones de la même fleur. (S. O. Lindberg, Revue bryologique 1886, p. 93, note 1). Nous avons affaire ici à des inflorescences protogynes où les organes mâles ne peuvent servir qu'à la fécondation des femelles d'une inflorescence suivante.

Warnstorf (1906, p. 574) a observé chez *Cinclidium stygium* (Pl. IV 2) un cas de protérandrie, les archégones se développant plus tard que les anthéridies.

Ces cas d'hétérogynie et héterandrie paraissent être exceptionnels chez les mousses: il est possible qu'ils jouent un rôle comme cause de la stérilité habituelle de certaines espèces.

Les archégones se flétrissent du reste notablement plus tôt que les anthéridies, qui ont une durée de vie plus prolongée, commençant avant et se terminant après celle des archégones.

La durée de la vie des anthérozoïdes est par contre très courte: une heure environ dans l'eau de pluie, selon Grimme (1903).

Pour les espèces dioïques dont les plantes des deux sexes sont éloignées et pour lesquelles le transport des anthérozoïdes se fait par les insectes, mollusques, etc., c'est à l'époque où ceux-ci sortent en plus grand nombre et se déplacent le plus activement, qu'a lieu la fécondation; ce doit être, en même temps, pendant une période d'humidité suffisante.

Pour les mousses aquatiques, la fécondation a lieu, dans la règle, durant les périodes de basses eaux et d'eau calme.

Le temps nécessaire pour la formation et la maturation du sporophyte, à partir de la fécondation de l'archégone, varie considérablement suivant les espèces. D'après Grimme (l. c.), ce temps est, par exemple, de quatre mois chez *Catharinea tenella*, et de 24 mois chez *Grimmia ovata;* d'après Arnell (1875), 13 mois pour les *Polytrichum*, 17 mois pour certains *Dicranum*, etc.

Pour la grande majorité des espèces, la période de développement du sporogone comprend environ 12 mois. Chez certaines espèces des genres *Andreaea*, *Dicranella*, *Campylopus*, *Didymodon*, *Grimmia*, *Ulota*, *Orthotrichum*, *Ditrichum (homomallum)*, *Coscinodon*, *Neckera (crispa)*, etc. le jeune sporogone n'atteint sa maturité qu'après avoir passé deux hivers. Pour les espèces alpines, comme pour les boréales, ce temps est, dans la règle, plus réduit, et ne dépasse pas une année.

Une adaptation au climat haut-alpin consiste en ceci que les fleurs sont formées déjà l'année avant la floraison; elles passent l'hiver à l'état de repos et les organes sexuels peuvent mûrir dès le printemps, de manière à gagner du temps pour le développement et la maturation du sporogone.

Grimme (1903) indique les proportions suivantes pour les époques de la fécondation chez les mousses de l'Europe moyenne:

durant le premier trimestre de l'année	15 %
2e	52 %
3e	25 %
4e	8 %

Pour 20 % des espèces, la fécondation a lieu en mai. Chez certaines espèces (de Bryacées, p. ex.), la maturité des fleurs et celle du sporogone n'est pas limitée à une époque spéciale de l'année, elle peut avoir lieu à différentes saisons, de sorte qu'on observe en même temps des fleurs et des capsules mûres et à divers états de développement *(Bryum argenteum)*.

Warnstorf (1906, p. 456 et 515) mentionne le fait que chez *Bryum lacustre* et *B. cirrhatum* var. *praecox*, il y a deux époques pour la maturité des capsules: l'une au printemps (mai), l'autre en automne (août-octobre). Il est probable que d'autres cas analogues seront observés par la suite.

L'époque où a lieu la maturité des fleurs et celle du sporogone peut être, d'autre part, différente, pour la même espèce, suivant les conditions écologiques, et, principalement, pour les différentes zones altitudinales: fécondation et maturité sont plus précoces dans les zones inférieures que dans les supérieures.[1]

Si nous considérons cette époque de la maturité des spores pour la zone où se trouve le centre de gravité de l'aire de dispersion verticale de chaque espèce, nous pouvons distinguer les mousses de notre pays en vernales, estivales, automnales et hivernales. Ces désignations n'ont du reste qu'une signification très relative par rapport aux époques du calendrier, les saisons ne coïncidant pas avec les mêmes époques de l'année dans les différentes zones altitudinales: le printemps commence plus tard, l'hiver plus tôt dans les zones élevées.

Il paraît fort probable que la durée du développement du sporogone est, pour la même espèce, plus courte dans la zone alpine que dans la zone inférieure.

Pour un certain nombre d'espèces des zones moyenne et sub-

[1] Au sujet de l'action de l'altitude, voir C. Meylan, 1905, p. 58.

alpine, la maturité des spores et la déoperculation de la capsule ont lieu de suite après la fonte de la neige qui recouvre leurs stations; telles sont p. ex. *Oncophorus virens*, dont les capsules mûrissent en juin, juillet, août, suivant l'époque de la fonte des neiges, *Rhodobryum* et *Hylocomium umbratum*, dont les capsules, mûres en novembre déjà, ne se désoperculent qu'en mai ou juin, deux ou trois jours après la disparution de la neige. Chez *Hylocomium triquetrum* et *H. loreum* (Pl. XIII 1) l'opercule persiste longtemps et ne tombe que tard, lorsque la capsule est déjà ridée et mûre depuis un certain temps (Meylan, 1905).

Les conclusions du travail de Grimme (1903), sont les suivantes:

1° Les mousses du territoire fleurissent pendant une période courte de l'année, déterminée pour chaque espèce.

2° Le développement du sporogone, chez les mousses, s'étend sur une période plus ou moins allongée, allant de 4 à 24 mois.

3° La durée du développement du sporogone est en général plus longue, pour notre territoire, que la durée correspondante pour la presqu'île scandinave.

4° La majorité des mousses fleurissent, chez nous, un à deux mois plus tôt qu'en Scandinavie. Il en est de même pour la maturité des spores.

5° Chez les mousses synoïques, la maturité des archégones et anthéridies de la même fleur, ou de fleurs différentes sur la même plante, a lieu presque toujours simultanément. Une fécondation croisée par suite de dichogamie n'est pas réalisée

Statistique pour les Mousses suisses

	Acrocarpes	%	Pleurocarpes	%	Total	%
Mousses hivernales-vernales et vernales (février à mai)	125	30,0	43	22,2	168	27,5
Mousses vernales-estivales et estivales (mai-août)	186	44,6	84	43,3	270	44,4
Mousses automnales-hivernales et hivernales (novembre-février)	34	8,2	47	24,2	81	13,3

Conclusions

1° La grande majorité de nos mousses mûrissent leurs spores pendant la période vernale et estivale: de mai à août, 44 % des espèces environ.

Au printemps, de février à mai, environ 27 % des espèces.
En automne, d'août en novembre, environ 15 % des espèces.
En hiver, de novembre à février, environ 13 % des espèces.

2° La proportion des acrocarpes qui mûrissent en automne-hiver, est notablement plus faible qu'aux autres saisons. Le maximum se trouve en été.

3° La proportion des pleurocarpes qui mûrissent en automne-hiver, est plus considérable qu'au printemps. C'est en automne qu'elle est la plus faible.

La sporose, qui commence de suite après l'ouverture de la capsule, se prolonge plus ou moins suivant les espèces et les circonstances. Elle paraît se faire plus rapidement pour les cleistocarpes et les mousses à capsule gymnostome que pour celles dont le sporogone présente des dispositions spéciales capables de régler et de ralentir l'émission des spores. Les observations relatives à la durée de la sporose ches les mousses font défaut jusqu'ici.

Chez *Diphyscium*, une proportion notable des spores reste incluse dans la capsule après sa maturité complète et n'est libérée que par la décomposition du sporange.

Biomorphoses d'ordre phénologique (Phénomorphoses)

Nous ne connaissons jusqu'ici que quelques exemples de races ou de variétés différant principalement du type par l'époque de la maturité du fruit. Telles sont: *Bryum intermedium* (Ludw.) var. *subcylindricum* Limpr. (= fo. *majalis* Ruthe), dont les capsules sont mûres en mars et avril, alors que celles de la forme typique mûrissent de juin à septembre; *Bryum cirrhatum* H. et H. var. *praecox* Warnstorf, *Bryum scoticum* Amann, race printanière du *B. calophyllum* R. Br., *Bryum argentum* var. *juranum* Meylan (maturité VII—VIII), *Rhynchostegiella tenella* (Dicks.) var. *praecox* Amann, qui présente, par sa maturité vernale, une adaptation aux conditions climatiques de la hêtraie au printemps: la forme typique de l'espèce, qui n'habite pas la forêt, mûrit ses capsules en automne.

Les mousses aquatiques et amphibies (*Bryum neodamense*, *B. turbinatum*, *Hypnum giganteum* p. ex.) présentent souvent des formes saisonnières bien distinctes: les formes vernales sont adaptées aux conditions d'humidité et de température spéciales, dans leurs stations, à la période printanière.

De même certaines espèces xérophiles (*Barbula vinealis*, *B. cylindrica*, etc.) ont des formes vernales distinctes, correspondant aux conditions d'humidité plus abondante et de lumière moins vive au premier printemps.

Répartition altitudinale (verticale) des espèces

Les facteurs écologiques du climat, du sol et de la concurrence vitale diffèrent avec l'altitude. Il en résulte des différences marquées dans la composition de la flore bryologique des différentes zones. Les changements que l'on observe dans la flore des mousses, à mesure que l'on s'élève, ne sont pas moins accusés que pour les phanérogames: aux limites altitudinales des plantes caractéristiques: vigne, hêtre, conifères, etc., correspondent aussi des limites bien tranchées pour beaucoup d'espèces de mousses.

L'altitude la plus basse du territoire Suisse se trouve à 197 m. s. m. au Lac majeur. La plus élevée où ces cryptogames ont été observés est à la Dufourspitze du Mont-Rose, 4638 m. (L. Vaccari, 1911). Dans son travail, l'auteur indique:

Mousses et Hépatiques observées

à 3500 m.,	25 espèces	à 3800 m.,	3 espèces
„ 3570 „	5 „	„ 4231 „	3 „
„ 3630 „	3 „	„ 4459 „	2 „
„ 3647 „	4 „	„ 4638 „	1 (*Grimmia* sp.)

Quelques mousses ont été notées par E. Frey au sommet du Finsteraarhorn (4225 m.), *Amphidium lapponicum* à 4200 m., au Matterhorn, par Weilenmann, les *Grimmia incurva*, *elongata* et *subsulcata* au Gletscherhorn à 3980 m.

Moi-même ai fait le relevé de la florule culmino-pariétale du Combin de Corbassière, 3600—3700 m., comprenant 21 mousses (16 acrocarpes et 5 pleurocarpes) et une Hépatique (Bulletin Murithienne 1916—1918, p. 65).

Il va de soi que les limites d'altitude qu'atteignent les espèces, sont, comme pour les plantes supérieures, sujettes à des variations considérables d'une contrée à l'autre, suivant les conditions locales, stationnelles, l'exposition, etc.

Nous distinguons, en Suisse, les zones suivantes:[1]

1° zone inférieure, de la vigne, du châtaignier, de 200 à 550 m. environ dans la Suisse septentrionale, jusqu'à 700 m. au Tessin, jusqu'à 800 m. en Valais. (Quelques localités isolées très basses du Tessin pourraient, à la rigueur, rentrer dans la zone de l'olivier.)

2° zone moyenne ou montane, des forêts d'arbres feuillus jus-

[1] La désignation proposée d'étage au lieu de zone, présente l'inconvénient qu'il n'y a pas, en français, pour ce substantif, l'adjectif usuel correspondant à zonal. J'emploie ici cette désignation d'étage pour les subdivisions des zones.

qu'à la limite du hêtre. De 700 à 1350 m. au nord des Alpes, 1500 m. au Tessin: espèces montanes.

3° zone subalpine ou zone des conifères jusqu'à la limite des forêts à 1800 m. dans la Suisse septentrionale, 1900 m. au Tessin, et 2250 m. en Valais et Engadine: espèces subalpines.

4° zone alpine, au-dessus de la limite des forêts: espèces alpines.

On peut distinguer plusieurs étages dans ces zones principales: ces subdivisions ont peu d'importance en ce qui concerne les mousses des zones inférieure, moyenne et subalpine; dans la zone alpine, par contre, il peut être utile de distinguer, avec W. PEFFER (1871) et J. BRAUN:

a) l'étage alpin proprement dit, avec des arbustes ligneux formant des buissons nains:

marche inférieure des forêts naines 1830 (2100) — 1970 (2230) m.
marche moyenne des vacciniées 1970 (2230) — 2230 (2400) m.
marche supérieure des saules nains 2230 (2430) — 2500 (2600) m.

b) l'étage subnival, sans buissons nains; compris entre le bord supérieur de la prairie alpine et la limite des neiges persistantes. Celle-ci se trouve, d'après C. SCHRÖTER (1906) à 700—1000 m. (en moyenne 850 m.) plus haut que celle des forêts.

marche inférieure des gazons colonisateurs,
marche moyenne des plantes saxicoles en coussinets,
marche supérieure des thallophytes (lichens saxicoles).

A la limite de la zone des forêts (zone subalpine), se trouve la zone de combat où les arbres pionniers, sous des formes réduites couchées ou rampantes, montent à l'assaut des pentes qu'occupaient autrefois la forêt alpine, qui, par l'action de l'homme, a reculé, dans la plupart des cas, de 100 à 200 m. (IMHOF). Les mousses silvicoles ont pu persister, dans beaucoup de localités où la forêt a disparu, à l'abri des arbres isolés, des arbrissaux, des rochers surplombants, etc.[1]

Comme on peut observer, en maintes localités, des témoins (troncs d'arbres ensevelis, etc.) de la limite naturelle primitive de la forêt, on observe aussi certaines colonies ou sociétés de mousses silvicoles qui ont persisté et dont la signification est analogue à celle de ces témoins. Ces mousses silvicoles peuvent d'ailleurs s'élever très haut dans l'étage alpin, à l'abri des buissons nains ou dans les stations où elles trouvent une protection suffisante analogue à celle de la forêt.[2]

---

[1] Selon C. SCHRÖTER (1906), la limite des arbres se trouve à 80—100 m. au dessus de celle des forêts; et la limite des arbrissaux à 50 m. au dessus de celle des arbres.

[2] Dans certaines parties de nos montagnes, les arbrissaux tendent à reconquérir le terrain sur les prairies et les pâturages: ainsi le rhododendron dans l'Oberland St-Gallois où les propriétaires de bétail doivent faire des corvées

Le tableau ci-après de la distribution verticale de la végétation en Suisse, donné par PAUL JACCARD dans le Dictionnaire géographique suisse (t. v, p. 169), récapitule les données ci-dessus.

Il ne paraît pas utile d'insister ici sur les particularités qui caractérisent le climat des différentes zones dans notre pays, l'étude en ayant été faite avec soin, et ses résultats pouvant être supposés connus. Il suffira de noter quelques considérations relatives aux conditions écologiques générales propres à chacune de ces zones et intéressant spécialement les mousses.

Le facteur climatique principal, dont les différences caractérisent ces zones altitudinales, est la pression atmosphérique, d'où dépendent directement les autres facteurs: chaleur, lumière, et hydrométéores.

On sait que, dans les Alpes, à une élévation de 100 m., correspond une dépression de la température annuelle de 0,59° en moyenne. Cette dépression est, d'après SCHIMPER (l. c.), de 0,45° en hiver, 0,67° au printemps, 0,70° en été, 0,53° en automne; ce qui correspond à une dépression de la température moyenne de 1° par 130 m. d'ascension en été, et 180 m. en hiver.

Ces moyennes doivent être modifiées, suivant les stations, par des corrections additives ou soustractives provenant de l'exposition,[1] des conditions topographiques, et d'autres facteurs encore. En outre des facteurs écologiques d'ordre climatique, ceux d'ordre édaphiques et biotique peuvent, eux aussi, être différents suivant l'altitude.

La *zone inférieure* est par excellence celle des cultures; elle présente, au point de vue climatique, le maximum de chaleur évaluée en calories-heures, les variations diurnes-nocturnes et saisonnières du facteur thermique y sont moins étendues que dans les zones supérieures. Le gel n'est ni fréquent, ni durable pendant la période d'activité de la végétation.

---

annuelles pour l'extirper. A l'alpe de Chalavornaire (Valais), cette corvée est d'une journée par vache et ½ journée par génisse. Les mousses silvicoles suivent les péripéties de cette lutte, dans laquelle l'homme n'a pas toujours le dessus.

[1] C. SCHRÖTER (1906) constate que, pour les massifs élevés, les limites sont plus hautes. Elles sont plus élevées de 800 m. en Valais et en Engadine que dans les Préalpes.

En ce qui concerne l'influence de l'exposition, C. SCHRÖTER (l. c.) constate qu'en Suisse, la limite des forêts est de 100 m. plus élevée à l'exposition SW qu'au NE; et que la limite des arbres est plus élevée sur les pentes qu'au fond des vallées. Au droit et au revers, la florule des mousses est différente.

Les limites orographiques des plantes peuvent être du reste déterminées par la configuration du sol: parois abruptes, etc.; d'autres, comme la limite supérieure des forêts, sont d'ordre économiques dues à l'action de l'homme.

	Zone inférieure	Zone moyenne	Zone subalpine	Zone alpine	
				Etage inférieur	Etage nival
Massif du Säntis	jusqu'à 550	550—1300	1300—1650 (min. 1560)	1650—2450	> 2450
Alpes septentrionales	550 (max. 700)	550—1350	1350—1800	1800—2500	2500—2600
Oberland bernois	—	jusqu'à 1300	1300—1880 (max. 1980)	1900—2800	2800—2900
Tessin	jusqu'à 700 (châtaignier 1000)	700—1500	1500—1960 (max. 2050)	1960—2050 (max. 2800)	2700—2800
Valais	800 (max. 1210)	800—1263	1263—2150 (forêts 2270)	2150—3050 (max. 3200)	> 3000 (max. 3200)
Engadine	—	jusqu'à 1200	1200—2275 (max. 2400) (forêts 2200)	2275—2900 (max. 3000)	> 2900 – 3000

Les conditions édaphiques sont moins variées dans cette zone, que dans les supérieures. La concurrence vitale y est très notablement plus forte: l'intervention humaine s'y manifeste beaucoup plus activement, soit pour supprimer certaines catégories de stations (marécages, forêts, buissons, etc.), soit pour en créer d'autres (murs, fossés, chemins, etc.).

Les nappes d'eau étendues des lacs, dans cette zone, créent des conditions climatiques et stationnelles spéciales, dont nous parlerons à propos des mousses du Plateau suisse.

Dans la *zone moyenne* de notre pays, le développement et l'étendue des forêts d'arbres feuillus représente un facteur important, favorisant les mousses silvicoles.

La *zone subalpine* est caractérisée principalement par ses forêts de conifères. Il lui manque beaucoup de mousses propres aux forêts de feuillus; ceux-ci n'étant plus représentés que par des arbres isolés ou en groupes restreints (érables, ormes, aunes, frênes, bouleaux, etc.),

C'est dans cette zone que la diversité des stations paraît atteindre son maximum, avec la diversité considérable des conditions topographiques, la fréquence des cours d'eau très accidentés, etc. L'étendue des surfaces cultivées y est moindre, par rapport à la surface totale, que dans les zones inférieures.

Dans la *zone alpine*, enfin, la forêt n'est plus représentée que par des arbres nains, couchés ou rampants, qui ne peuvent fournir aux mousses des forêts qu'un abri précaire et en général insuffisant: il en résulte une modification très marquée dans la flore muscinale.

A l'étage inférieur surtout de cette zone, l'élevage du bétail représente aussi un facteur restrictif pour la végétation des mousses; cet élevage crée, cependant, des stations spéciales qui ne conviennent qu'à un nombre très restreint de mousses fimicoles (Splachnacées).

Conditions climatiques de la zone alpine

Le facteur général qui détermine les caractères principaux du climat alpin, est la raréfaction de l'air. L'atmosphère, aux hautes altitudes, absorbe beaucoup moins de chaleur et d'humidité que ce n'est le cas plus bas. Grâce à cette absorption réduite, la radiation qui parvient au sol et aux plantes qui le recouvrent, est plus considérable.[1]

[1] L'atmosphère terrestre agit comme un transformateur sur la radiation solaire, qui est d'ordre électromagnétique. Le taux de cette transformation partielle, en chaleur, diminue avec la raréfaction de l'air: elle est d'autant moindre que l'air est plus pur, c'est-à-dire qu'il contient moins de matières, poussières et eau, en suspension.

L'air ne s'échauffe guère par l'action directe des rayons solaires qui le traversent, mais bien plutôt par le rayonnement du terrain.

D'autre part, sol et plantes sont exposés à une perte de chaleur par rayonnement nocturne beaucoup plus considérable qu'à la plaine.[1]

Il résulte de ceci que, par les temps clairs, l'air des hautes régions est frais et sec, tandis que le sol s'échauffe notablement. La différence entre la température du sol et celle de l'air s'accentue avec l'altitude; d'après C. Schröter (l. c.), elle est de 1,5° à 1000 m., de 2,4° à 1600 m., de 3,6° à 2200 m. Kerner von Marilaun a trouvé, à 3200 m., dans le Tirol, que la température du sol est 3,6 fois plus élevée que celle de l'air (moyenne annuelle).

Cette différence est sans doute l'un des facteurs principaux qui permettent aux mousses de s'élever très haut dans la zone alpine et d'y prendre un développement considérable, car, pour les mousses qui vivent sur le sol, en contact plus direct avec lui que ce n'est le cas pour les phanérogames, le climat du sol entre seul en considération.

Pendant la nuit, et surtout vers la fin de celle-ci, le sol et la couche d'air adjacente subissent un refroidissement tel que la gelée survient fréquemment, même en été. Puis, aux rayons du soleil, le sol s'échauffe à nouveau et sa température peut monter à 20° et plus.

Ce sont surtout les mousses saxicoles qui sont exposées à ces variations quotidiennes, dont l'étendue est caractéristique pour le climat alpin, tandis que les mousses terricoles, protégées dans une certaine mesure par les plantes vasculaires, le sont moins. Ces variations sont du reste atténuées par le brouillard, la pluie et la neige, si fréquents dans les hautes régions.

Une autre particularité du climat alpin est celle-ci que, dans les stations élevées, la différence de la température du sol, au soleil et à l'ombre, est considérable. Suivant leur exposition, le climat local de stations très rapprochées, peut être très différent sous le rapport thermique aussi bien qu'en ce qui concerne la lumière.

Ceci explique pourquoi les limites des zones présentent, en général, une élévation plus ou moins sensible sur les versants S et W, et une dépression sur ceux N et E. Ce déplacement est d'autant plus accusé que la pente est plus forte. Dans les vallées étroites, les gorges, les stations encaissées et abritées, les différences de température et d'humidité s'atténuent notablement, mais ces stations présentent une dépression parfois considérable de la température

[1] D'après Hann, le rayonnement nocturne est, au Faulhorn (2110 m.) de 37 % plus élevé qu'à Brienz (570 m.).

moyenne estivale, qui se manifeste par la présence de mousses des zones supérieures.

L'humidité absolue diminue rapidement avec l'altitude: selon C. Schröter (l. c.), elle représente: jusqu'à 2000 m. un demi, jusqu'à 2400 m. un quart, jusqu'à 2500 m. un dixième du contenu total de l'air en eau. L'humidité relative est très variable: air saturé ou très sec. L'humidité du sol est souvent considérable (neige fondante, rosée, pluie).

Les limites supérieures des mousses sont dues, d'une manière générale, et spécialement aux hautes altitudes, d'une part à l'action positive du froid qui exclut les espèces ne supportant pas le gel, d'autre part à l'action négative du déficit de chaleur, c.-à-d. à l'insuffisance des calories-heures nécessaires pour l'accomplissement du cycle physiologique fonctionnel. C. Schröter (l. c.) récapitule comme suit les facteurs dont dépendent les limites climatériques des plantes dans les Alpes:

a) température basse,
b) période de végétation trop courte,
c) gels tardifs avec défaut de la protection de la neige,
d) dessication par l'action forte du vent,
e) forme des précipitations atmosphériques.

En ce qui concerne la période de végétation, comprise entre la libération du sol par fusion de la neige et le réenneigement, elle varie, dans la zone alpine, de cinq mois à six semaines.

Selon Brunies (1906), la libération du sol subit un retard de 7 à 8 jours, en moyenne, pour 100 m. d'élévation; tandis que le réenneigement présente une avance de 3 à 4 jours. La période durant laquelle le terrain demeure libre de neige est ainsi raccourcie de 11 à 11,5 jours par 100 m. d'élévation.

Pour la plupart des espèces alpines, la période de végétation commence en juin ou juillet, époque des longs jours. A la fonte de la neige, la température de l'air étant déjà élevée, les plantes peuvent se développer immédiatement (C. Schröter l. c.).

Au Gd. St-Bernard, p. ex. (2500 m.), la fonte des neiges a lieu en juin (température moyenne $-3{,}2°$); l'été dure jusqu'à la mi-août (t. $= 5{,}8°$); puis vient une période automnale de sécheresse jusqu'en septembre (t. $= -0{,}5°$); l'hiver commence fin septembre et dure jusqu'à fin mai (t. $= -8°$).

Pendant la période de végétation, les gels et la neige sont fréquents, au Säntis, à 2500 m., jusqu'à 10 fois par mois en juillet et août, au Gd. St-Bernard, à peu près chaque jour.

Pour les bryophytes aussi, la vie accélérée est favorisée par l'élévation de la température sitôt après la fonte de la neige. Ces végétaux supportent bien les chûtes de neige tardives, très fréquentes dans les hautes régions, et accompagnées de froids parfois très vifs. Les jeunes sporogones des mousses sont cependant souvent gelés par ces retours du froid après une période de chaleur.

Les réservoirs alimentaires où sont accumulées les réserves nécessaires pour cette vie accélérée du printemps, et qui, chez les plantes vasculaires, sont représentés par les organes souterrains, paraissent faire défaut aux mousses. Il est probable, cependant, que ces réserves s'accumulent, chez elles, dans les cellules de certains tissus (feuille, tige).

Pour les mousses, la fin de la période de végetation estivale est souvent fort retardée dans la zone alpine, et se prolonge fréquemment jusqu'en novembre ou décembre. Certaines espèces (*Anomobryum julaceum* p. ex.) ne mûrissent leur capsule qu'à cette époque.

Pour les mousses saxicoles, dont le substrat peut s'échauffer considérablement aux rayons solaires, en hiver aussi, cette saison n'est pas une période de repos et d'arrêt complet de la végétation: celle-ci reprend et se poursuit dès que les conditions de chaleur et d'humidité le permettent. Il en est de même, du reste, dans toutes les zones.

La pérennité est, chez les mousses aussi, une des principales adaptations à la brièveté de la période de végétation: la règle que le nombre des espèces annuelles diminue rapidement avec l'altitude (Rikli), se vérifie, pour ces végétaux, encore plus complètement que pour les phanérogames. Alors que, pour celles-ci, les espèces annuelles représentent le 4 % de la flore alpine (et le 3,8 % de la flore nivale), il n'y a, pour ainsi dire, pas de mousses annuelles dans ces zones supérieures.

Mesures de températures

Hiver: 27 janvier; Chalet de Soladier, 1551 m., 10½—13½ h. Air 8°; mur du chalet, au soleil, à 12 h., exposition S., dans une touffe de *Tortula muralis* 26°.

25 I 20; Sonchaux, 1000 m., 11 h. 45. Air 10°; touffe de *Brachythecium populeum* au niveau du sol, sur bloc calcaire, au soleil, 17°.

15 II 20; Arête de Naye, 1850 m., 15 h. Air 5°; touffe de *Tortella tortuosa* et *Schistidium apocarpum* sur bloc calcaire, au niveau du sol, au soleil (exposition S. E.) 19°.

Printemps: 25 V 1919; Sommet du Rocher du Midi (Alpes de Château d'Oex), 2100 m. 10—11 h. Air 12°.

Touffe de *Tortella tortuosa* dans une cavité sous la neige, à l'ombre, à environ 50 cm. du bord du névé: 5°.

Sol sous la neige et en contact avec celle-ci, à l'ombre: 1°.

De même, mais au soleil, à l'extrémité du névé: 3,5°.

Touffe de *Pseudoleskea atrovirens*, sur le sol sec, au soleil, à 40 cm. devant la neige: 16°.

De même, à 80 cm. de la neige, au soleil, à 1 cm. de profondeur: 18,5°.

Touffe de la même mousse, sur pierre calcaire grise, sèche, au soleil: 22°.

19 V 18; Sommet du Rübli, 2380 m. Air 16°. Touffe de *Tortella tortuosa* et *Distichium capillaceum*: 20°.

Eté: 14 VIII: Sommet de la Croix-de-fer sur le Col de Balme (2340 m.), 10—12 h., au soleil. Air 14°

touffe d'*Hypnum* sp. de la florule pariéto-culminale, exposition N. à 5 cm. de profondeur: 9°

touffe de *Ditrichum flexicaule* var. *condensatum*, expos. S. au soleil: 26°,

même mousse, sur le faîte (florule culminale): 19°.

Rochers sous la Croix-de-fer (2100 m.) Air 17°,

touffe de *Hypnum uncinatum*, à l'ombre: 14°.

Bryum Schleicheri, touffe sèche, au soleil: 17°.

Mousses amphibies: à 3 m. de la neige fondante, dans l'eau à 14°: touffe de *Pohlia cucullata:* 19°; touffe de *Polytrichum septentrionale:* 20°.

Source, eau à 3°: *Hypnum virescens* 3°, *Bryum Schleicheri* 5°.

Source, eau à 5°: *Hypnum falcatum* 10°.

Rochers de gneiss à 1200 m. sur Tête-noire: au soleil, Air 25,5°:

touffe de *Hypnum cupressiforme* au soleil 26°

touffe de *Bryum alpinum* mouillé: 28°.

Alpe de Lavarraz, 1700 m., 13—14 h. Air 20°. Sur le calcaire crétacique;

touffe de *Eurynchium cirrhosum* + *Pseudoleskea atrovirens*, dans un creux ombragé entre les blocs: 9°

touffe de *Tortella tortuosa*, au soleil, sur le roc, orientation S: 39°

touffe de la même mousse, à l'ombre: 20°.

Col de Fenêtre (2500 m.). Air 11°. Sur quartzite: touffe de *Polytrichum septentrionale* au soleil: 16°.

Col de Fenêtre (2600 m.). Air 8°. Sur quartzite: *Grimmia mollis:* 15°

touffe d'un *Grimmia* noirci: 17°

touffe de *Pohlia gracilis*, ombragée: 20°

touffe de la même espèce, au soleil, sur quartzite blanche: 24°

touffe de *Andreaea nivalis* sur schiste: 18°.

Alpe La Baux, Gd. St-Bernard, 2400 m., Air 15°. Sur quartzite blanche, au soleil: touffe de *Andreaea alpestris:* 16,5°

touffe de *Dicranum longifolium:* 15°

touffe de *Rhacomitrium lanuginosum* noirci: 20°.

Sommet de la Chenalette (2880 m), par brouillard; schistes quartzeux: Air 7°. Touffe de *Syntrichia montana:* 10°.

touffe de *Syntrichia ruralis*, exposition W: 15°

touffe de *Polytrichum juniperinum*, sur le sol humide: 14°

touffe de *Rhacomitrium canescens*, à 10 cm du précédent: 13°

touffe de *Grimmia sessitana* sur le roc: 12°

touffe de *Dicranoweisia crispula* dans les fentes ombragées, au N.: 10°.

Glacier du Trient (1500—1800 m.). Air 18°:

touffe de *Grimmia obtusa* sur le gneiss, au soleil: 23°
touffe noircie de *Polytrichum piliferum* (air 20°): 34°
touffe blanche de *Rhacomitrium canescens*, à côté: 28°
touffe noircie de *Grimmia* sp.: 30°
touffe de *Tortula ruralis* brunie: 20°.

Sur l'Hospitalet, Vallée d'Entremont (2200 m.). Mousses amphibies: Eau 13° touffe verte de *Hyphum vernicosum:* 12°
touffe rougie du même: 16°.

Automne: Sur la Cabane du Mountet, Vallée d'Anniviers (3000 m.): 15 h. Air 11°: touffe de *Rhacomitrium lanuginosum*, sur le sol, au soleil: 21° à la surface; 9° à 5 cm de profondeur.

A titre provisoire, je crois qu'on peut tirer de ces mesures, encore peu nombreuses, les conclusions suivantes:

1° Dans la zone alpine, surtout, le climat local de stations très rapprochées (et du reste comparables) peut présenter souvent des différences considérables sous le rapport thermique.

2° C'est surtout par temps clair, au soleil, que ces différences sont le plus accusées.

3° La température prise dans les touffes de mousses saxicoles, au soleil, est, dans la règle, notablement plus élevée que celle de l'air.

4° Cette température des touffes, placées dans les mêmes conditions, peut être différente suivant l'espèce (coloration, densité, humidité, etc.).

Lumière

Pour les radiations lumineuses aussi, l'absorption par l'atmosphère des hautes régions étant considérablement réduite, la quantité d'énergie actinique qui arrive au sol et aux végétaux est notablement plus considérable qu'à la plaine.

En outre, la lumière, dans ces régions, présente une composition différente: elle est plus riche en rayons bleus, violets et ultraviolets, à courte longueur d'onde.[1]

En outre de l'action directe de ces radiations chimiques sur les processus physiologiques, il faut tenir compte encore de l'action ionisante sur l'air, plus forte dans la zone alpine. Il est probable que, pour les mousses aussi, et dans certaines conditions, cette action favorise l'assimilation de l'acide carbonique.

On peut admettre ainsi que, pour les mousses alpines, le déficit thermique, à certaines saisons, est compensé partiellement par l'insolation si intense dans les régions supérieures. On sait que l'élaboration des matériaux constructifs de la plante, sous l'action de la lumière (assimilation), peut s'effectuer même à des températures très basses (— 40°). Il est très probable que, chez bon nombre de mousses alpines, l'activité créatrice ne cesse pas complètement en

[1] Je ne sais si la radiation ultraviolette qui favorise la formation des fleurs des phanérogames, a une influence correspondante sur les mousses.

hiver. Celles mêmes qui sont recouvertes de neige ne sont pas entièrement privées de lumière.[1]

La maturation du sporogone, chez certaines espèces, se poursuit, en effet, sous la neige.[2] G. Senn (1922, p. 154) fait ressortir que ce qui importe pour les plantes alpines en général, n'est pas seulement la quantité totale de lumière qu'elles reçoivent, mais plutôt l'intensité de cette lumière.

La radiation intense par réflexion sur les névés et les glaciers, contribue, dans certaines stations, à augmenter l'action de la lumière.

Les mousses sciaphiles, peu représentées dans la zone alpine, habitent dans les anfractuosités, les cavités et sur les parois et les pentes tournées au Nord ou très ombragées. Herzog (1926, p. 22) note que sur 105 espèces de mousses haut-alpines 57 (soit le 54 %) sont des photophiles.

Vent

L'atmosphère des hautes régions est constamment en mouvement. La vitesse du vent, et par conséquent son action sur les végétaux, augmente avec l'altitude. Les vitesses moyennes sont d'après J. Maurer

vers 400 m. 3,5 m. à la seconde,
2100 m. 6 m.
2500 m. 7,7 m.
3100 m. 9,3 m.

C'est au printemps et en été que soufflent les vents violents. Au printemps, alors que le vent souffle par des températures basses, le risque de dessication est considérable dans les stations non abritées. Selon Kihlmann, c'est à ce facteur qu'il faut attribuer la netteté avec laquelle la forêt s'arrête dans les Alpes. Mais R. Chodat remarque que l'insolation très forte au printemps, à un moment où le sol est encore gelé, active beaucoup la dessication dans les Alpes, et suffirait à expliquer la destruction des arbres.

En ce qui concerne l'action mécanique du vent, il faut remarquer que les mousses croissant au niveau du sol où la force du vent est diminuée, et jouissant en général de la protection d'autres plantes, et des inégalités du terrain, sont moins exposées à l'action érodante

---

[1] Rübel, Acta S. N. G. St. Gallen 1906, p. 68.

[2] J.-B. Schnetzler, Procès verbal Soc. vaudoise Sc. nat. 6 mars 1878: «Venance Payot est disposé à croire que ces mousses *(Dicranella squarrosa* et *Mnium rostratum)* fructifient sous la neige.»

du vent qui charrie, en été, souvent du sable, en hiver, des cristaux de glace.[1]

La croissance en touffes ou en gazons denses et serrés de beaucoup d'espèces alpines, surtout des saxicoles, constitue du reste une protection efficace contre l'action nocive du vent. L'une des mousses les plus résistantes à cette action est le *Rhacomitrium lanuginosum*, qui habite les stations les plus exposées, et que l'on peut qualifier de mousse aquilonaire.

Les stations exposées aux vents dominants et celles abritées de ces vents, présentent, dans la règle, des florules muscinales différentes, les espèces apénémophiles recherchant les stations abritées.

Humidité et sécheresse

La caractéristique de l'état hygrométrique, pour les hautes altitudes, réside dans ses variations rapides et fréquentes et ses extrêmes très écartés: une saturation complète de l'air pouvant alterner avec une sécheresse presque parfaite. La rapidité de l'évaporation est augmentée par suite de la diminution de la pression atmosphérique.

D'une manière générale, les chaînes de montagne agissent comme des condensateurs de la vapeur d'eau atmosphérique: leur climat est notablement plus humide que celui de la plaine: la fréquence des précipitations et la quantité d'eau tombée augmente avec l'altitude.

En outre, l'époque du maximum des précipitations, qui est en hiver au pied des montagnes, s'observe au contraire en été (juillet) pour les stations élevées. Les totalisateurs Mougin donnent des chiffres très élevés, atteignant et dépassant 4 m. pour les précipitations dans la zone nivale.

Le nombre des jours pluvieux, qui, pour les mousses, a plus d'importance que la quantité d'eau tombée, est notablement plus considérable en été qu'en hiver; celui-ci est la saison claire et sèche pour les hauteurs.

Dans les zones élevées, les nuages à pluie (nimbus) sont souvent en contact avec le sol et ils s'y condensent sous la forme de gouttelettes d'eau. Le nombre des journées de brouillard augmente avec l'altitude:

stations des vallées profondes du versant N	19,6	jours	par	an
„ à 1000 m.	61	„	„	„
„ des sommets et des cols élevés	160	„	„	„

[1] Il se peut même que l'eau à l'état vésiculaire (gouttelettes) charriée par le vent, exerce une action érodante lorsqu'il atteint une certaine vitesse.

D'autre part, la zone alpine offre des contrastes très marqués de stations très sèches à côté de très humides (bords des névés, des ruisseaux, vallécules et combes à neige, etc.). Dans cette zone, c'est surtout dans les stations humides et fraîches que les mousses s'établissent et se développent le plus.

Mais la basse température de l'eau est cause que, même dans ces stations, les mousses présentent des caractères xérophytiques accusés. La station sur le sable et le gravier arrosés d'eau glaciaire, quoique très humide, est physiologiquement sèche. De même dans les ruisseaux des hautes régions, les mousses sont exposées souvent à la disette d'eau, soit par le tarissement périodique ou accidentel, soit par le gel.

Les stations où la neige s'accumule en hiver, par suite de glissements, avalanches, etc., sont très humides et même inondées lorsque la neige fond au printemps et au commencement de l'été. Plus tard, en été et en automne, ces mêmes stations peuvent devenir très sèches. Les mousses qui les habitent sont des hydrotropophytes: hydrophytes au printemps, xérophytes en été (exemple: *Bryum ventricosum* et *B. neodamense* sur la grève du Lac Lioson).

Pour la plupart de ces espèces qui habitent les fossés et les marécages sujets à la dessication périodique, il existe des formes saisonnières différentes: hygromorphoses et xéromorphoses. La fécondation des archégones s'accomplit sur les formes hygrophytiques, la maturation du sporogone et la sporose sur les formes xérophytiques.

Malgré l'humidité du climat de la zone alpine, la végétation des bryophytes de cette zone est caractérisée par un facies xérophytique accusé, qui se remarque même chez des espèces hydrophiles et aquatiques (*Grimmia mollis* p. ex.). Le caractère xérophytique de la végétation des moraines, des rochers émergeant des névés, au bord des glaciers, etc. correspond à l'action desséchante considérable qu'exercent en été, sur l'atmosphère, les glaciers et les névés.

Selon G. Senn (1922, p. 154), la majorité des plantes alpines ne peuvent pas être regardées comme des xérophytes. Les caractères morphologiques et anatomiques que l'on a considérés comme xérophytiques, ne sont pas des adaptations écologiques, mais sont des suites nécessaires de la basse température de l'atmosphère et de l'intensité lumineuse élevée. Ce sont ces facteurs, et non pas la sécheresse, qui conditionnent leur mode de croissance et leur forme. Autant que je puis en juger, cette manière de voir se vérifie pleinement pour les mousses aussi.

Neige

Ce facteur prend, à mesure que l'on s'élève, une importance de plus en plus considérable pour la végétation muscinale. Pour les

mousses aussi, la neige agit comme agent protecteur, et cela de plusieurs façons. D'abord contre les variations brusques et étendues de la température et de l'humidité, contre l'action du vent, en hiver, puis en empêchant le réveil printanier prématuré, accompagné de risques de gel, comme source d'humidité au printemps et en été (10 cm. neige correspondent à environ 0,8 cm. de pluie), et enfin comme agent mécanique capable de modifier la surface du sol.

Les mousses résistent fort bien, en général, à la persistance du recouvrement par la neige: la durée de cette couverture exerce une influence très marquée sur la végétation muscinale. Pour certaines stations où une couche de neige d'épaisseur considérable a été accumulée par le vent, les glissements, les avalanches, etc., la période pendant laquelle le terrain est découvert, peut être réduite à quelques semaines ou à quelques jours. La quantité de neige tombée en hiver importe, pour les mousses, en ceci principalement qu'elle détermine, dans une certaine mesure, la durée de la période de végétation et le degré d'humidité à l'époque de la fonte des neiges.

Selon J. Maurer (Schneegrenze... etc. Jahrbuch des schweiz. Skiverbandes 1910, p. 78) la proportion de la neige, dans la précipitation totale, est, pour les Alpes suisses, aux différentes altitudes:

à 400 m.	10 %	à 1400 m.	38 %	à 2400 m.	74 %
600	15	1600	45	2600	80
800	20	1800	52	2800	85
1000	26	2000	60	3000	90
1200	32	2200	66	3200	95

Nous verrons, en étudiant l'écologie des sociétés de mousses, que les combes et vallécules nivales possèdent une florule spéciale, composée d'espèces psychrophiles.

Facteurs biotiques, concurrence vitale et symbiose dans la zone alpine

Avec l'altitude, la concurrence des végétaux supérieurs va en diminuant pour les bryophytes, et leur proportion relative dans la végétation augmente; ce qui a valu aux hautes régions l'appellation de région des mousses.

A l'étage inférieur, un certain nombre de mousses des forêts accompagnent les pionniers de la végétation arborescente jusqu'à la limite extrême de leur ascension, se contentant de l'abri précaire et souvent à peine suffisant des forêts d'arbustes en miniature (*Hylocomium* spp.). Ces arbustes couchés (*Pinus pumilio*, *Juniperus*, *Alnus*, *Rhododendron*, etc.), et, plus haut, les graminées et Caricées haut-alpines représentent, pour les mousses, une protection efficace contre

le glissement des neiges et la désaggrégation superficielle du terrain, particulièrement actifs au printemps.

Dans les pâturages et les prairies, la place laissée libre sur le sol par les phanérogames est très réduite: les mousses n'y peuvent occuper que certaines stations spéciales: creux du terrain, blocs et rochers.

Avec les gazons continus disparaissent les concurrents principaux des mousses, ce qui permet à celles-ci de se développer et de s'étendre autant que le permettent les conditions écologiques. Mais, avec les phanérogames disparaît aussi la protection qu'ils représentent pour les espèces muscinales qui vivent à leur abri.

A l'étage supérieur de la zone alpine, la végétation des mousses est encore riche et bien développée partout où les conditions d'humidité et de stabilité du terrain le permettent. A l'étage nival, les concurrents principaux des mousses, spécialement pour les espèces saxicoles, sont les lichens.

En ce qui concerne les conditions édaphiques, il y a lieu de noter que, dans les zones élevées, la diversité des stations, avec celle dans la configuration topographique, est très grande; les surfaces libres des rochers y sont considérables. Cette diversité diminue cependant notablement à l'étage nival.

Dans les hautes régions, l'instabilité du terrain, par suite du ruissellement de l'eau, du glissement des neiges, de l'éboulement par le gel et le dégel, etc., est le facteur principal qui limite l'occupation par les mousses. Cette instabilité augmente avec l'altitude: elle est très marquée à l'étage nival. Ce ne sont pas surtout les facteurs climatiques qui font que les mousses deviennent rares aux hautes altitudes, mais bien plutôt le défaut de substrats appropriés: humus, terre, etc. En effet, sur les roches eugéogènes (schistes, etc.), les mousses montent notablement plus haut que sur les formations dysgéogènes.

La comparaison de la florule relativement riche du Combin de Corbassière (schistes micacés) avec celle d'un sommet de protogine de la chaîne du Mont-Blanc de même altitude, fournit un exemple typique de cette règle.

Un certain nombre de mousses jouent le rôle de pionniers, de fixateurs et consolidateurs du terrain dans les hautes régions: je mentionnerai comme telles les suivantes:

Dicranum spp.
Campylopus Schimperi
Ditrichum flexicaule var.
Philonotis alpicola
Oligotrichum
Pohlia cucullata
— *commutata*
— *gracilis*
Tetraplodon urceolatus
Diphyscium

Pogonatum piliferum — *Conostomum*
Polytrichum spp. — *Bartramia ithyphylla*
Oreas — — *subulata*, etc.

L'observation notée plus haut du *Dicranum falcatum*, au Col de Fenêtre, dont les touffes fixent le terreau dans les creux à neige, depuis plus de 50 ans, est un exemple typique de ce phénomène qui, dans certains cas, peut se poursuivre très longtemps.

J'ai signalé le fait qu'aux hautes altitudes, dans les stations favorables, l'utilisation du terrain par les mousses atteint son degré maximum. Je rappellerai à ce sujet les observations consignées dans mes «Additions à la Flore des Mousses de la Suisse» (Bull. Murithienne XL 1916—1918, p. 55). Comme exemple de l'utilisation intensive du terrain, dans les petites stations abritées où les mousses peuvent végéter à ces hautes altitudes, je relèverai le fait qu'une seule touffe, occupant 2 cm² environ de surface, était composée de 8 espèces différentes, dont 6 mousses (appartenant à 6 genres différents), une hépatique et un lichen.

Le nombre des espèces rapporté à l'unité de surface de la station où elles vivent, fournit une évaluation intéressante de cette utilisation (coefficient d'utilisation). Dans les petites stations privilégiées des hautes régions, elle paraît être d'autant plus intensive que les conditions générales du climat et du sol se font plus rudes et moins favorables.

Un autre exemple de l'utilisation intensive de la surface du sol par les mousses, dans la haute zone alpine, est l'observation suivante:

Tour d'Aï; *Nardaie* à *N. stricta*, sur 1 dm²: *Dicranum neglectum*, *Distichium capillaceum*, *Bryum capillare*, *Mnium orthorrhynchum*, *Timmia bavarica*, *Myurella julacea*, *Isopterygium pulchellum*, *Hypnum chrysophyllum*, *H. uncinatum*, *Marchantia polymorpha*, *Cephaloziella grimsulana*, *Cetraria islandica* et *Cladonia* sp.

Oréomorphoses

Sous cette appellation, je comprends toutes les biomorphoses que l'on peut considérer comme résultant de l'adaptation des mousses aux conditions écologiques spéciales présentes à la montagne, et plus particulièrement dans la zone alpine. Ces *oréomorphoses* sont, dans certains cas, très semblables aux *arctomorphoses* produites par le climat arctique et subarctique.

Beaucoup de ces modifications se sont fixées au cours des temps et ont donné naissance à des types considérés comme espèces distinctes.

Nous pouvons distinguer *a priori* deux catégories d'oréomorphoses: les unes d'origine climatique sont sous la dépendance des

facteurs combinés sécheresse, radiation lumineuse, conditions thermiques, etc. Les autres dépendent plutôt de conditions stationnelles particulières aux zones élevées, telles p. ex. que: sables et limons glaciaires, eaux glaciaires à température très basse, toits des chalets recouverts d'humus, etc. etc.

Les caractères généraux propres aux oréomorphoses d'origine climatique, sont surtout ceux en relation avec la sécheresse physiologique du substrat et la radiation actinique et thermique considérable auxquelles les mousses alpines sont exposées. Malgré l'humidité généralement élevée du climat alpin, le facies xérophytique domine, comme nous l'avons déjà remarqué, chez les mousses des régions élevées. Il se manifeste principalement par les caractères suivants: croissance en touffes serrées ou en coussinets denses (*compactaria alpina* de Loeske), réduction de la taille et de la surface foliaire (ex. *Dicranum pumilum*, *Meesea minor*, *Neckera jurassica*, etc.), concavité et imbrication des feuilles, chez les pleurocarpes surtout;

Aulacomnium palustre var. *alpestre* Schimp.
Philonotis fontana var. *borealis* Hagen
Orthothecium chryseum dérivé de *O. rufescens*
Ptychodium plicatum var. *hyperboreum* et var. *erectum* Culm.
Brachythecium albicans var. *alpinum*
B. salebrosum var. *arcticum* Berggr., *B. turgidum*
B. collinum var. *subjulaceum* Pfeffer
E. strigosum var. *praecox*
Plagiothecium Roeseanum var. *subjulaceum* Meylan
P. Ruthei var. *imbricatum* Meylan, *P. obtusifolium*
Isopterygium Muellerianum var. *myurum* Pfeffer
Hygroamblystegium curvicaule dérivé de *H. filicinum*
Drepanocladus uncinatus var. *subjulaceus* Schimp.
Drepanium Vaucheri var. *coelophyllum* Mol.
D. revolutum var. *Molendoanum* Schimp.
Rhytidium rugosum var. *subjulaceum* Meylan et var. *boreale* Lange.[1] (Pl. XXVII 1), etc. etc.

Certaines formes haut-alpines sont identiques à d'autres désertiques ou tropicales: ainsi *Bryum argenteum* var. *lanatum*.

Les pigments foncés protecteurs contre l'excès de lumière s'observent fréquemment chez les mousses alpines, surtout chez les saxicoles: dans la règle, les mousses habitant sur les roches de couleurs les plus claires, sont elles-mêmes les plus foncées. Ex. *Andreaea* spp.,

[1] Cette tendance des Hypnacées à devenir «straminoïdes» dans les hautes régions, a été déjà signalée par Berggren (1875)) pour les mousses des régions polaires.

Dicranoweisia crispula var. *atrata*, *D. cirrata* var. *atrata* Amann, *Dicranum Bonjeani* var. *atratum* Pfeffer, etc.

Certaines espèces présentent des formes vernales rougies (par formation d'anthocyane probablement): *Bryum turbinatum*, *B. Harrimani*, *B. Schleicheri*, *Pohlia Ludwigii*, etc.). Cette pigmentation rouge est caractéristique pour *Drepanocladus sarmentosus*, *D. purpurascens*, *D. Rotae*.

En ce qui concerne le sporophyte, l'effet des conditions écologiques haut-alpines se manifeste, pour beaucoup d'espèces, par la stérilité habituelle ou constante; ces espèces sont réduites à la reproduction végétative.

Espèces constamment stériles de la zone alpine (en Suisse):

Sphagnum compactum
Campylopus Schwarzii
— *Schimperi*
Ditrichum zonatum
Didymodon rufus
Grimmia torquata
— *atrata*
Merceya
Bryum oeneum
Mnium hymenophylloides
— *nivale*
— *cinclidioides*
Aulacomnium turgidum
Diphyscium var. alpinum
Orthothecium chryseum
— *rubellum*
Neckera jurassica
Myurella apiculata
Brachythecium latifolium
Hygroamblystegium curvicaule
Drepanium procerrimum
— *Bambergeri*
— *revolutum* [1]
— *Vaucheri*
Hygrohpnum Goulardi
— *norvegicum*
— *polare*
Rhytidium rugosum

L'action sur le sporophyte se traduit par la réduction du seta: les mousses à seta très long sont rares ou nulles dans la zone alpine. L'opercule est raccourci (pas d'opercule rostré: *Eurynchium cirrhosum* p. ex. a un bec court).

Le péristome est, en général, moins développé: il se réduit et se simplifie par disparition des cils (*Bryum* sp., *Bartramia subulata*, etc.). Les mousses gymnostomes sont cependant rares ou nulles dans la zone alpine.

Parmi les oréomorphoses stationnelles, nous pouvons distinguer:

des *oréo-hydromorphoses* sur le limon, le sable et le gravier glaciaire:

Rhacomitrium mollissimum, *R. glaciale*, *Ptychodium trisulcatum*, *Pohlia cucullata*, *P. commutata*, *P. gracilis*, etc.

des *oréo-pélomorphoses* des eaux froides et très froides:

Diobelon var. *frigidus*, *Bryum Schleicheri* var. *latifolium* et var. *rosaceum* (Pl. III 2), *B. Harrimani*, *B. ventricosum* var. *obtusifolium*,

[1] *D. revolutum* fructifie bien dans les montagnes du Turkestan.

B. turgens, *B. neodamense* var. *ovatum*, *Mniobryum albicans* var. *glaciale*, *Brachythecium turgidum*, *B. latifolium*, etc.

Les variétés que l'on doit considérer comme des oréomorphoses, sont trop nombreuses pour être énumérées ici. Par contre, il paraît intéressant d'indiquer un certain nombre d'oréomorphoses fixées, qui ont été distinguées comme espèces ou sous-espèces autonomes:

Espèces	*dérivées du type:*
Andreaea alpestris	*A. petrophila*
A. sparsifolia	— (cryptomorphose)
A. crassinervia	*A. Rothii* (hygromorphose)
Hymenostomum Meylani	*H. microstomum*
Molendoa tenuinervis	*M. Hornschuchiana*
Dicranum latifolium Amann	*D. Bonjeani*
D. neglectum	*D. scoparium*
D. brevifolium	*D. Mühlenbeckii*
D. groenlandicum	*D. elongatum* (arctomorphose)
D. Sendtneri	
Campylopus Schimperi	*C. subulatus*
Dicranodontium alpinum	*D. longirostre*
Ceratodon dimorphus	*C. purpureus*
C. crassinervis Amann	
C. mollis Amann	
Ditrichum nivale	*D. vaginans*
Didymodon alpigena	*D. rubellus*
D. ruber	
Leptodontium styriacum	*L. flexifolium*
Streblotrichum flavipes	*S. convolutum*
Tortella fragilis	*T. tortuosa*
T. Fleischeri	— (hélomorphose)
Barbula rufa	*B. reflexa*
B. poenina Amann	*B. spadicea*
B. icmadophila	*B. gracilis*
B. Kneuckeri	*B. fallax*
Aloina brevirostris	*A. rigida*
Desmatodon suberectus	*D. latifolius*
Tortula obtusifolia	*T. atrovirens*
Syntrichia gelida Amann	*S. montana*
Trichostomum muticum	*T. crispulum*
Schistidium confertum	*S. apocarpum*
S. atrofuscum	
Grimmia triformis	*G. Doniana* (sec. Loeske)
G. Hagenii	*G. incurva*
G. andreaeoides Limpr.	*G. torquata* (sec. Loeske)
G. calvescens Kindb.	*G. funalis*
Dryptodon anomalus	*D. Hartmani*
Rhacomitrium mollissimum	*R. canescens*
Orthotrichum juranum	*O. cupulatum*
O. sardagnanum	
O. Killiasii	*O. speciosum*

O. Sturmii	*O. rupestre*
O. Arnellii	*O. pallens*
O. paradoxum	
Funaria microstoma	*F. hygrometrica*
Mielichhoferia elongata	*M. nitida*
Pohlia carinata	*P. commutata*
P. Berniae Herzog	*P. nutans*
Bryum compactum	*B. pendulum*
B. inflatum	*B. arcticum*
B. micans	
B. fallax	*B. pallens*
B. versisporum	
B. callicarpum	
B. helveticum	
B. sagittaefolium	*B. Duvalii*
B. Schleicheri	*B. turbinatum*
B. Harrimani	
B. Killiasii	*B. archangelicum*
B. languardicum	*B. lacustre*
B. microlacustre Amann	
B. Kaurinianum	*B. inclinatum*
B. Graefianum	
B. pseudo-Graefianum Amann	
B. bernense	
B. bimoideum	*B. ventricosum*
B. pedemontanum	
B. percomatum Amann	
B. Reyeri	
B. arctogaeum	*B. intermedium*
B. albulanum Amann	
B. juranum Amann	
B. fuscum	
B. Culmanni	*B. caespiticium*
B. microcaespiticium Amann	
B. delphinense	*B. pallescens*
B. veronense	*B. argenteum*
B. Mühlenbeckii	*B. alpinum*
B. Britaniae Amann	*B. Mildeanum*
B. elegans	*B. capillare*
B. perlimbatum Amann	
Mnium pseudo-Blyttii Amann	*M. orthorrhynchum*
M. subglobosum	*M. punctatum*
Bartramia subulata	*B. ithyphylla*
Philonotis Tomentella	*P. fontana*
Neckera jurassica Amann	*N. turgida* (Pl. XXI 1, 2)
N. Besseri	*N. complanata*
Lesquereuxia saxicola	*L. striata*
L. glacialis Amann	
Pseudoleskea radicosa	*P. filamentosa*
P. decipiens	

Pseudoleskeella ambigua	*P. catenulata*
Orthothecium strictum	*O. intricatum* (Pl. XXIII 2)
O. binervulum	
Ptychodium affine	*P. plicatum*
P. hyperboreum	
P. pallescens	
P. abbreviatum	
Brachythecium tauriscorum	*B. glareosum*
B. turgidum	*B. salebrosum*
B. latifolium	*B. rivulare*
B. Starkei	*B. curtum* (sec. Loeske)
B. micropus	*B. reflexum*
B. tromsöense	
B. dovrense	
B. gelidum	*B. glaciale*
B. trachypodium	*B. velutinum*
B. Payotianum	
B. Rübelii	
Eurynchium cirrosum	*E. Vaucheri* (Pl. VII 1)
E. diversifolium	*E. strigosum*
Plagiothecium laetum	*P. denticulatum*
P. pseudolaetum	*P. Ruthei*
Amblystegium ursorum Amann	*A. subtile*
Hygroamblystegium curvicaule	*H. filicinum*
Cratoneurum sulcatum	*C. commutatum*
C. ptychodioides	*C. falcatum*
Drepanocladus purpurascens	*D. exannulatum*
D. Rotae	
D. Schulzei	*D. fluitans*
D. pseudostramineum	
Ctenidium subplumiferum	*C. molluscum*
Drepanium dolomiticum	*D. fastigiatum*
D. orthocarpum Amann	
D. Vaucheri	*D. cupressiforme*
Calliergon Richardsoni	*C. cordifolium*
C. nivale	*C. stramineum*
Hylocomium alaskanum	*H. splendens* (Pl. XII 1, 2)
H. calvescens	*H. squarrosum*, etc.

Il faut remarquer que chez certaines de ces oréomorphoses, l'inflorescence est devenue synoïque par régression, alors que, chez le type, elle est dioïque ou autoïque.

Étude statistique de la répartition zonale des mousses suisses
Limites altitudinales

Il y a, d'une manière générale, pour l'aire de répansion verticale de chaque espèce de mousses, des limites d'altitude inférieure et supérieure qu'elle ne dépasse qu'exceptionnellement ou pas du tout.

Les indications de ces limites sont relativement faciles à donner lorsqu'on considère des territoires d'étendue restreinte.[1] A mesure que le territoire considéré est plus étendu, il devient plus malaisé de fixer ces limites d'une manière absolue, et il faut se contenter d'indiquer dans quelle zone a lieu le maximum de développement et de répansion de l'espèce considérée, ou, autrement dit, le *centre de gravité de l'aire de répansion* verticale de l'espèce.[2]

Suivant que l'on considère la fréquence, le développement général ou la fructification des espèces, ce centre de gravité peut ne pas se trouver dans la même zone. C'est le centre de gravité par rapport à la fréquence de l'espèce que nous considérons ici.

La situation du centre de gravité peut être, pour certaines espèces, différente en Suisse, de ce qu'elle est dans les pays environnants. Cela tient p. ex. au fait que certaines mousses ne trouvent pas chez nous, dans les zones inférieures, des stations où leurs exigences édaphiques sont satisfaites, et qu'elles sont réduites à habiter les zones supérieures où ces stations sont plus fréquentes.

Exemples: *Andreaea petrophila* (stations achaliciques) rare dans la zone inférieure, *Desmatodon cernuus* subalpin en Suisse, à 15 m. d'altitude près d'Anvers, *Dryptodon atratus* et *Grimmia arenaria*, alpins en Suisse, etc.

C'est à des faits de cet ordre qu'est due la fréquence relative des espèces achalicicoles dans la zone inférieure de la région insubrienne.

En ce qui concerne la répartition des espèces entre les différentes zones, nous pouvons distinguer les catégories suivantes:

1° espèces habitant une seule zone à l'exclusion des autres (où elles ne se trouvent qu'accidentellement ou pas du tout). Ces espèces exclusives forment *l'élément monozonal,*

2° espèces habitant dans deux zones adjacentes: *élément dizonal,*

3° espèces se trouvant dans trois zones: *élément trizonal,*

4° espèces se trouvant dans les quatre zones, c.-à-d. indifférentes à l'altitude ou hypso-adiaphores (höhenvag), comme je les ai nommées autre part. (Ex. *Schistidium apocarpum*, *Rhacomitrium lanuginosum*, etc.). (Amann J. 1922, p. 55.)

Les éléments monozonal et dizonal peuvent être réunis sous la désignation *d'éléments éclectiques*, par opposition aux *éléments indifférents* qui comprennent les éléments trizonal et tétrazonal.

La florule de chaque zone est composée d'éléments appartenant à ces quatre catégories. En outre de l'élément monozonal exclusif et caractéristique, cette florule comprend aussi des espèces immigrées de zones inférieures ou supérieures, où se trouve leur centre

[1] Comme l'ont fait p. ex. Molendo pour les Tauern, Pfeffer pour les Alpes grisonnes, Röse pour la Thuringe, etc.

[2] C'est pour cette raison que je renonce, ici, à tenir compte, pour cette étude statistique, des subdivisions des différentes zones proposées par divers auteurs.

de gravité, puis des éléments émigrants dont le centre de gravité se trouve dans cette zone, mais qui, de là, passent dans les zones supérieures ou inférieures.

A ce propos, nous remarquerons que la nature physique et chimique du terrain influe sur la migration des mousses. C'est ainsi que la remarque de THURMANN (1849), que la masse des espèces communes s'élève plus haut dans les montagnes à roches eugéogènes que dans les dysgéogènes, s'applique aussi aux bryophytes. La végétation muscinale des montagnes à roches dysgéogènes diffère davantage de celle des plaines que ce n'est le cas pour les eugéogènes.

D'une façon générale, il est manifeste que les terrains calcaires, plus secs et plus chauds, favorisent l'ascension des espèces des zones inférieures; tandis que, sur les terrains siliceux, plus humides et plus froids, on observe une descente des mousses des zones supérieures.

La dépression de la limite du gazon continu, que l'on observe sur les calcaires (2650—2700 m), par rapport à l'altitude où elle se trouve sur les gneiss p. ex. (2800—2850 m.), se manifeste très nettement aussi pour les mousses.

Les mousses hydrophiles et amphibies montent très haut dans la zone alpine; beaucoup de ces espèces rentrent dans la catégorie des mousses indifférentes à l'altitude. C'est principalement le cas pour les calciphiles et pour les indifférentes sous le rapport chimique.

On observe, dans certaines stations particulières des zones inférieure, moyenne et subalpine, telles p. ex. que les environs immédiats des cascades et des chûtes d'eau considérables, une fréquence souvent remarquable de colonies erratiques descendues des zones supérieures.

Observations: Bryum Schleicheri descend jusqu'au Rhône en suivant l'Avançon de Morcles, *Hygroamblystegium curvicaule*, jusqu'à Ardon dans la Lizerne, *Hygrohypnum dilatatum* près Evionnaz (500 m.), etc.

Molendoa Sendtneriana descend dans les gorges de l'Aar, près Meiringen, et dans celles de l'Eau Noire au-dessus d'Aigle, à 600 m. env., etc.

Les facteurs principaux auxquels il faut attribuer ce fait, sont:

1° la dépression de la température, l'humidité constante et très forte,

2° la formation d'humus considérable.

En outre de l'immigration récente par les cours d'eau, ces colonies de mousses alpines peuvent être considérées parfois comme des reliquats de l'époque glaciaire.

Sur le Plateau suisse et dans les vallées du Rhin et du Rhône, nous retrouvons un certain nombre d'exemples caractéristiques de colonies erratiques de mousses subalpines et alpines, telle par ex.:

Dicranowisia crispula sur l'erratique du Plateau

Dicranum Mühlenbeckii et *D. fuscescens* dans les forêts du Plateau

Aongstroemia près Altdorf et dans la vallée du Rhône, à 800 m.

Schistidium confertum sur l'erratique du Plateau

Timmia austriaca: vallées du Rhône et du Rhin (400 m.)

T. norvegica: vallée du Rhin (400 m.)

Myurella julacea: vallée du Rhin (400 m.)

M. apiculata: à Chippis, vallée du Rhône (540 m.), etc.

Grimmia alpestris descend à 800 m. dans la vallée de la Reuss.

Remarque

En ce qui concerne la répartition des espèces dans les différentes zones, ainsi que la fixation de leur centre de gravité de répansion, il y a lieu de remarquer que ces attributions, telles que je les donne dans les tableaux ci-après, ont un caractère souvent approximatif et parfois quelque peu arbitraire. Elles résultent d'un matériel très considérable de données et d'observations faites sur le terrain, mais pourront être modifiées ensuite de recherches subséquentes.

Elément monozonal I

Espèces exclusives et caractéristiques de la zone inférieure

Sphagnum balticum, rufescens
Ephemerum cohaerens, sessile
Acaulon piligerum
Phascum Floerkeanum, curvicollum, rectum
Aschisma carniolicum
Hymenostomum squarrosum
Weisia gymnostoma, rutilans, Ganderi
Eucladium verbanum
Dicranum spurium
Campylopus Mildei, polytrichoides, brevipilus
Leucobryum albidum
Fissidens Arnoldi, Bambergeri, cyprius, rivularis, minutulus, Mildeanus, rufulus, grandifrons
Octodiceras Julianus
Trochobryum carniolicum
Pterigoneurum subsessile, lamellatum
Pottia Starkeana, mutica
Didymodon luridus, cordatus, ligulifolius, riparius
Trichostomum caespitosum, triumphans, Baurianum, nitidum
Hyophila riparia
Hydrogonium Ehrenbergii
Timmiella anomala, T. Barbula
Tortella caespitosa
Pleurochaete squarrosa
Barbula valida, sinuosa, Hornschuchiana, revoluta
Aloina aloides
Crossidium squamiferum
Tortula Fiorii, cuneifolia, canescens
Syntrichia latifolia, laevipila, pagorum
Dialytrichia Brebissoni
Grimmia crinita, Lisae
Brachysteleum incurvum
Orthotrichum microcarpum, Shawii
Pyramidula tetragona
Physcomitrium acuminatum
Enthostodon Templetoni, fascicularis
Funaria dentata, mediterranea
Anomobryum juliforme
Epipterygium Tozeri
Bryum Geheebii, Gerwigii, bicolor, versicolor, arenarium, Klinggraeffii, murale, gemmiparum, torquescens, Haistii
Philonotis rigida, marchica, laxa
Fontinalis arvernica, Kindbergii
Cryphaea heteromalla
Neckera pennata
Fabronia pusilla
Habrodon Notarisii
Anomodon tristis, rostratus
Pseudoleskea Artariaei
Thuidium pulchellum, punctulatum
Cylindrothecium cladorhisans
Brachythecium Rotaeanum
Eurynchium speciosum, Stokesii, meridionale
Rhynchostegiella curviseta, Teesdalei, pallidiseta
Rhychostegium megapolitanum, rotundifolium

Raphidostegium demissum
Thamnium Lemani
Hygroamblystegium fluviatile
Drepanium resupinatum
Heterophyllum Haldanianum

Récapitulation

Acrocarpes	84
Pleurocarpes	26
	110

Elément monozonal M

Espèces exclusives de la zone moyenne

Sphagnum Dusenii, fallax, riparium, fimbriatum, crassicladum
Ditrichum vaginans
Ulota Drummondii
Orthotrichum callistomum
Pohlia bulbifera
Mniobryum calcareum
Catharinea tenella
Plagiothecium latebricola
Hygrohypnum subenerve

Récapitulation

Acrocarpes	6
Pleurocarpes	2
	8

Elément monozonal S

Espèces exclusives de la zone subalpine

Sphagnum auriculatum
Andreaea Huntii
Pleurowcisia Schliephackei
Dicranowcisia intermedia
Cynodontium schisti
Dicranodontium circinatum
Ceratodon mollis, crassinervis
Tortella Fleischeri
Schistidium lineare
Orthotrichum paradoxum, Arnellii
Tayloria tenuis, acuminata, splachnoides, Rudolphiana
Tetraplodon mnioides
Funaria microstoma
Merceya ligulata
Pohlia ambigua, Rothii, pulchella
Bryum versisporum, pycnodermum, Kaurinianum, percomatum, clathratum
Mnium lycopodioides, amblystegium, medium, rugicum, subglobosum
Thuidium Blandowii
Ptychodium affine
Brachythecium erythrorhizon
Plagiothecium piliferum
Amblystegium compactum
Chrysohypnum decursivulum
Drepanocladus contiguus, orthophyllus
Drepanium pallescens, recurvatum, orthocarpum

Récapitulation

Acrocarpes	30
Pleurocarpes	11
	41

Elément monozonal A

Espèces exclusives de la zone alpine

Andreaea angustata, frigida, sparsifolia (n), *alpestris* (n), *nivalis* (n)
Voitia splachnoides
Molendoa Hornschuchiana, tenuinervis (n)
Dicranoweisia compacta (n)
Oreas Martiana (n)
Oreoweisia serrulata
Cynodontium alpestre
Dicranum fulvellum (n), *falcatum* (n), *pumilum* (n), *groenlandicum* (n), *latifolium, brevifolium, Sendtneri*
Trematodon brevicollis (n)
Barbula rufa (n), *poenina, gelida* (n)
Steblotrichum bicolor
Desmatodon systylius (n), *suberectus* (n), *spelaeus, Wilczekii, Laureri*
Grimmia triformis (n), *apiculata* (n), *Holleri* (n), *incurva* (n), *elongata* (n), *caespiticia* (n), *mollis* (n), *Limprichtii*
Schistidium papillosum (n)
Dryptodon atratus (n), *anomalus*
Rhacomitrium mollissimum
Orthotrichum Limprichtii (n), *Killiasii* (n)
Encalypta commutata (n)
Dissodon Froelichianus (n), *splachnoides*
Tetraplodon urceolatus
Plagiobryum demissum
Pohlia rubella, Ludwigii
Bryum compactum (n), *arcticum* (n), *acutum, archangelicum, languardicum, Killiasii, mamillatum, pseudo-Graefianum, bernense, subexcurrens, Baurii arctogaeum, albulanum, juranum, subcirratum, limosum, subglobosum, pseudo-Kunzei, microcaespiticium, subrotundum, valesiacum, Dixoni* (n), *arduum* (n), *perlimbatum* (n)
Mnium nivale, cinclidioides
Bartramia subulata (n)
Conostomum boreale (n)
Timmia comata
Polytrichum sexangulare (n)
Orthothecium strictum, chryseum
Lesquereuxia glacialis (n)
Pseudoleskea ambigua (n)
Ptychodium trisulcatum, abbreviatum
Brachythecium Payotianum (n), *tauriscorum, turgidum, latifolium*
Eurynchium nivium (n)
Amblystegium ursorum, pachyrrhizon
Hygrohypnum styriacum, arcticum, norvegicum
Calliergon nivale (n)
Hylocomium alaskanum

(Les espèces marquées (n) montent jusqu'à l'étage nival)

Récapitulation

Acrocarpes	80
Pleurocarpes	18
	98

Elément dizonal I M

Espèces communes aux zones inférieure et moyenne

a) Centre de gravité dans la zone inférieure (i)

Archidium phascoides
Ephemerum serratum
Ephemerella recurvifolia
Physcomitrella patens
Acaulon muticum, triquetrum
Phascum cuspidatum, mitraeforme, piliferum
Mildeella bryoides
Astomum crispum
Pleuridium nitidum

Sporledera palustris
Hymenostomum tortile, microstomum
Dicranoweisia cirrata
Fissidens incurvus, crassipes
Pottia minutula, truncatula, intermedia, lanceolata
Trichostomum Bambergeri
Barbula vinealis
Tortula aestiva
Cinclidotus riparius, aquaticus
Schistidium brunnescens
Grimmia tergestina, leucophaea, orbicularis, trichophylla
Brachysteleum polyphyllum
Braunia sciuroides
Orthotrichum diaphanum, patens, Braunii, Schimperi, Rogeri, tenellum
Mniobryum carneum
Bryum Funkii
Mnium hornum
Catharinea angustata
Leptodon Smithii
Fabronia octoblepharis
Pterogonium gracile
Pseudoleskeella tectorum
Cylindrothecium Schleicheri
Eurynchium striatulum
Rhynchostegiella tenella, Jacquinii
Rhynchostegium confertum
Amblystegium hygrophilum, Juratzkanum, riparium, trichopodium
Hygroamblystegium irriguum
Chrysohypnum elodes, polygamum
Drepanocladus hamifolius

b) Centre de gravité dans la zone moyenne (m)

Sphagnum papillosum, cuspidatum
Pleuridium alternifolium, subulatum
Gyroweisia tenuis, acutifolia
Eucladium verticillatum
Oreoweisia Bruntoni
Dicranella Schreberi, rufescens
Dicranum undulatum, fulvum
Fissidens pusillus, exilis
Campylosteleum saxicola
Ditrichum pallidum
Trichostomum viridulum, mutabile
Cinclidotus fontinaloides
Zygodon viridissimus
Ulota Ludwigii, Bruchii, crispa, intermedia, crispula
Orthotrichum Lyellii
Splachnum ampullaceum
Physcomitrium sphaericum, eurystomum
Entosthodon ericetorum
Pohlia grandiflora, lutescens
Bryum pallido-cuspidatum
Mnium undulatum
Meesea longiseta
Aulacomnium androgynum
Breutelia arcuata
Pogonatum nanum
Buxbaumia aphylla
Neckera Besseri
Homalia trichomanoides
Pterigophyllum lucens
Anacamptodon splachnoides
Leskea polycarpa
Anomodon attenuatus, longifolius
Brachythecium laetum
Eurynchium velutinoides
Rhynchostegium rusciforme
Thamnium alopecurum
Isopterygium depressum, elegans
Drepanocladus lycopodioides, pseudofluitans
Calliergon turgescens
Hylocomium brevirostre

Récapitulation

Acrocarpes:

Centre de gravité dans la zone i 45
" " " " " " m 37 } 82

Pleurocarpes:

Centre de gravité dans la zone i 17
" " " " " " m 17 } 34

116

Elément dizonal M S

Espèces communes aux zones moyenne et subalpine

a) Centre de gravité dans la zone moyenne

Campylopus turfaceus
Seligeria erecta
Blindia trichodes
Streblotrichum flavipes
Zygodon gracilis
Tetrodontium repandum
Mnium spinulosum, stellare
Buxbaumia indusiata
Anomodon apiculatus
Drepanium fertile, reptile
Calliergon cordifolium

b) Centre de gravité dans la zone subalpine (s)

Sphagnum inundatum
Dicranella crispa
Dicranum majus
Seligeria calcarea
Dryptodon patens
Rhacomitrium fasciculare, affine, heterostichum
Orthotrichum sardagnanum, urnigerum, leucomitrium
Pohlia sphagnicola
Paludella squarrosa
Neckera turgida
Isothecium myosuroides
Camptothecium Geheebii
Brachythecium curtum
Plagiothecium undulatum, neckeroideum, laetum, Ruthei
Drepanium Sauteri
Calliergon Richardsoni
Hylocomium umbratum, loreum, calvescens

Récapitulation

Acrocarpes:
Centre de gravité dans la zone m 9 + s 12 = 21
Pleurocarpes:
Centre de gravité dans la zone m 4 + s 13 = 17
38

Elément dizonal S A

Espèces communes aux zones subalpine et alpine

(Les espèces (n) montent jusque dans l'étage nival)

a) Centre de gravité dans la zone subalpine (s)

Hymenostomum Meylani
Anoectangium compactum
Cynodontium gracilescens, fallax, torquescens
Dicranodontium aristatum
Blindia acuta (n)
Ceratodon dimorphus
Ditrichum zonatum
Leptodontium styriacum
Barbula icmadophila
Tortella fragilis (n)
Schistidium sphaericum (n)
Coscinodon humilis
Rhacomitrium aciculare, protensum, microcarpum
Amphidium lapponicum (n), *Mougeotii* (n)
Ulota curvifolia

Orthotrichum alpestre (n), *Schubartianum*
Tayloria serrata
Tetraplodon angustatus
Splachnum sphaericum
Mielichhoferia nitida (n), *elongata* (n)
Anomobryum filiforme
Pohlia polymorpha (n), *acuminata*
Bryum appendiculatum, microlacustre, Sauteri
Cinclidium stygium
Amblyodon dealbatus
Timmia norvegica (n)
Fontinalis squammosa
Lesquereuxia striata, saxicola (n)
Pseudoleskea radicosa
Heterocladium squarrosulum
Brachythecium trachypodium (n), *densum*
Eurynchium cirrosum (n), *diversifolium* (n)
Plagiothecium striatellum
Hygrohypnum molle, dilatatum, ochraceum
Drepanium dolomiticum (n)

b) Centre de gravité dans la zone alpine (a)

Andreaea crassinervia (n)
Weisia Wimmeriana
Dichodontium flavescens
Aongstroemia longipes
Oncophorus Wahlenbergii
Dicranella Grevilleana
Dicranum Blyttii, Starkii (n), *neglectum* (n), *elongatum* (n), *albicans* (n)
Metzleria alpina
Campylopus Schwarzii
Ditrichum nivale
Pottia latifolia (n)
Aloina brevirostris
Desmatodon latifolius (n)
Syntrichia aciphylla (n)
Schistidium atrofuscum
Grimmia arenaria, Doniana (n), *unicolor* (n), *sessitana* (n), *alpestris, torquata*
Orthotrichum juranum
Encalypta longicolla, apophysata (n)
Mniobryum vexans
Pohlia commutata (n), *cucullata* (n), *gracilis* (n)
Bryum helveticum, Graefianum, microstegium, Culmanni, veronense, Muehlenbeckii, Blindii, Britanniae (n)
Mnium hymenophylloides
Philonotis seriata, alpicola
Oligotrichum hercynicum
Pseudoleskea patens
Ptychodium decipiens, pallescens
Brachythecium glaciale (n)
Hygroamblystegium curvicaule
Ctenidium subplumiferum, procerrimum (n)
Drepanocladus purpurascens (n), *Rotae* (n)
Drepanium hamulosum, Bambergeri (n), *revolutum* (n)
Hygrohypnum cochlearifolium, alpinum
Calliergon sarmentosum

Récapitulation

Acrocarpes:

Centre de gravité dans la zone s 36		
" " " " " " a 44	80	
Pleurocarpes:		
Centre de gravité dans la zone s 14		
" " " " " " a 15	29	
		109

Elément trizonal I M S

Espèces communes aux zones inférieure, moyenne et subalpine

a) Centre de gravité dans la zone inférieure (i)

Gymnostomum calcareum
Pterygoneurum cavifolium
Didymodon tophaceus
Aloina rigida, ambigua
Syntrichia papillosa
Physcomitrium piriforme
Bryum erythrocarpum
Homalothecium fallax

b) Centre de gravité dans la zone moyenne (m)

Weisia crispata
Dicranella heteromalla
Dicranum montanum, flagellare, viride
Fissidens taxifolius
Seligeria Doniana, pusilla
Brachydontium trichodes
Ditrichum tortile, homomallum
Pottia Heimii
Trichostomum cylindricum
Barbula spadicea
Ulota americana
Orthotrichum stramineum, pumilum, affine, fastigiatum, leiocarpum, obtusifolium
Georgia pellucida
Pohlia proligera
Mnium rostratum, cuspidatum, affine, Seligeri, punctatum
Meesea triquetra
Catharinea undulata
Polytrichum formosum
Fontinalis antipyretica
Neckera pumila, complanata
Anomodon viticulosus
Thuidium tamariscinum
Platygyrium repens
Pylaisia polyantha
Camptothecium lutescens
Brachythecium campestre
Eurynchium crassinervium, Vaucheri, piliferum, praelongum, striatum
Rhynchostegium murale
Isopterygium silesiacum
Amblystegium confervoides, varium
Chrysohypnum Sommerfeltii
Drepanocladus Cossoni, Sendtneri, aquaticus, Kneiffii

c) Centre de gravité dans la zone subalpine (s)

Sphagnum subbicolor, recurvum, parvifolium, quinquefarium laricinum
Dicranum Sauteri
Schistidium teretinerve
Orthotrichum nudum, cupulatum, pallens
Brachythecium Mildeanum
Drepanium imponens

Récapitulation

Acrocarpes:

Centre de gravité dans la zone	i	7	
„ „ „ „ „ „	m	31	44
„ „ „ „ „ „	s	6	

Pleurocarpes:

Centre de gravité dans la zone	i	1	
„ „ „ „ „ „	m	23	26
„ „ „ „ „ „	s	2	
			70

Elément trizonal M S A

Espèces communes aux zones moyenne, subalpine et alpine

a) Centre de gravité dans la zone moyenne (m)

Campylopus subulatus, flexuosus
Seligeria brevifolia
Orthothecium intricatum (n)
Leskeella nervosa
Amblystegium Sprucei

b) Centre de gravité dans la zone subalpine (s)

Sphagnum teres, Girgensohnii, Russowii, fuscum, Warnstorfii, platyphyllum
Rhabdoweisia fugax, denticulata
Oncophorus virens (n)
Cynodontium polycarpum
Diobelon squarrosus
Dicranella curvata
Dicranum congestum, fucescens, strictum
Stylostegium caespiticium
Distichium inclinatum (n)
Didymodon alpigena, ruber
Tortula obtusifolia
Syntrichia mucronifolia (n)
Schistidium alpicola (n)
Grimmia Muehlenbeckii, funalis (n)
Rhacomitrium sudeticum
Encalypta ciliata (n), *rhabdocarpa* (n)
Plagiobryum Zierii
Pohlia elongata, longicolla, cruda (n)
Bryum Schleicheri (n), *Duvalii, sagittaefolium*
Mnium spinosum
Catoscopium nigritum
Bartramia ithyphylla (n), *Halleriana*
Plagiopus Oederi
Timmia bavarica
Polytrichum alpinum (n)
Myurella julacea (n)
Pseudoleskea filamentosa (n)
Camptothecium nitens
Ptychodium plicatum (n)
Brachythecium reflexum, plumosum, Starkei (n)
Plagiothecium Roeseanum
Isopterygium pulchellum (n), *Muellerianum*
Cratoneurum decipiens, irrigatum, sulcatum (n)
Chrysohypnum Halleri
Drepanocladus uncinatus (n), *revolvens*
Ptilium crista-castrensis
Drepanium arcuatum, callichroum (n)
Hylocomium Oakesii

c) Centre de gravité dans la zone alpine (a)

Andreaea petrophila (n)
Molendoa Sendtneriana
Dicranum Bergeri, Muehlenbeckii (n)
Campylopus Schimperi (n)
Grimmia andreaeoides
Myurella apiculata

Récapitulation

Acrocarpes:

Centre de gravité dans la zone	m	3	44
„ „ „ „ „ „	s	35	
„ „ „ „ „ „	a	6	

Pleurocarpes:

Centre de gravité dans la zone	m	3	24
„ „ „ „ „ „	s	20	
„ „ „ „ „ „	a	1	

68

Elément tétrazonal I M S A

Espèces indifférentes (hypso-adiaphores), communes aux zones inférieure, moyenne, subalpine et alpine

(Les espèces (n) montent jusque dans l'étage nival)

a) Centre de gravité dans la zone inférieure (i)

Barbula gracilis
Tortula atrovirens, muralis
Syntrichia inermis, alpina
Grimmia tergestinoides
Bryum argenteum
Homalothecium sericeum, Philippeanum

b) Centre de gravité dans la zone moyenne (m)

Sphagnum cymbifolium, squarrosum, molluscum
Hymenostylium curvirostre
Weisia viridula
Dicranella varia, cerviculata
Campylopus fragilis
Leucobryum glaucum
Fissidens bryoides, adiantoides, decipiens
Seligeria recurvata, tristicha
Ceratodon purpureus (n), *conicus*
Ditrichum flexicaule (n)
Didymodon rubellus (n)
Trichostomum crispulum
Tortella tortuosa (n), *inclinata*
Barbula unguiculata, fallax, reflexa, rigidula
Streblotrichum paludosum
Syntrichia ruralis (n), *montana*
Schistidium apocarpum (n)
Coscinodon cribrosus (n)
Grimmia anodon, commutata, decipiens, pulvinata (n)
Rhacomitrium canescens (n)
Hedwigia ciliata
Orthotrichum anomalum, Sturmii, speciosum
Encalypta vulgaris, streptocarpa
Funaria hygrometrica
Bryum turbinatum, pallens (n), *bimum, affine, caespiticium, Kunzei* (n), *comense, Mildeanum, capillare*
Rhodobryum roseum
Mnium serratum
Bartramia pomiformis
Philonotis calcarea, caespitosa
Diphyscium sessile
Pogonatum aloides, urnigerum
Polytrichum piliferum (n), *juniperinum* (n), *gracile, strictum, commune*
Leucodon sciuroides
Antitrichia curtipendula
Neckera crispa
Thuidium delicatulum, Philiberti, recognitum, abietinum (n)
Orthothecium rufescens
Cylindrothecium orthocarpum
Climacium dendroides
Isothecium myurum
Brachythecium albicans (n), *glareosum* (n), *salebrosum* (n), *rutabulum, rivulare, populeum, velutinum*
Scleropodium purum
Plagiothecium silvaticum
Amblystegium subtile, serpens
Hygroamblystegium filicinum
Chrysohypnum protensum (n), *stellatum* (n), *chrysophyllum*
Cratoneurum commutatum
Drepanocladus Wilsoni, aduncus, tenuis, polycarpus, fluitans
Ctenidium molluscum
Homomallium incurvatum
Drepanium cupressiforme (n)
Hygrohypnum palustre
Acrocladium cuspidatum
Scorpidium sorpidioides
Hylocomium squarrosum
Rhytidium rugosum (n)

a) Centre de gravité dans la zone subalpine (s)

Sphagnum medium, rubellum, acutifolium, subnitens, subsecundum
Gymnostomum rupestre (n)
Dichodontium pellucidum
Dicranella subulata
Dicranum Bonjeani, scoparium, longifolium
Campylopus atrovirens
Dicranodontium longirostre
Trematodon ambiguus
Fissidens osmundoides
Trichodon cylindricus
Ditrichum glaucescens
Distichium capillaceum (n)
Barbula gigantea
Streblotrichum convolutum
Desmatodon cernuus
Syntrichia subulata
Coscinodon cribrosus
Grimmia ovata (n), *elatior, montana*
Dryptodon Hartmani
Orthotrichum rupestre (n)
Schistostega osmundacea
Leptobryum piriforme
Anomobryum concinnatum
Mniobryum albicans (n)
Bryum pendulum, fallax, inclinatum, pallescens, ventricosum (n), *neodamense* (n), *badium, alpinum*
Mnium orthorhynchum (n)
Meesea trichodes (n)
Aulacomnium palustre (n)
Philonotis fontana
Timmia austriaca
Pterigynandrum filiforme
Heterocladium heteropterum
Pseudoleskea catenulata (n)
Eurynchium strigosum
Plagiothecium denticulatum
Cratoneurum falcatum
Drepanocladus vernicosus, intermedius, exanullatus
Drepanium pratense, fastigiatum (n), *Calliergon giganteum, stramineum, trifarium*
Hylocomium Schreberi, triquetrum, splendens (n)

d) Centre de gravité dans la zone alpine (a)

Dicranoweisia crispula (n)
Schistidium confertum (n)
Rhacomitrium lanuginosum (n)
Bryum cirratum (n), *elegans* (n)
Brachythecium collinum (n)
Drepanium Vaucheri (n)

Récapitulation

Acrocarpes;			
Centre de gravité dans la zone	i	7	
„ „ „ „ „ „	m	60	113
„ „ „ „ „ „	s	41	
„ „ „ „ „ „	a	5	
Pleurocarpes:			
Centre de gravité dans la zone	i	2	
„ „ „ „ „ „	m	40	61
„ „ „ „ „ „	s	17	
„ „ „ „ „ „	a	2	
			174

Remarques générales

J'ai admis, pour cette statistique, que le centre de gravité de répansion verticale se trouve, pour chaque espèce, dans l'une des

quatre zones. Mais il se pourrait que, pour certaines espèces, ce centre de gravité se trouvât dans deux zones adjacentes, dans lesquelles l'espèce fût également répandue.

On pourrait supposer, d'autre part, que certaines espèces, véritablement indifférentes et ubiquistes, se trouveraient à peu près également répandues dans toutes les zones, et que leur aire de répansion ne présenterait ainsi pas de centre de gravité.

Il me paraît que, sinon pour la totalité, du moins pour la très grande majorité des espèces de mousses, en Suisse, ces cas théoriques sont très exceptionnels ou même ne se présentent pas; et qu'il est possible de situer le centre de gravité de chaque espèce dans l'une des zones, ceci pour toute l'étendue de notre territoire.

Je n'ai pas fait rentrer les Sphaignes dans les résultats numériques de cette statistique, parce que leur répartition zonale n'a pas été suffisamment étudiée.

Il serait grandement désirable de pouvoir tenir compte, dans cette statistique, non seulement de la présence des espèces dans les différentes zones et de leur maximum de fréquence (c. de g.), mais aussi de leur quantité et de leur *masse* relative (fréquence × quantité), comme je l'ai fait pour les mousses du vignoble de Lavaux.

Mais les données dont je dispose sont loin d'être suffisantes pour permettre de tenter cette évaluation, qui exigerait un travail de recherches et d'observations quantitatives de longue haleine, dans chacune des zones et pour les différentes régions de notre pays.

Conclusions statistiques

La répartition pourcentale des centres de gravité de répansion verticale, dans les différentes zones, est la suivante:

Zone inférieure	22,7 %
moyenne	28,2 %
subalpine	28,5 %
alpine	20,6 %
(à l'étage nival	17,0 %)

Ces proportions diffèrent peu d'une zone à l'autre; ce sont les zones intermédiaires: moyenne et subalpine, qui possèdent le plus de centres de gravité.

En ce qui concerne les proportions respectives des Acrocarpes et des Pleurocarpes, correspondant à ces c. de g., dans les différentes zones, elles sont:

		Acrocarpes	Pleurocarpes
Zone	inférieure %	75,6	24,4
	moyenne	65,5	34,5
	subalpine	67,5	32,5
	alpine	78,3	21,7

La proportion des Pleurocarpes est plus forte dans les zones intermédiaires; elle est plus faible dans les zones extrêmes (inférieure et alpine); c'est dans cette dernière qu'elle est la plus faible.

Quant aux proportions relatives des Acrocarpes et des Pleurocarpes chez les différents éléments, nous avons:

		Acrocarpes	Pleurocarpes
Elément	monozonal %	77,5	22,5
	dizonal	69,5	30,5
	trizonal	63,5	36,5
	tétrazonal	65,0	35,0
Eléments	éclectiques	73,5	26,5
	indifférents	64,5	35,5

La proportion relative des Pleurocarpes augmente à mesure que les espèces sont plus indifférentes: elle est notablement plus forte chez les éléments indifférents que chez les éclectiques.

La répartition des c. de g. des espèces sur les différents éléments, est la suivante:

			% c. de g.	
Elément	monozonal	I	13,2	29,9 %
		M	0,9	
		S	4,9	
		A	10,9	
„	dizonal	IM	14,0	31,7 %
		MS	4,6	
		SA	13,1	
„	trizonal	IMS	8,4	16,4 %
		MSA	8,0	
„	tétrazonal	IMSA	21,0	

De la totalité des c. de g., les éléments éclectiques représentent le 61,6 %, et les éléments indifférents 37,4 %.

C'est dans les zones extrêmes que l'élément monozonal est le plus représenté.

Relativement à la proportion des différents éléments dans les différentes zones (par rapport au nombre total des c. de g. dans chaque zone), nous avons:

TABLEAU I

Répartition des centres de gravités sur les différents éléments pour les différentes zones

C. de g. dans la zone:	I	M	S	A	IM	MS	SA	IMS	MSA	IMSA	Totaux
inférieure	110	—	—	—	62	—	—	8	—	9	189
%	58,1	—	—	—	32,8	—	—	4,3	—	4,8	143 + 46* 22,7
moyenne	—	8	—	—	54	13	—	54	6	100	235
%	—	3,4	—	—	23,0	5,4	—	23,0	2,6	42,6	146 + 89* 28,2
subalpine	—	—	41	—	—	25	50	8	55	58	237
%	—	—	17,3	—	—	10,5	21,0	3,5	23,2	24,5	160 + 77* 28,5
alpine	—	—	—	99	—	—	59	—	6	7	171
%	—	—	—	57,9	—	—	34,5	—	3,5	4,1	134 + 37* 20,6
(Etage nival)	—	—	—	(41)	—	—	(37)	—	(3)	(6)	(87)
%	—	—	—	(47,0)	—	—	(42,5)	—	(3,6)	(6,9)	(10,5)
Totaux	110	8	41	99	116	38	109	70	67	174	832
	84 + 26	6 + 2	30 + 11	80 + 19	82 + 34	21 + 17	80 + 29	44 + 26	43 + 24	113 + 61	583 + 249*
%	13,2	0,9	4,9	10,9	14,0	4,6	13,1	8,4	8,0	21,0	

* Acrocarpes + Pleurocarpes

	Zones:	inférieure	moyenne	subalpine	alpine
Elément	monozonal %	58,1	3,4	17,3	57,9
	dizonal	32,8	28,4	31,5	34,5
	trizonal	4,3	25,6	26,7	3,5
	tétrazonal	4,8	42,6	24,5	4,1
Eléments	éclectiques	90,0	31,8	48,8	92,4
	indifférents	9,1	68,2	51,2	7,6

L'élément monozonal comprend ainsi plus de la moitié des espèces qui ont leur c. de g. dans la zone inférieure; il en est de même pour la zone alpine. Par contre, la proportion de cet élément est très faible dans la zone moyenne et faible dans la zone subalpine.

Les proportions pour l'élément dizonal sont peu différentes d'une zone à l'autre.

Pour les éléments indifférents (trizonal et tétrazonal), les conditions sont inverses de ce qu'elles sont pour les éléments éclectiques: les premiers, en très faible minorité dans les zones extrêmes, sont en majorité dans les zones intermédiaires. Les seconds, en minorité dans les zones intermédiaires, sont en très forte majorité dans les zones extrêmes.

Il est facile de se rendre compte du pourquoi de ces faits. Les espèces plus ou moins exclusives des éléments éclectiques sont adaptées à des conditions climatiques spéciales qu'elles ne trouvent réalisées que dans leurs zones. Or ce sont précisément les zones extrêmes, inférieure et alpine, qui présentent le plus de ces conditions spéciales.

Les espèces indifférentes, par contre, adaptées à des conditions moyennes — ce qui leur permet d'habiter plusieurs zones — ont leur c. de g. de dispersion dans les zones intermédiaires où les stations sont très nombreuses qui présentent des conditions climatiques moyennes; alors que les extrêmes des zones inférieure et alpine leur sont défavorables.

Quant aux proportions relatives des Acrocarpes et des Pleurocarpes chez les différents éléments, nous avons:

		Acrocarpes	Pleurocarpes
Elément	monozonal %	77,7	22,3
	dizonal	69,6	30,4
	trizonal	63,5	36,5
	tétrazonal	65,0	35,0
Eléments	éclectiques	73,7	26,3
	indifférents	64,3	35,7

La proportion relative des Pleurocarpes augmente en même temps que les espèces deviennent moins exclusives et que leur aire de dispersion verticale s'étend d'une à plusieurs zones.

La prédominance des Acrocarpes, dont beaucoup sont adaptées à des conditions climatiques extrêmes, s'atténue dans les zones moyennes.

Nous retrouvons le même fait que nous avons constaté pour les espèces qui ont leur c. de g. dans la zone, à propos du nombre total des espèces qui l'habitent:

Zones:		inférieure	moyenne	subalpine	alpine
Elément	monozonal %	23,4	1,7	8,2	22,0
	dizonal	24,7	32,5	29,5	24,2
	trizonal	14,9	29,0	27,4	15,0
	tétrazonal	37,0	36,8	34,9	38,8
Eléments	éclectiques	48,1	34,2	37,7	46,2
	indifférents	51,9	65,8	62,3	53,8

L'élément monozonal est peu représenté dans les zones intermédiaires, notablement plus dans les zones extrêmes.

Par contre, la répartition des espèces appartenant aux éléments indifférents et habitant la zone, est différente de ce qu'elle était pour les espèces dont le c. de g. se trouve dans celle-ci. Les éléments indifférents représentent à peu près la moitié du nombre total de ces espèces dans les zones extrêmes, et près des deux tiers dans les zones intermédiaires.

Les éléments éclectiques sont en plus forte proportion dans les zones extrêmes.

Le nombre total des espèces, pour chaque zone, diffère du reste assez peu.

Il est intéressant de comparer ces proportions des espèces représentées dans chaque zone, par rapport à la totalité des espèces, à celles que donne C. Meylan pour les Hépatiques de la Suisse (l. c., p. 50):

	Mousses	Hépatiques
Zone inférieure %	56,5	70
moyenne	57,0	85
alpine	55,0	55
subalpine	60,0	

On voit que la proportion des espèces qui habitent la zone inférieure est relativement plus faible pour les mousses que pour les hépatiques. La différence est encore plus accusée pour la zone moyenne.

Par contre, pour les zones supérieures (subalpine et alpine), la

TABLEAU II

Nombre des espèces de chaque élément et total des espèces dans chaque zone

Zone:	I	M	S	A	IM	MS	SA	IMS	MSA	IMSA	Totaux et % du nombre total des espèces
inférieure	110	—	—	—	116	—	—	70	—	174	470
											323 + 147*
%	23,4	—	—	—	24,7	—	—	14,9	—	37,0	56,5
moyenne	—	8	—	—	116	38	—	70	67	174	473
											309 + 164*
%	—	1,7	—	—	24,5	8,0	—	14,8	14,2	36,8	57,0
subalpine	—	—	41	—	—	38	109	70	67	174	499
											331 + 168*
%	—	—	8,2	—	—	7,6	21,9	14,0	13,7	34,9	60,0
alpine	—	—	—	99	—	—	109	—	67	174	449
											316 + 133*
%	—	—	—	22,0	—	—	24,2	—	15,0	38,8	55,0
(Etage nival)	—	—	—	(41)	—	—	(37)	—	(23)	(40)	(141)
											(103 + 38)*
%	—	—	—	(29,1)	—	—	(26,2)	—	(16,6)	(28,4)	(17,0)

* Acrocarpes + Pleurocarpes

proportion des espèces est notablement supérieure pour les mousses à ce qu'elle est pour les hépatiques.

Le caractère archaïque de ces dernières se traduit nettement par leur préférence pour les conditions climatériques des zones inférieures.

Quant aux proportions relatives des Acrocarpes et Pleurocarpes, pour la totalité des espèces, nous avons:

Zones:	inférieure	moyenne	subalpine	alpine	pour les 4 zones
Acrocarpes %	68,5	65,0	67,5	70,0	70,0
Pleurocarpes	31,5	35,0	32,5	30,0	30,0

La prédominance des Acrocarpes est accusée dans les zones extrêmes; elle s'atténue un peu dans les intermédiaires. Elle est exactement la même dans la zone alpine que pour la totalité des espèces dans les 4 zones.

TABLEAU III

Répartition des espèces habitant chaque zone, suivant la situation de leur centre de gravité

Espèces de la zone:	dont le centre de gravité se trouve dans la zone:								Totaux
	inférieure		moyenne		subalpine		alpine		
inférieure	189	% 40,2	208	% 44,3	66	% 14,0	7	% 1,5	470
moyenne	79	16,7	235	49,6	146	30,9	13	2,8	473
subalpine	17	3,4	173	34,7	237	47,6	72	14,3	499
alpine	9	2,0	106	23,6	163	36,3	171	38,1	449

Si nous admettons — ce qui est plausible — que les espèces autochtones, dans chaque zone, sont celles qui y ont leur centre de gravité, tandis que celles qui ont leur c. de g. dans d'autres zones sont des espèces immigrées, nous voyons que les proportions des espèces autochtones et immigrées, soit montées des zones plus basses, soit descendues des zones plus élevées, sont les suivantes:

	Espèces autochtones	Espèces immigrées montées	Espèces immigrées descendues
Zone inférieure %	40,2	—	59,8
moyenne	49,6	16,7	33,7
subalpine	47,6	38,1	14,3
alpine	38,1	61,9	—

La proportion des espèces autochtones est plus faible dans les zones extrêmes, inférieure et alpine que dans les intermédiaires, moyenne et subalpine.

Pour la zone moyenne, les espèces immigrées descendues sont en proportion double de celles montées.

Ce rapport se renverse pour la zone subalpine où les espèces montées sont deux fois plus nombreuses que celles descendues.

Il faut attribuer ces faits à ce que, dans les zones moyenne et subalpine de notre pays, les forêts occupent une surface considérable et abritent une quantité d'espèces silvicoles qui peuvent passer d'une zone à l'autre.

Le Tableau IV nous renseigne sur le groupement des limites inférieures et supérieures des espèces habitant chaque zone. Les pourcents sont calculés sur le nombre total des espèces dans chaque zone.

TABLEAU IV

Limites	Z. inférieure	Z. moyenne	Z. subalpine	Z. alpine
	%	%	%	%
inférieures	323 + 147 = 470 100	70 + 43 = 113 23,9	110 + 40 = 150 28,9	80 + 19 = 99 22,0
supérieures	84 + 26 = 110 23,4	88 + 36 = 124 26,2	95 + 54 = 149 30,6	316 + 133 = 449 100

(Acrocarpes + Pleurocarpes)

Le Tableau V montre la répartition des espèces de chaque zone entre les différentes catégories histologiques: Microdictyées, Sténodictyées, Eurydictyées, que j'ai distinguées dans la Flore des Mousses de la Suisse (je laisse de côté, pour des raisons pratiques, la catégorie des Hétérodictyées *Sphagnum* et *Leucobryum)*.

TABLEAU V

	Z. inférieure		Z. moyenne		Z. subalpine		Z. alpine		(Etage nival)	
		%		%		%		%		%
Microdictyées	264	56,4	247	52,3	234	46,9	213	46,3	(78)	(57,0)
Sténodictyées	131	28,0	165	34,9	182	36,5	148	32,2	(40)	(29,3)
Rhombodictyées	53	11,3	40	8,5	54	11,0	85	18,5	(19)	(13,7)
Platydictyées	20	4,3	20	4,3	28	5,6	14	3,0		
Total	468		472		498		460		(137)	

Pour l'ensemble des espèces habitant les quatre zones, les proportions sont les suivantes:

	Microdictyées	50,0 %
	Sténodictyées	30,6
Eurydictyées	Platydictyées	2,9
	Rhombodictyées	16,5

La proportion des Microdictyées va en diminuant à mesure que l'on s'élève. A l'étage nival, cependant, elle atteint un maximum.

La proportion des Sténodictyées est minimum dans la zone inférieure; elle augmente de là à la zone subalpine, pour diminuer un peu dans la zone alpine.

Les Rhombodictyées ont leur minimum dans la zone moyenne; elles augmentent dans les zones supérieures et atteignent leur maximum dans la zone alpine (nombre considérable des *Bryum* alpins). Leur proportion, à l'étage nival, est relativement faible.

Les Platydictyées ont leur maximum dans la zone subalpine (Splachnacées et Mniacées), leur minimum dans la zone alpine.

Dans le Tableau VI, je donne la répartition zonale des trois grandes divisions des mousses d'après la structure anatomique du péristome, telle qu'elle est utilisée actuellement pour la classification générale de ces cryptogames, soit les *Aplolépidées*, les *Diplolépidées*, et les *Nématodontées:*

TABLEAU VI

	Z. inférieure		Z. moyenne		Z. subalpine		Z. alpine		Dans les 4 zones	
		%		%		%		%		%
Aplolépidées	164	38,1	149	33,6	151	31,8	157	36,4	281	36,2
Diplolépidées	251	58,6	274	62,1	308	64,9	264	61,1	475	61,1
Nématodontées	14	3,3	19	4,3	16	3,3	11	2,5	21	2,7
Total	429		442		475		432		777	

En comparant ces résultats à ceux obtenus pour la répartition des Acrocarpes et Pleurocarpes, on remarque une coïncidence à peu près complète en ce qui concerne les Aplolépidées et les Acrocarpes, ainsi que les Diplolépidées et les Pleurocarpes. Les proportions sont, ici aussi, les mêmes dans la zone alpine que pour la totalité des espèces dans les quatre zones; d'autre part, la proportion relative des Aplolépidées (comme celle des Acrocarpes) est plus forte dans les zones extrêmes que dans les intermédiaires. C'est dans la zone in-

férieure que se trouve la proportion maximale des Aplolépidées et le minimum des Diplolépidées. Dans la zone subalpine, la proportion des Aplolépidées devient minimale et celle des Diplolépidées maximale.

Le maximum pour les Nématodontées est dans la zone moyenne, le minimum dans la zone alpine.

Nous avons ainsi cette constatation remarquable: *en ce qui concerne les facteurs d'ordres interne et externe qui déterminent la répartition zonale (altitudinale), les catégories Acrocarpes et Aplolépidées sont équivalentes; il en est de même pour les Pleurocarpes et les Diplolépidées.*

J'ai indiqué (p. 17) la répartition zonale des espèces thermophiles. De ces espèces qui habitent la zone inférieure, la plupart rentrent dans l'élément monozonal I.

Passons maintenant en revue ces données statistiques pour chaque zone en particulier.

Zone inférieure. Tableau I: Les espèces qui ont leur c. de g. de répansion verticale dans la zone inférieure, au nombre de 189, représentent le 22,7 % du nombre total des espèces considérées de la flore des quatre zones.

Les proportions relatives des Acrocarpes et Pleurocarpes, pour ces espèces, sont 75,7 et 24,3 %.

Parmi ces espèces, l'élément monozonal représente le 58,1 %, les éléments éclectiques le 90,9 %, ceux indifférents le 9,1 %.

Tableau II: Le nombre total des espèces qui se trouvent dans cette zone est de 470, dont 323 (63,5 %) Acrocarpes et 147 (31,5 %) Pleurocarpes. Ce nombre représente le 56,5 % environ des espèces de la flore.

Les différents éléments se répartissent, dans ce nombre total, comme suit:

Elément monozonal	23,4 %
Eléments éclectiques	48,1
indifférents	51,9

Tableau III: Sur ces 470 espèces,

le 40,2 %	ont leur c. de g. dans la zone inférieure
44,3	moyenne
14,0	subalpine
1,5	alpine

Il s'en suit que 281 espèces, soit le 59,8 %, peuvent être considérées comme immigrées, c.-à-d. descendues des zones plus élevées.

Tableau IV: 110 espèces (23,4 %) sur les 470 de la florule totale, atteignent, dans cette zone, leur limite supérieure, c.-à-d. ne la dépassent pas.

Tableau V: La répartition des espèces habitant la zone inférieure, sur les trois catégories histologiques principales, est la suivante:

264 (56,4 %) microdictyées
131 (28,0 %) sténodictyées
73 (15,6 %) eurydictyées

Tableau VI: Dans la florule totale, les Aplolépidées, au nombre de 164, représentent le 38,1 % du nombre total des espèces considérées, les Diplolépidées 251, le 58,6 %, et les Nématodontées 14, le 3,3 %.

Zone moyenne. Tableau I: 235 espèces ont leur c. de g. dans cette zone, soit le 28,2 % du nombre total pour les quatre zones.

146 Acrocarpes (62,2 %)
89 Pleurocarpes (37,8 %)

Les différents éléments se répartissent dans ce nombre comme suit:

Elément monozonal	3,4 %
Eléments éclectiques	31,8
indifférents	68,2

Tableau II: Nombre total des espèces dans cette zone 473, dont 309 Acrocarpes (65,0 %) et 164 Pleurocarpes (35,0 %). 57 % environ des espèces de la flore.

Répartition des éléments:

Elément monozonal	1,7 %
Eléments éclectiques	34,2
indifférents	42,6

Tableau III: Sur ces 473 espèces,

79 (16,7 %) ont leur c. de g. dans la zone inférieure
235 (16,7 %) moyenne
146 (30,9 %) subalpine
13 (2,8 %) alpine

Alors que 79 (16,7 %) sont montées de la zone inférieure, 159 espèces (33,7 %) sont descendues des zones supérieures; les espèces autochtones, au nombre de 235, représentent près de la moitié de la florule.

Tableau IV: 113 espèces (23,9 % de la florule totale) atteignent, dans cette zone, leur limite inférieure; 124 espèces (26,2 %) leur limite supérieure.

Tableau V: Les espèces habitant cette zone se répartissent comme suit:

	Microdictyées	247 (52,3 %)
	Sténodictyées	165 (34,9 %)
Eurydictyées	Rhombodictyées	20 (4,3 %)
	Platydictyées	40 (8,5 %)

Tableau VI: Dans la florule totale:

Aplolépidées	149 (33,6 %)
Diplolépidées	274 (62,1 %)
Nématodontées	19 (4,3 %)

Zone subalpine. Tableau I: Espèces ayant leur c. de g. dans cette zone: 237, soit le 28,5 % du nombre total des espèces pour les quatre zones. 160 Acrocarpes (67,3 %), et 77 Pleurocarpes (32,7 %).

Ces espèces se répartissent comme suit sur les différents éléments:

Elément monozonal	17,3 %
Eléments éclectiques	48,8
indifférents	51,2

Tableau II: Nombre total des espèces dans cette zone: 499, dont Acrocarpes 331 (67,5 %), et Pleurocarpes 168 (32,5 %). 60 % environ des espèces de la flore.

Répartition par éléments:

Elément monozonal	8,2 %
Eléments éclectiques	37,7
indifférents	62,3

Tableau III: Sur ces 499 espèces:

17 (3.4 %)	ont leur c. de g. dans la zone inférieure
173 (34,7 %)	moyenne
237 (47,6 %)	subalpine
72 (14,3 %)	alpine

Les espèces autochtones (237) représentent donc un peu moins de la moitié du nombre total. Les espèces montées des zones inférieure et moyenne sont au nombre de 190 (38,1 %); les espèces descendues de la zone alpine, au nombre de 72 (14,3 %).

La proportion relativement faible des espèces descendues de la zone alpine, et celle relativement forte des espèces montées des zones plus basses, s'expliquent par l'étendue des forêts dans la zone subalpine, qui abritent beaucoup d'espèces silvicoles faisant défaut à la zone alpine.

Tableau IV: 150 espèces (28,9 %) ont leur limite inférieure dans la zone subalpine. 149 espèces (30,6 %) y ont leur limite supérieure.

Tableau V:	Microdictyées	234	(46,9 %)
	Sténodictyées	182	(36,5 %)
Eurydictyées	Platydictyées	28	(5,6 %)
	Rhombodictyées	54	(11,0 %)
Tableau VI:	Aplolépidées	151	(31,8 %)
	Diplolépidées	308	(64,9 %)
	Nématodontées	16	(3,3 %)

Zone alpine. Tableau I: Espèces ayant leur c. de g. dans cette zone: 171, soit le 20,6 %, du nombre total des espèces pour les quatre zones, Acrocarpes 134 (78,5 %), Pleurocarpes 37 (21,5 %). La proportion des Pleurocarpes est ici minimum.

Répartition de ces espèces sur les différents éléments:

Elément monozonal	57,9 %
Eléments éclectiques	92,4
indifférents	7,6

Tableau II: Nombre total des espèces dans la zone alpine 449, dont 316 Acrocarpes (70 %), 133 Pleurocarpes (30,0 %). Ce nombre représente le 55,0 % environ du nombre total des espèces de la flore.

Les différents éléments se répartissent dans ce nombre comme suit:

Elément monozonal	22,0 %
Eléments éclectiques	46,2
indifférents	53,8

Tableau III: Sur ces 449 espèces,

9 (2,0 %)	ont leur c. de g. dans la zone inférieure
106 (23,6 %)	moyenne
163 (36,3 %)	subalpine
171 (38,1 %)	alpine

donc, près de 62 % des espèces de la zone alpine doivent être considérées comme immigrées, montées des zones plus basses.

Tableau IV: 99 des espèces (22,0 %) habitant la zone alpine, y ont leur limite inférieure, c.-à-d. n'en descendent pas.

Tableau V: Dans la zone alpine, la répartition est la suivante:

	Microdictyées	46,3 %
	Sténodictyées	32,2
Eurydictyées	Rhombodictyées	18,5
	Platydictyées	3,0

Tableau VI: Aplolépidées 36,4 %, Diplolépidées 61,1 %, Nématodontées 2,5 %.

Etage nival. Le nombre des espèces de mousses qui se trouvent encore à cet étage, représente environ 17 % du nombre total de la flore, soit un pourcentage sensiblement supérieur à ce qu'il est pour les phanérogames. (C. SCHRÖTER, l. c., compte environ 300 plantes phanérogames à l'étage nival.)

Tableau I: Les espèces ayant leur c. de g. dans cet étage, sont au nombre de 17, soit environ 10 % des espèces dont le c. de g. est dans la zone alpine.

Tableau II: Total des espèces dans l'étage nival 141, soit 31,4 % du nombre total des espèces de la zone alpine:

103 Acrocarpes (73,0 %) et 38 Pleurocarpes (27,0 %)
Elément monozal (alpin) 29,1 %
Eléments éclectiques 55,3
indifférents 44,4

Tableau V: Microdictyées 78 (57,0 %)
Sténodictyées 40 (29,3 %)
Eurydictyées (Rhombodictyées + Platydict.) 19 (13,7 %)

Limites boréales des Mousses des Alpes de la Suisse

(D'après les données de BERGGREN, BRYHN, BROTHERUS, etc.)

Sphagnum squarrosum 80° 30′
— *Girgensohnii* 79°
Andreaea sparsifolia 67°
— *alpestris* 65°
— *crassinervia* 70°
— *nivalis* 70° 25′
Pleuridium alternifolium 63° 27′
— *subulatum* 60° 24′
— *nitidum* 59° 46′
Voitia nivalis (v. *hyperborea*) 76°
Gymnostomum rupestre 70°
Anoectangium compactum 70°
Dicranoweisia crispula 80° 40′
Oreoweisia Bruntoni 63° 27′
Rhabdoweisia fugax 70° 25′
— *denticulata* 70°
Cynodontium schisti 70°
— *alpestre* 70°
— *gracilescens* 62° 50′
— *fallax* 62° 33′
— *polycarpum* 80° 40′
Cynodontium strumiferum 70°
Dichodontium pellucidum 70° 25′
Oncophorus virens 80° 30′
Dicranella squarrosa 71°
— *Grevilleana* 76°
— *rufescens* 67° 20′
— *varia* 76°
— *crispa* 76°
— *cerviculata* 70° 25′
— *subulata* 76°
Aongstroemia longipes 70°
Dicranum fulvellum 80° 40′
— *falcatum* 80° 25′
— *Blyttii* 79° 45′
— *spurium* 70°
— *undulatum* 70°
— *majus* 71°
— *scoparium* 80° 40′
— *Muehlenbeckii* 79° 45′
— *fuscescens* 80° 20′
— *Sendtneri* 76° 30′

Dicranum elongatum 80° 40′
— *groenlandicum* 76° 50′
— *montanum* 70°
— *flagellare* 64° 30′
— *fulvum* 61° 50′
— *longifolium* 70° 40′
— *Bergeri* 70°
Campylopus Schimperi 69° 47′
— *Schwarzii* 62° 45′
— *subulatus* 62° 31′
— *fragilis* 62° 40′
— *atrovirens* 65° 6′
— *brevipilus* 63° 52′
Dicranodontium longirostre 67° 40′
— *aristatum* 62° 30′
— *circinatum* 61° 53′
Metzleria alpina 60° 10′
Trematodon brevicollis 70°
Leucobryum glaucum 66° 1′
Fissidens bryoides 70° 25′
— *adiantoides* 70°′
Seligeria Doniana 69° 20′
— *recurvata* 69° 54′
Blindia acuta 79° 50′
Ceratodon purpureus 80° 40′
Ditrichum homomallum 60° 40′
— *vaginans* 63° 27′
— *tortile* 69° 40′
— *flexicaule* 80° 40′
Distichium capillaceum 80° 30′
Pottia Heimii (v. *arctica*) 70°
Didymodon rufus 70°
Desmatodon latifolius 79° 45′
— *obliquus* 70°
— *systylius* 79° 45′
— *Laureri* 70°
Barbula unguiculata 67° 20′
— *fallax* 70°
Aloina brevirostris 70°
Syntrichia subulata 70° 20′
— *mucronifolia* 80° 20′
— *montana* 70° 25′
— *ruralis* 80° 40′
Schistidium apocarpum 80° 40′
— *alpicola* 76°
— *angustum* 70°
— *gracilis* 76°
Grimmia elatior 70°
— *anomala* 71°
— *decipiens* 63° 27′
Grimmia torquata 76°
— *subsulcata* 70°
— *commutata* 67° 17′
— *leucophaea* 61° 26′
— *montana* 69° 25′
— *elongata* 69° 40′
— *ovata* 71°
— *Muehlenbeckii* 63° 27′
— *trichophylla* 63° 28′
— *pulvinata* 63° 28′
— *mollis* 70°
Dryptodon patens 69° 40′
— *Hartmani* 69° 40′
— *atratus* 62° 24′
Rhacomitrium protensum 64° 35′
— *obtusum* 69° 33′
— *affine* 69° 10′
— *fasciculare* 80° 30′
— *microcarpum* 70° 25′
— *heterostichum* 69° 30′
— *sudeticum* 70° 25′
— *canescens* 80° 40′
— *lanuginosum* 80° 40′
Hedwigia ciliata 71°
Amphoridium Mougeotii 70° 25′
Zygodon viridissimus 67° 17′
— *conoideus* 61° 37′
Ulota americana 70° 25′
— *Bruchii* 69° 40′
— *crispula* 68° 8′
— *intermedia* 66°
— *crispa* 62° 13′
Orthotrichum anomalum 67°
— *urnigerum* 62° 35′
— *fastigiatum* 63° 30′
— *leiocarpum* 70°
— *Killiasii* 70°
— *pallens* 63° 32′
— *stramineum* 68° 7′
— *alpestre* 70° 25′
— *Philiberti* 61° 50′
— *Schimperi* 62° 31′
— *tenellum* 58° 58′
— *Rogeri* 63°
— *Lyellii* 62° 45′
— *diaphanum* 60° 25′
— *obtusifolium* 69° 23′
Brachysteleum polyphyllum 62° 2′
Encalypta rhabdocarpa (v. *arctica*) 80
— *streptocarpa* 70°

Dissodon Froehlichianus 69° 46′
— *splachnoides* 70° 40′
Tayloria tenuis 70° 45′
Tetraplodon angustatus 70° 40′
Splachnum ampullaceum 63° 47′
Funaria hygrometrica (v. *arctica*) 70°
Schistostega osmundacea 66° 17′
Anomobryum filiforme 67°
— *concinnatum* 70°
Plagiobryum Zierii 76°
— *demissum* 70°
Pohlia annotina 80° 30′
— *pulchella* 70° 30′
— *cucullata* 76°
— *Ludwigii* 80° 40′
— *commutata* 76°
— *acuminata* 76°
— *longicolla* 70°
— *nutans* 80° 40′
— *cruda* 80° 40′
Mniobryum albicans 70° 25′
Bryum arcticum 80° 20′
— *pendulum* 80° 30′
— *inclinatum* 76°
— *oeneum* 80° 30′
— *obtusifolium* 80° 40′
— *pallescens* 79° 45′
— *microstegium* 70°
— *Culmannii* 65°
— *Schleicheri* v. *latifolium* 70° 25′
— *alpinum* 65° 57′
— *Muehlenbeckii* 68° 13′
— *Mildeanum* 65° 57′
— *Stirtoni* 65°
— *argenteum* 80° 20′
— *veronense* 65°
Rhodobryum roseum 69° 47′
Mnium affine 79° 45′
— *medium* 70° 15′
— *cuspidatum* 70° 30′
— *orthorrhynchum* 76°
— *Blyttii* 76°
— *hornum* 71°′
— *spinosum* 69° 42′
— *stellare* 70° 25′
— *hymenophylloides* 70°
— *subglobosum* 70° 25′
— *undulatum* 67° 15′
Amblyodon dealbatus 70°
Meesea triquetra 76°
Meesea longiseta 70°
Paludella squarrosa 76°
Catoscopium 79° 45′
Aulacomnium palustre 80° 40′
Bartramia crispa 70° 25′
— *ithyphylla* 80° 40′
Conostomum boreale 80° 30′
Breutelia 62° 44′
Philonotis seriata 70°
— *fontana* 80° 20′
— *calcarea* 68° 47′
Timmia austriaca 76 °
— *bavarica* 70° 25′
— *norvegica* 79° 45′
Tetrodontium 69° 25′
Catharinea tenella 66° 24′
— *undulata* 69° 10′
— *Hausknechtii* 60° 10′
Oligotrichum hercynicum 70° 40′
Pogonatum alpinum 80° 40′
— *aloides* 64° 30′
— *nanum* 62° 30′
Polytrichum piliferum 80° 40′
— *gracile* 70° 25′
— *formosum* 62° 52′
— *commune* 79° 50′
— *strictum* 80° 40′
Buxbaumia aphylla 70°
Diphyscium 70°
Fontinalis antipyretica 70° 25′
— *squamosa* 67° 56′
Leucodon sciuroides 63°
Antitrichia 71°
Pterogonium 63°
Neckera pennata 60° 9′
— *crispa* 63°
— *complanata* 69°
Homalia 69° 30′
Pterygophyllum 63°
Myurella apiculata 76°
Pterygynandrum filiforme 80° 40′
Leskea polycarpa 61° 50′
Anomodon viticulosus 67° 18′
— *apiculatus* 67°
— *attenuatus* 63° 45′
— *longifolius* 69° 10′
Pseudoleskeella catenulata 79° 45′
— *tectorum* 79° 45′
Pseudoleskea atrovirens 70° 25′
— *patens* 70°

Heterocladium squarrosulum 68°
Thuidium abietinum 69°
— *heteropterum* 68° 12′
— *tamariscinum* 63° 28′
— *Philiberti* 69° 18′
— *recognitum* 68° 24′
— *delicatulum* 62° 25′
Helodium lanatum 70° 30′
Pylaisia polyantha 70°
Orthothecium rufescens 70°
— *chryseum* 79° 45′
— *binervulum* 70°
— *strictum* 80° 40′
Entodon orthocarpus 69° 40′
Isothecium myurum 67° 17′
— *myosuroides* 67° 17′
Homalothecium sericeum 70° 20′
Camptothecium nitens 76°
Ptychodium plicatum 70° 25′
Brachythecium albicans 71°
— *glareosum* 70° 30′
— *salebrosum* 80° 40′
— *velutinum* 70° 15′
— *trachypodium* 80° 20′
— *collinum* 74°
— *Starkii* 70° 25′
— *glaciale* 70° 25′
— *populeum* 71°
— *plumosum* 76°
— *rutabulum* 70° 5′
— *rivulare* 70° 20′
Eurynchium cirrosum 76°
— *piliferum* 69° 47′
— *strigosum* 67°
— *diversifolium* 76°
— *striatum* 65° 57′
Rhynchostegium murale 67° 20′
Plagiothecium denticulatum 80° 40′
— *silvaticum* 71°
— *silesiacum* 69° 58
— *piliferum* 70°
— *striatellum* 71°
Isopterygium elegans 66° 50′
— *depressum* 66° 10′
— *pulchellum* 80° 30′
Amblystegium serpens 70° 20′
— *Sprucei* 80° 30′
Hygroamblystegium filicinum 76°
Cratoneurum commutatum 70° 40′
— *decipiens* 70° 10′
— *falcatum* 70°
— *irrigatum* 70° 10′
Campylium Halleri 70° 15′
— *chrysophyllum* 70° 15′
— *stellatum* 76°
— *polygamum* 76°
Drepanocladus exannulatus 79° 50′
— *Kneiffii* 80° 20′
— *revolvens* 80° 30′
— *uncinatus* 80° 40′
Homomallium incurvatum 68° 47′
Drepanium fastigiatum 69° 40′
— *Sauteri* 67° 18′
— *hamulosum* 76°
— *callichroum* 80° 40′
— *revolutum* 80° 30′
— *cupressiforme* 70° 10′
— *imponens* 67° 17′
— *Vaucheri* 70° 25′
— *Bambergeri* 76°
— *pratense* 76°
Ctenidium procerrimum 76° 30′
Hygrohypnum ochraceum 76°
— *arcticum* 70° 40′
— *Goulardi* 70°
— *molle* 79° 45′
— *alpinum* 70°
— *norvegicum* 70°
Acrocladium 70° 15′
Calliergon scorpioides 71°
— *turgescens* 79° 50′
— *stramineum* 80° 30′
— *sarmentosum* 80° 30′
— *giganteum* 76°
— *cordifolium* 80° 20′
Hylocomium Schreberi 79° 45′
— *loreum* 71° 10′
— *triquetrum* 70°
— *squarrosum* 76°
— *splendens* 80° 40′
— *umbratum* 69° 40′
— *brevirostre* 62° 11′
— *pyrenaicum* 70°
Rhytidium 70°

Parmi les Mousses de la Flore suisse, nous trouvons ainsi 102 espèces circumpolaires-alpines; ce qui représente plus de 10 % du

nombre total des espèces de la Flore, et près de 50 % des espèces rentrant dans l'élément boréal- et subarctique-alpin.

Rapporté à la florule de la zone alpine, le nombre des espèces circumpolaires représente 20 % environ.

De ces 102 espèces circumpolaires alpines, 50, soit la moitié environ, dépassent le 80ème degré lat. N.

A titre de comparaison, je rappellerai que R. Chodat (Bull. Soc. botan. de France 1894) indique 120 espèces de phanérogames circumpolaires-alpines, soit une proportion de beaucoup inférieure.

De même, selon Rikli (1917), les plantes vasculaires qui atteignent ou dépassent le 80ème degré lat. N., sont au nombre de 112 espèces, dont 41 se retrouvent dans les Alpes.

II. Synécologie des mousses de la Suisse

«Musci plantae eminenter sociabiles sunt» (W. P. SCHIMPER: Synopsis Ed. 2e, Introduction p. XXXVI).

Les études phytosociologiques, en général, étant encore peu avancées, et celles concernant la bryosociologie n'ayant été qu'ébauchées, je dois me borner à donner ici quelques notions de la synécologie des mousses, en étudiant sommairement les rapports qui existent entre les sociétés de mousses et le milieu dans lequel elles vivent; milieu qui comprend les facteurs écologiques d'ordre climatique, édaphique et biotique; ce qui revient à étudier les conditions stationnelles des diverses sociétés et les facultés d'adaptation de celles-ci aux variations de ces conditions.

Cette étude nous fournira des renseignements utiles pour la bryogéographie de notre territoire.[1]

Il est nécessaire, avant d'entrer en matière, de définir les objets qu'étudie la phytosociologie, tels que: les espèces végétales, les formes vitales de végétation, les associations et formations végétales, la station, etc.[2]

En ce qui concerne l'*espèce végétale*, je puis me rapporter à la définition donnée au commencement de la première partie de cet ouvrage.

Relativement aux *formes vitales* (Grundformen) *de végétation*, faciles à distinguer *primo visu* par leur physionomie (arbres, arbustes, arbrisseaux, herbes, lianes, mousses, sphaignes, lichens, etc.), j'adopterai la classification que donne DU RIETZ (1921) pour celles de la végétation scandinave, sans pour cela m'astreindre à employer dans tous les cas sa nomenclature.[3]

---

[1] La synécologie n'est du reste qu'une des disciplines de la phytosociologie, celle-ci étant définie, dans sa généralité, comme la science qui s'occupe des sociétés naturelles que forment les plantes, et comprenant, suivant le schema de DU RIETZ (1921): la sociologie taxonomique, analytique, physiologique, génétique, chorologique (synchorologie), écologique (synécologie), et la paléosociologie.

[2] Ceci est d'autant plus nécessaire que l'accord est loin d'être réalisé, entre les botanistes, touchant la signification exacte des différents termes, si bien que les phytosociologues appartenant à différentes écoles entendent fréquemment, sous la même désignation, des choses fort différentes.

[3] Je reconnais d'ailleurs que son système et ses formules sont susceptibles de rendre de bons services pratiques.

Nous aurons ainsi, pour notre territoire, les *formes de végétation* suivantes:

A. Plantes vasculaires
   I. ligneuses
      a) arbres, *b)* arbustes, *c)* arbrisseaux
   II. herbes
      a) terrestres, *b)* aquatiques
B. Muscinées
      a) Mousses et Hépatiques
      b) Sphaignes
C. Lichens
D. Algues
E. Champignons

Suivant la taille et la hauteur des végétaux au-dessus du sol, nous pouvons distinguer, dans la végétation, des strates (ou couches) différentes, à savoir:

strate	superficielle (sur le sol) (Bodenschicht)	de 0 à 3 cm.
»	inférieure	0,3 à 1 dm.
»	moyenne	1 à 3 dm.
»	supérieure	3 à 8 dm.
»	des buissons	0,8 à 2 m.
»	silvatique inférieure	2 à 6 m.
»	» supérieure	6 à 15 m.

La strate superficielle, dans laquelle vivent presque exclusivement les mousses, comprend elle-même deux étages différents, suivant qu'il s'agit d'espèces de très petite taille ou rampantes, en contact avec le sol sur presque toute leur surface, ou bien d'espèces qui s'élèvent à une certaine hauteur, le pied de la plantule étant seul en contact avec le sol.

En général, les mousses ne peuvent s'établir dans les associations fermées des phanérogames, que lorsqu'elles occupent un étage inférieur; ce qui est généralement le cas.

Formations

On peut définir les *formations:* des combinaisons de formes de végétation caractérisées par leur physionomie.

Ici se présente une question de principe relative à la façon d'envisager et de définir les sociétés végétales.

D'un côté, nous avons la conception traditionnaliste des phytosociologues qui, à la suite des fondateurs de la géographie botanique THURMANN, SENDTNER, DE

Candolle, Drude, Warming, Schimper, etc., basent leur manière d'envisager ces sociétés, associations et formations, sur l'étude des conditions écologiques dans lesquelles elles vivent, et sur les phénomènes d'adaptation que les plantes présentent à ces conditions, admettant, explicitement ou implicitement, qu'il y a une relation de cause à effet entre ces conditions et la composition des associations, ce qui fait que celles-ci peuvent être considérées comme l'expression phytosociologique de ces conditions, et que, comme l'a dit C. Schröter (1894), l'un des fondateurs de l'école zurichoise: «les associations végétales doivent être considérées comme des fonctions du milieu.»

D'un autre côté, l'école suédoise moderne, qui, avec Tengwald, Hult, du Rietz, Sernander, Osvald et d'autres, veulent baser la définition et la délimitation des associations proprement dites uniquement sur leur physionomie et sur les résultats statistiques que fournit l'étude des associations naturelles, relativement à la constance des espèces composantes.

Ne me reconnaissant pas la compétence nécessaire pour cela, je n'ai pas la prétention de trancher le différend; mais, devant choisir entre les deux opinions en présence, je me bornerai à faire quelques remarques d'ordre général pour motiver mon choix.

Il est vrai, comme le dit du Rietz, que la conception écologique de l'association végétale, fondée sur les rapports de cette association avec le milieu dans lequel elle vit, repose sur un certain nombre d'hypothèses, jusqu'ici non encore vérifiées, relatives à l'influence des conditions écologiques sur la composition de l'association. Ces hypothèses, que l'on a faites, la plupart du temps, sans que l'on se rendit compte de leur caractère téléologique, répondent peut-être à la réalité; mais, si cela n'était pas le cas, une grande partie du matériel d'observation qui a servi de base aux travaux modernes de phytogéographie, perdrait beaucoup de sa valeur.

Il faut reconnaître qu'en mettant en lumière la base hypothétique de ces travaux, l'école suédoise a rendu un service réel aux phytosociologues actuels.

Mais on peut parfaitement considérer ces hypothèses écologiques comme de simples moyens d'étude des associations, et cet échafaudage «d'hypothèses de travail» peut être utile, si non nécessaire, pour la construction de l'édifice phytosociologique.[1]

Comme on l'a fait remarquer à plusieurs reprises, la tendance téléologique, dans les études biologiques, ne doit du reste pas être condamnée *a priori* et sans rémission: elle peut avoir une utilité très réelle pour ces études, en mettant l'observateur sur la voie de relations non évidentes, quoique supposées, entre les facteurs externes et l'organisme vivant, et en suggérant des expériences propres à démontrer ou à infirmer ces relations.

Le terme lui-même d'association a une signification nettement téléologique: c'est dans un but déterminé que l'on s'associe! Ce qui est donné dans la nature, sont les peuplements locaux: de l'étude synthétique et comparée de ces peuplements, nous tirons, par abstraction, l'idée d'association, tout comme de l'étude des individus, nous tirons l'idée d'espèce. Il ne faut pas perdre de vue que ces notions sont fortement teintées d'anthropocentrisme!

---

[1] J'admire fort l'illusion juvénile qui a permis à certains savants de l'école d'Upsala, de qualifier de «châteaux de cartes» les résultats de ces études biologiques et de croire qu'eux seuls avaient le monopole de la construction en béton armé pour cet édifice!

Les associations végétales sont des réalités que nous pouvons observer dans la nature: ceci est vrai aussi bien pour les macro-associations de l'école zurichoise que pour les micro-associations de l'école suédoise. Comme le dit BRIQUET (1920): «l'observation a de tout temps montré que, à l'intérieur d'une flore naturelle, des peuplements (végétation qui caractérise une station) semblables se répètent dans les stations qui présentent des conditions d'existence sensiblement uniformes: ce qui amène à la notion d'association».

Il est évident que la station ne doit pas être regardée comme la *cause* de l'association, pas plus qu'elle n'est la cause de la présence de telle ou telle espèce qui s'y trouve. Comme cela est le cas pour les espèces, les causes très complexes qui font qu'une association donnée se trouve dans une station, dépendent, non seulement des facteurs actuels (facteurs écologiques), mais aussi des facteurs historiques, qui, presque toujours, nous échappent complètement.

Dans une station donnée arrivent, de tous côtés et à tous moments, des germes de toutes sortes d'espèces végétales: ce sont précisément les facteurs écologiques qui opèrent le triage et la sélection de ces germes, permettant à certains d'entre eux de se développer et éliminant les autres: l'association végétale peut donc être envisagée, non pas comme le *produit* des conditions stationnelles, mais comme la *résultante* de ces conditions appliquées aux candidats, en nombre indéfini, qui se présentent pour peupler la station.

Si ce peuplement présente, dans les stations analogues, une certaine physionomie plus ou moins caractéristique et une certaine constance dans sa composition, cela est dû, précisément, à la direction déterminée dans laquelle agit la combinaison des conditions stationnelles.

La dépendance qu'il y a entre la composition de l'association et certaines valeurs des différents facteurs écologiques de la station, est aussi bien une réalité observable dans la nature que l'existence d'associations naturelles caractérisées par leur physionomie et leurs constantes statistiques. Le caractère général de cette dépendance, hypothétique en théorie, mais confirmée par l'expérience dans un très grand nombre de cas, ne pourrait être nié qu'en suite d'observations en nombre suffisant, démontrant que la même association végétale peut se trouver et vivre dans des conditions écologiques manifestement très différentes.

En ce qui concerne les mousses, cette démonstration n'a pas été faite jusqu'ici, à ma connaissance. Par contre, un fait qui ressort avec évidence de l'étude de ces végétaux, est celui-ci, que les peuplements des stations qu'ils habitent, et qui, lorsque leur composition est suffisamment constante, représentent de véritables associations (au sens de l'école suédoise), sont dans une dépendance étroite des conditions stationnelles. Ceci amène nécessairement à faire l'étude de ces sociétés conjointement avec l'étude de ces conditions, et à introduire un élément écologique dans la définition de l'association; ce qui justifie la classification écologique des associations.

Les études statistiques faites sur une large échelle par les botanistes suédois, dans le but de fixer le degré de constance des espèces de muscinées qui entrent dans la composition des associations mixtes qu'ils ont étudiées, devront être étendues aux sociétés formées exclusivement de mousses; ces études donneront certainement des résultats fort intéressants.[1]

---

[1] Les surfaces qu'il faudrait examiner seraient, pour ces sociétés de mousses, la plupart du temps réduites et ne dépasseraient pas, dans la majorité des cas, quelques décimètres carrés.

Nous pouvons, d'après ce qui précède, adopter, pour l'association, la définition qu'a proposée BRAUN-BLANQUET (1915): «l'association définie est un groupement végétal plus ou moins stable et en équilibre avec le milieu ambiant, caractérisé par une composition floristique déterminée, dans laquelle certains éléments exclusifs ou à peu près (espèces caractéristiques) révèlent, par leur présence, une écologie particulière et autonome».[1]

J'étudie ici, sous le nom d'associations de mousses, les peuplements ou sociétés locales qui caractérisent les stations où certaines combinaisons de conditions écologiques sont réalisées; cela alors même que la constance des espèces dominantes de ces sociétés n'a pas été constatée par la statistique.

J'emploie d'ailleurs indifféremment les termes de peuplement, société et association. La délimitation des véritables «associations», au sens strict du terme, sera faite, plus tard, par des phytogéographes qui auront «l'œil sociologique» suffisamment développé, lorsque le matériel de relevés de ces peuplements locaux sera assez considérable pour pouvoir fournir des conclusions statistiques.

Actuellement, ces données font encore presque complètement défaut pour les associations des bryophytes; ce qui fait que nous devons nous contenter d'apporter quelques données fournies par les relevés faits des peuplements de stations caractéristiques.

Il y a lieu de remarquer à ce propos, que, chez les mousses, cette constance s'observe non seulement pour les espèces, mais aussi et surtout pour les *groupes biogénériques* formés par les espèces du même genre (ou sous-genre) qui ont les mêmes exigences concernant certains facteurs importants du climat ou du sol: tels, p. ex. que *Xerogrimmia*, *Hydrogrimmia*, *Xerodicranum*, *Hygrodicranum*, *Hydrofissidens*, *Hydrobryum*, *Hydromnium*, *Xerothuidium*, *Hygrothuidium*, *Hygroamblystegium*, etc.

Les espèces appartenant à un même groupe biogénérique peuvent être considérées comme vicariantes les unes pour les autres dans la même association. Certains genres sont composés entièrement, ou à peu près, d'espèces appartenant au même groupe biogénérique: *Philonotis*, *Fontinalis*, *Drepanocladus*, *Cratoneurum*, *Hygrohypnum*, *Calliergon*, etc.

L'étude des sociétés de mousses doit se faire concurremment à celle des stations, la station pouvant être définie: «un espace délimité caractérisé par un ensemble déterminé de conditions écologiques: climat, propriétés du sol, concurrence vitale, etc. Théoriquement, l'étude des conditions stationnelles doit embrasser l'ensemble des facteurs susceptibles d'agir sur la végétation dans une localité donnée» (RÜBEL 1917).

[1] Pour l'Ecole suédoise, «une association est une société de plantes qui a des constantes et une physionomie déterminées» (DU RIETZ l. c.).

L'un des problèmes généraux que l'on se propose de résoudre par l'étude synécologique, peut être formulé comme suit:

Etant donnée la composition floristique qualitative et quantitative fournie par le relevé sociologique d'une société végétale, en déduire l'ensemble des conditions écologiques propres à cette station.

Le problème réciproque: étant donnée la combinaison des conditions diverses qui caractérise une station, en déduire la composition qualitative et quantitative de la société végétale correspondante, n'est que théorique, car, dans la règle, ce qui est immédiatement accessible à notre expérience est la composition floristique du peuplement, tandis que les conditions d'existence dans la station ne nous sont connues que très approximativement et incomplètement, les facteurs d'ordre historique échappant, dans la règle, à notre étude.

Il ne faut pas perdre de vue, d'ailleurs, que l'association doit être regardée comme la résultante générale des conditions écologiques de la station, et que, d'autre part, la suppléance de certains facteurs les uns par les autres rendrait assez douteuse, dans beaucoup de cas, l'utilité des mesures exactes de chacun de ces facteurs (Rübel 1917).

Théoriquement, les sociétés de muscinées appartiennent à trois catégories:

a) sociétés composées d'individus de la même espèce, formant des colonies, touffes, coussinets, etc. plus ou moins étendus. Ce sont des *synusies* dans le sens de Gams (1918). Exemple: la *Leucobryaie*,

b) associations de mousses d'espèces ou de genres différents, formant une végétation (tapis, gazons, etc.) plus ou moins étendue, exclusivement, ou à peu près, composée de muscinées. Ex.: *Sphagnaies*, *Polytrichaies*, *Grimmiaies*, etc.,

c) associations des muscinées avec d'autres plantes, cryptogames ou phanérogames. Ex.: associations de la toundra, des marais, etc., etc.

D'une manière générale, l'étude des sociétés de mousses doit se faire en vue de déterminer quelle est la part que prennent les bryophytes aux sociétés végétales en général: les études phytosociologiques doivent, en effet, porter, autant que possible, sur tous les végétaux, phanérogames et cryptogames: la nécessité de considérer les mousses et les lichens comme des composants, souvent très importants, des sociétés végétales, a été démontrée par la plupart des travaux modernes.

Dans certaines stations, la végétation est formée presqu'exclusivement, ou en très grande majorité, par les mousses: tels sont par exemple, les peuplements des murs, des rochers, de la toundra, etc.

Dans d'autres cas, ces cryptogames (sphaignes y compris) prennent une part prépondérante aux formations végétales (marais, marécages, etc.). Dans les zones supérieures, ainsi que dans la zone arctique, les Cryptophytes prennent, par rapport aux autres végétaux, une importance considérable et même prépondérante.

D'autre part, l'étude écologique et sociologique des mousses peut fournir des données phytogéographiques fort intéressantes, dans les cas p. ex., toujours plus fréquents, où, par l'intervention de l'homme (culture), la végétation autochtone d'une station ou d'une contrée a été profondément modifiée ou même détruite (AMANN 1922).

Relevé sociologique des peuplements et sociétés locales de mousses

Pour les mousses aussi, nous pouvons distinguer des sociétés ou associations *ouvertes*, dont les éléments sont suffisamment distants les uns des autres pour qu'ils ne soient pas influencés par leur présence réciproque (dans les stations désertiques, p. ex.), et d'autres *fermées* où la présence d'un élément est conditionnée, aussi bien par la présence des autres plantes, que par l'influence du milieu physique et chimique; ce qui est le cas dans la grande majorité des stations.

La première difficulté que l'on rencontre, lorsqu'on veut faire le relevé d'une société de bryophytes, consiste dans la délimitation et la circonscription de la station. Pour ces petites plantes, cette dernière est, comme je l'ai remarqué précédemment, en général très limitée, les conditions locales pouvant varier notablement à des distances relativement faibles. C'est ainsi qu'un rocher ou un mur, p. ex. peut comprendre plusieurs stations bien distinctes, suivant l'exposition de ses faces, leur inclinaison, l'éloignement du sol, la quantité d'humus, la réaction chimique, etc.

La méthode des carrés de superficie déterminée, utilisée pour les associations des phanérogames, n'est applicable aux sociétés de mousses qu'à la condition de considérer des surfaces parfois très réduites.[1]

Sans qu'il soit nécessaire que le relevé des espèces présentes dans la station considérée, soit absolument complet, il est bon, cependant, de négliger le moins possible de ces espèces, l'omission pouvant porter accidentellement sur des éléments caractéristiques ou intéressants à certains points de vue, malgré leur très faible quantité.

Dans mon travail sur les Mousses du Vignoble de Lavaux (l. c.) j'ai étudié les sociétés de mousses de ce district en me basant sur

1° l'inventaire des espèces,

[1] Le cadre de 1 dm², jeté au hasard (méthode de RAUNKIAER), pourrait être facilement appliqué aux sociétés de mousses, vu leur taille réduite. Mais il est très souvent difficile de trouver des stations assez étendues pour pouvoir faire 50 dénombrements de 1 dm².

2° l'évaluation de la proportion relative de la quantité de chaque espèce par rapport à l'espace occupé.

Cette évaluation peut se faire conventionnellement et approximativement en exprimant la quantité de chaque espèce par un chiffre: 1 très peu, en très faible quantité, 2 peu, en faible quantité, 3 en quantité moyenne, 4 assez abondant, 5 abondant, en grande quantité.

Dans le cas où une espèce est en très grande abondance par rapport aux autres, on peut lui attribuer la quantité 2 ou 3×5.

Un seul ou quelques individus isolés peuvent être mentionnés sans chiffre.

La notion de quantité devrait se rapporter ici au nombre des individus: or, l'individu, chez les mousses, très souvent n'est pas facile à isoler, surtout lorsqu'elle croissent en touffes ou en coussinets, ou que, ramifiées, elles forment des gazons enchevêtrés. En fait, dans la plupart des cas, la quantité évaluée d'un composant, dans une société de mousses, est proportionnelle à sa masse, c.-à-d. à l'espace qu'il occupe par rapport à l'espace total. L'évaluation de la quantité revient donc pratiquemenet à celle du *degré d'occupation* (Bedeckungsgrad) de HULT.

L'étude des sociétés bryologiques d'une station comporte ainsi, au point de vue qualitatif et quantitatif:

1° le relevé floristique des espèces présentes,

2° l'évaluation de la quantité relative de chaque espèce, proportionnelle à l'espace occupé par les individus (touffes, coussinets, etc.) de cette espèce.

Parmi les différentes espèces qui forment le peuplement d'une station, nous pouvons distinguer, au point de vue de la proportion, des espèces *dominantes* et d'autres *accessoires*.

A un autre point de vue, ont doit distinguer, parmi ces composantes de la société, des espèces qui peuvent être considérées comme *caractéristiques* ou *différentielles* pour certaines catégories de stations, tandis que d'autres sont des espèces plus ou moins indifférentes. Comme le remarque BRIQUET (1920), les espèces caractéristiques, alors même qu'elles peuvent n'être présentes qu'en quantité très réduite — elles manquent complètement parfois — sont plus importantes pour l'étude des société que les espèces dominantes.

La comparaison, entr'eux, au point de vue de leur composition floristique, des peuplements de stations semblables ou analogues, présentant une certaine conformité dans les conditions écologiques (à laquelle correspond une certaine conformité de physionomie des peuplements) amène à la notion de *constance* ou de *fidélité* de certains composants (BROCKMANN-JEROSCH 1907). Nous pouvons distinguer ainsi des espèces *constantes* (à des degrès différents), d'autres *adventices*, d'autres encore *accidentelles*.[1]

[1] BROCKMANN-JEROSCH (1907) appelle espèces accessoires celles qui se trouvent dans au moins ¼ des relevés, espèces accidentelles dans moins de ¼.

Alors qu'avec Brockmann-Jerosch, l'école zuricoise qualifie de *constantes* les espèces constantes dans 50 % au moins des relevés, l'école suédoise réserve cette qualification aux espèces dont le coefficient de constance est de 90 % au minimum.

L'une et l'autre école entendent réserver le nom d'association aux sociétés ou peuplements de même physionomie qui comprennent plusieurs espèces constantes.

Il n'est pas douteux que les muscinées forment, comme les phanérogames, de véritables associations dont la composition présente souvent une constance remarquable, et dont les éléments sont unis par un lien social correspondant à un état d'équilibre défini. La constance ou *fidélité spécifique* de ces associations est aussi prononcée que pour les plantes supérieures: si bien que, comme le remarque Herzog (1926), il est très souvent possible de déduire, avec un haut degré de probabilité, la présence d'une espèce de celle d'autres espèces appartenant à la même association.[1]

Les associations peuvent être désignées, soit par le nom générique de l'espèce constante dominante avec la terminaison «etum» suivi du nom spécifique au génitif (école de Zurich-Montpellier) (ex. *Dicranetum scoparii)*, soit, comme le fait l'école suédoise, par la combinaison des noms des deux espèces constantes dont le degré d'occupation est le plus élevé (ex: association *Empetrum nigrum — Sphagnum fuscum).*

La nomenclature des associations suivant le premier mode a l'inconvénient d'avoir un tour singulièrement pédant; les désignations suivant le mode suédois, sont longues et lourdes. Pour ces raisons, je préfère la nomenclature, plus conforme au génie de la langue française, avec la terminaison «aie» adaptée au nom générique de l'espèce constante dominante, suivi de la désignation de cette espèce: ex. *Dicranaie* à *D. scoparium*, *Hylocomiaie* à *H. splendens*, etc. Le facies est indiqué par le nom de l'espèce codominante ou de la caractéristique.

Le rôle des mousses dans les associations végétales peut être parfois celui d'élément *destructeurs*, par envahissement du terrain p. ex.; dans d'autres cas, les mousses sont des éléments *édificateurs*, en tant, p. ex. qu'elles remplissent le rôle de pionniers pour la conquête du terrain à la végétation. Dans la plupart des cas, probablement, elles sont des éléments *neutres* (Braun-Blanquet 1915).

Le *coefficient de communauté* de P. Jaccard, qui indique combien d'espèces sont communes à deux associations du même district, est une mesure du degré d'affinité entre les associations.

---

[1] G. Josephy (1920, p. 92) relève aussi cette «fidélité sociale» des mousses, ainsi que leur réaction très nette aux propriétés du substrat: «Diejenigen Moose, welche die gleichen Anpassungserscheinungen zeigen, kommen an gleichen Standorten vor, und lassen andere, weniger gut angepasste Moose, nicht in ihrem Verband aufkommen».

La diversité des composants d'un peuplement ou d'une association, c.-à-d. le nombre d'espèces différentes qui occupe l'unité de la surface (1 dm² p. ex.) est ce que l'on peut appeler le *coefficient de diversité* du peuplement ou de l'association. Dans certaines stations élevées des Alpes, ce coefficient peut présenter des valeurs considérables (AMANN 1916).

Selon O. ARRHENIUS (1920), l'accroissement du nombre moyen des espèces végétales avec l'étendue de l'aire considérée, peut être représenté par la formule:

$$\frac{y}{y_1} = \left(\frac{x}{x_1}\right)^n$$

où y est le nombre d'espèces croissant sur une aire de surface x, y_1 le nombre d'espèces croissant sur l'aire de surface x_1, et n une constante (pour laquelle ARRHENIUS admet la valeur 3,2).

D'après DU RIETZ (l. c.), cette formule n'est pas applicable aux espèces formant de véritables associations naturelles. Il paraît que, dans ce cas, la constante a une valeur notablement inférieure à 3,2. Il est fort probable qu' il en est de même en ce qui concerne les muscinées.

La composition d'une formation ou d'une association peut différer, en apparence, à certaines époques, de ce qu'elle est à d'autres. Les mousses peuvent y figurer comme des éléments provisoires ou momentanés. C'est le cas, p. ex., comme BOLLETER (1920) l'a noté, pour la *Polytrichaie* à *P. sexangulare* qui, dans certaines stations des Hautes-Alpes, où la durée de végétation est très courte pour les phanérogames, paraît exclusive. En creusant, on trouve cependant *Salix herbacea* en quantité, mais non développé. Dans le cas où la durée de la végétation peut être assez longue, le *Salix* se développe et peut même remplacer le *Polytrichum*.

Il faut ainsi distinguer, pour les associations, des aspects saisonniers différents.

A chacun des facteurs écologiques: température, humidité, sécheresse, lumière, nature physique et chimique du substrat, etc., correspond la présence de certains éléments du peuplement, qui peuvent être envisagés comme des espèces *indicatrices* (thermophiles, hygrophiles, xérophiles, sciaphiles, calcifuges, etc).

De même qu'une espèce peut être caractérisée, au point de vue écologique, par une formule exprimant ses exigences ou ses préférences relativement aux différents facteurs du climat et du sol (comme l'ont fait p. ex. ARNELL et JENSEN pour les Mousses du Sarek, et C. MEYLAN pour les Hépatiques de la Suisse), il serait possible de donner, pour les différents peuplements ou associations, une formule analogue déduite de l'analyse élémentaire qualitative et quantitative qu'on en a faite.

Dans mon étude de la flore bryologique de Lavaux (l. c.), j'ai introduit, en outre, la notion de la *formule histologique* du peuplement, en considérant la proportion relative (en %) des trois catégories principales des mousses: microdictyées, sténodictyées, et eurydictyées, que j'ai distinguées dans ma Flore des Mousses de la Suisse.

Cette distinction est intéressante en ce que ces trois catégories correspondent *grosso modo* à trois catégories biologiques: xérophiles, photophiles et hygrophiles-sciaphiles.

Suivant le but que l'on se propose, la classification des peuplements et des société locales de mousses peut se faire à différents points de vue:

1° d'après la composition floristique des espèces dominantes: *Grimmiaies*, *Dicranaies*, *Hylocomiaies*, *Sphagnaies*, etc.,

2° en partant des facteurs écologiques climatiques ou édaphiques des stations qu'elles habitent:

sociétés xérothermiques, hydrophiles, sciaphiles, etc., calciphiles, calcifuges, oxyphiles, basiphiles, saprophiles, etc.,[1]

3° suivant les éléments chorologiques zonaux (altitudinaux), régionaux ou géographiques: sociétés collinéennes, subalpines, alpines, etc., associations d'espèces boréales, atlantiques, méridionales, etc.

Variation et succession des associations dans le temps

L'association est un complexe qui varie dans le temps aussi bien que dans l'espace, au fur et à mesure que les conditions du milieu changent. Beaucoup d'associations de mousses sont fugaces et n'ont qu'une existence relativement courte.

La faculté des différentes espèces, constituant l'association, à s'adapter aux changements de ces conditions, étant différente, il y a, pour chacune de ces espèces, des périodes maxima et minima de développement. La vitesse de ces variations dans la composition de l'association, peut être fort différente suivant les cas. Certaines associations, habitant des stations où les variations des facteurs écologiques sont de peu d'amplitude, peuvent présenter une stabilité relative, que l'on peut considérer, dans certains cas, comme un état définitif (*climax* de CLEMENTS).

Il importe de distinguer les variations et successions des associations dues à des causes fortuites et plus ou moins accidentelles, modifiant les conditions écologiques de la station, et celles produites par l'évolution naturelle de la formation dont ces associations font partie, ou de l'association elle-même.

Pour chaque association, il y a lieu de considérer trois périodes

[1] En tenant compte du pH du terrain, on peut, avec F. CHODAT (l. c.), distinguer deux types de formations: *type acide:* forêt-mâquis, mâquis, lande, Vaccinniaie, toundra alpine; et *type alcalin:* forêt-garigue, garigue, garide, garide alpine, garide steppique, steppe (ces deux dernières pouvant être neutres ou légèrement acides).

succesives: 1° une période d'établissement (où l'association est en général ouverte), 2° une période transitoire (association ouverte ou fermée), 3° une période finale (association ordinairement fermée). (LÜDI 1919.)

Sur les terrains mouvants, les talus, etc. nous voyons, p. ex., en premier lieu, une colonisation par certaines mousses spéciales, pionniers dont le premier effet est de fixer et de consolider la couche superficielle du sol, qui, d'autre part, fournit aux plantes des sels minéraux nutritifs abondants. La collection et la formation d'humus par les mousses amènent graduellement des changements dans les conditions écologiques, en même temps que diminue la quantité des sels minéraux solubles. A ces changements correspondent des modifications dans la composition du premier peuplement colonisateur. Le développement de plantes, phanérogames et autres, qui peuvent se fixer sur le sol stabilisé, introduit un facteur biotique de concurrence vitale très actif.

Plus tard, la station présentant un excès d'humus, un minimum de sels minéraux solubles, la réaction du substrat se modifiant, les associations humicoles remplacent les précédentes.

Nous avons affaire, ici, à des successions dépendant directement de facteurs biotiques.

La physionomie d'un même peuplement est susceptible de changer suivant les saisons (aspects saisonniers). C'est ainsi qu'au printemps, certaines stations très mouillées présentent des associations de formes hydrophiles, alors qu'en été et en automne, période sèche, les formes ou types xérophiles prennent le dessus. Il en est de même pour les sociétés de la garide et de la vâque valaisanne, pour lesquelles l'aspect vernal et estival est bien différent de celui de l'été et de l'automne.

Les sociétés de mousses des champs cultivés présentent naturellement des aspects saisonniers fort différents aussi: alors qu'en hiver et au premier printemps, les petites espèces cleistocarpes annuelles sont très développées, elles disparaissent presque complètement en été et en automne. Il va de soi que les modifications périodiques causées par la culture entraînent des changements très considérables dans la composition des peuplements de mousses messicoles.

Dans la forêt, aussi, les associations de mousses changent et se succèdent à mesure que se modifient, d'une part, les conditions climatiques avec le développement des arbres, entraînant des changements dans l'éclairage, l'humidité, etc., et, d'autre part, les conditions

édaphiques, par suite de la formation et de la maturation de l'humus, de la décalcification du sol, etc.[1]

La «fatigue édaphique» ou épuisement du sol (Bodenmüdigkeit) se manifeste aussi pour les mousses, et entraîne, avec le temps, des modifications dans la composition des sociétés. Dans la règle, cette fatigue n'est pas causée, comme pour d'autres plantes supérieures, par l'épuisement graduel du terrain en matière nutritive (sels, etc.), sauf, peut-être, pour les terrains qui se décalcifient rapidement, et pour les substrats des mousses fimicoles, mais par les changements physico-chimiques que subit le terrain du fait même de la vie et du développement de la mousse (formation d'humus, modification de la réaction, etc.).

Les acrocarpes et les pleurocarpes sont, pour l'évolution des sociétés de mousses, des éléments de nature différente, en ce sens que les premiers, se développant plus ou moins normalement (perpendiculairement) à la surface du substrat, ne s'étendent qu'à la périphérie des touffes ou des gazons, là où le terrain est libre, tandis que les pleurocarpes s'étendent par reptation en se développant parallèlement à la surface, et souvent par dessus les autres plantes. Alors que les acrocarpes sont des «adnati», les pleurocarpes sont des éléments reptants qui, très souvent, devenant envahissants et supplantant les acrocarpes, représentent, pour l'association, des éléments destructeurs. Il en est de même pour beaucoup d'hépatiques, qui sont des éléments reptants comme les pleurocarpes.

En règle générale, la composition du peuplement de la plupart des stations, change avec l'âge écologique de la station. C'est ainsi que, pour les rochers et les murs du vignoble de Lavaux (Amann 1922), j'ai montré que l'on pouvait distinguer trois âges des murs auxquels correspondent des sociétés de mousses différentes. Après les algues et les lichens, viennent se fixer sur la pierre les mousses colonisatrices qui collectionnent et forment peu à peu de l'humus. Ces premiers peuplements, ordinairement très ouverts, et composés d'un nombre restreint d'espèces, font place, avec le temps, à d'autres associations plus complexes et souvent plus développées en quantité et en diversité.[2]

Ces associations changent à mesure que les conditions créées par la délitation du substrat et la concurrence vitale se modifient; elles tendent vers un état final d'équilibre définitif (climax).

---

[1] C. Schröter (Warming 1918, p. 687) classe comme suit les modifications des stations: géogènes (édaphiques), climatogènes, biogènes, anthropogènes, phylogénétiques (par la plante elle-même).

[2] Je reviendrai sur ce sujet à propos des associations de mousses des murs.

C'est dans les touffes de mousses que germent les semences des phanérogames saxicoles.[1]

Les sociétés des mousses corticoles présentent, de même, une succession analogue à celle que j'ai signalée pour les mousses des murs. Les premiers pionniers, après les algues et les lichens (*Xanthoria parietina*, *Physcia stellaris*, *P. pulverulenta*, etc.), qui se fixent sur le tronc des jeunes arbres, sont *Orthotrichum diaphanum*, *O. obtusifolium*, *O. tenellum*, *Syntrichia laevipila*, etc.

A ce premier âge succède le second, lorsque l'écorce présente des inégalités suffisantes pour permettre l'accumulation de l'humus: *Syntrichia papillosa*, *Orthotrichum leiocarpum*, *O. affine*, *O. speciosum*, *O. patens*, *O. stramineum*, *O. Schimperi*, *O. Braunii*, *O. Lyellii*, *Ulota* sp., *Zygodon viridissimus*, *Bryum capillare*, etc.

Puis, sur le tronc des arbres âgés, à écorce crevassée, viennent se fixer: *Dicranum viride*, *D. montanum*, *D. Sauteri*, *Syntrichia pulvinata*, *Mnium cuspidatum*, *Neckera crispa*, *N. pumila*, *N. undulata*, *N. complanata*, *Leucodon*, *Antitrichia*, *Pylaisia*, *Platygyrium*, *Pterigynandrum*, *Leskea polycarpa*, *L. nervosa*, *Anomodon* sp., *Homalothecium sericeum*, *Isothecium myurum*, *Amblystegium subtile*, *A. serpens*, *Drepanium cupressiforme*, etc.

Il va de soi que tous les changements dans la nature des formations: extension ou suppression de la forêt, transformation de la prairie alpine en fruticée, etc. etc., entraînent des changements dans la végétation des mousses.

En ce qui concerne les mousses des champs et des prairies, il est intéressant de noter qu'au Parc national suisse, Braun-Blanquet (Actes Soc. helv. sc. nat. Zermatt 1923) a constaté que les changements dans les peuplements des prairies, pâturages, etc., préservées de l'intervention humaine, qui s'accomplissent lentement, consistent surtout en un développement et une multiplication des phanérogames robustes aux dépens des hémicryptophytes et des mousses, qui, peu à peu, sont complètement refoulées.

Dans les marais aussi: telmatée, phragmitée, roselière, etc., les sociétés muscinales sont sujettes à des variations et des successions dues aux modifications apportées, soit par des circonstances fortuites: intervention de l'homme, drainage, asséchement, etc., soit ensuite d'atterrissement dû au développement de certaines plantes phanérogames (*Scirpus*, *Juncus*, *Carex* spp. p. ex.) ou de mousses (*Drepanocladus* spp.).

Dans la sagne, nous voyons de même les associations de mousses

[1] Voir p. ex. Wetter E. (1917). La fig. T. XIV, qui montre le *Saxifraga Cotyledon* ayant germé sur des touffes de mousses, est fort instructive.

se modifier et se succéder au cours de l'évolution normale et de la transformation de la *Bétulaie* en *Sphagnaie* et de celle-ci en *Moliniaie*, puis en *Callunaie*.

Certaines causes accidentelles peuvent, dans la tourbière, modifier profondément la nature de la végétation muscinale: c'est ainsi p. ex. que le développement considérable de certains mollusques et l'accumulation fortuite de leurs coquilles déterminent, ensuite de l'apport de calcaire dû à la décomposition de celles-ci, la disparition des sphaignes; ce que j'ai pu observer à plusieurs reprises.

Les associations de mousses aquatiques ne présentent pas, à ma connaissance, de successions régulières. Les changements qui peuvent intervenir dans leur composition sont dus à des modifications accidentelles du milieu.

Voyons maintenant quelle part prennent les mousses dans les principales formations végétales de notre territoire.

Je rappellerai ici la définition donnée par RÜBEL: «la formation consiste en associations qui sont différentes par leur composition floristique, mais qui concordent en première ligne par leurs conditions stationnelles, en deuxième ligne, par leurs formes vitales.»

Les formations composées exclusivement ou principalement de mousses sont, dans la règle, des formations fermées. Ces végétaux peuvent du reste se rencontrer dans toutes les catégories de sociétés végétales, à l'exception des planktons.

La forêt

Selon le Dictionnaire géographique suisse (art. Suisse, p. 170), les forêts occupent en Suisse, 878489 hectares, soit environ le 21 % de la surface totale du pays, et le 28 % de la surface couverte de végétation.

L'importance des mousses, pour la forêt, est souvent considérable: elle a été relevée par la plupart des auteurs forestiers.

Ce revêtement de mousse préserve le sol d'un refroidissement superficiel et d'une dessication exagérés; il retient et emmagasine une partie de l'eau tombée et en modère l'action diluvienne; il permet, d'autre part, l'existence d'une faune animale et de petits organismes qui jouent un rôle considérable pour la formation de l'humus; il préserve le sol contre l'appauvrissement par lixiviation en matières minérales et organiques solubles (E. HENRY, 1908). La disparition de la couche de mousses peut entraîner la dessication du sol et le dépérissement des arbres.

En ce qui concerne la faculté du tapis de mousses de retenir et d'emmagasiner l'eau météorique, GERWIG a montré que la mousse peut absorber très rapidement le sextuple de son poids d'eau, ou autrement dit une quantité d'eau qui formerait une couche de 4,5 à 10 mm. d'épaisseur sur la surface occupée par ce tapis. On comprend que, dans une forêt couvrant une pente, ce revêtement retenant une couche d'eau de 2 à 3 cm. seulement, cela représente, par km², une masse de plus d'un million de mètres cubes; ce qui suffit pour parer au danger d'une inondation par suite de crue subite et excessive des cours d'eau. Le pouvoir absorbant de la mousse pour l'eau, équivaut, d'après le professeur BÜHLER (Tübingen), à 4 fois celui d'une couche de feuilles mortes du hêtre.

Dans la forêt vivent des sociétés de mousses composées d'espèces qui ont besoin de son abri, c'est-à-dire des conditions spéciales de climat et de substrat propres à cette formation: ce sont des mousses sciaphiles, apénémophiles, ombrophobes, etc.

Les mousses y occupent, avec les fougères et les herbes, l'étage inférieur; quelques espèces arboricoles s'élèvent cependant jusqu'aux strates supérieures.

La protection que trouvent les mousses dans la forêt est surtout relative aux températures extrêmes, qui y sont sensiblement atténuées; le rayonnement nocturne, si intense dans les zones élevées, y est fortement diminué.

Sur le Plateau suisse, les maxima de l'été sont abaissés de 1° à 1,5° dans les forêts, par rapport aux territoires non boisés.

Observation: Forêt d'épicea sur Zernez, 15 juillet, 11½ h., température de l'air 18,5°.

Cavité sous un bloc, humus avec *Orthothecium intricatum*, *Oxyrrhynchium Swartzii*, *Mnium serratum*, *Tortula tortuosa:* 6,5°.

Sur le bloc, à l'ombre, en contact avec le roc (dolomie), sous une touffe de 4—5 cm. de profondeur de *Tortula tortuosa:* 7,5°.

Sur le même roc, sous une touffe de 1 cm. *Hypnum Halleri:* 12°.

A la surface nue du bloc: 11°.

Trou à froid dans la forêt, Im Loch sous Loèche, 1200 m.: air 15°, dans le fond d'un creux entre des blocs, température 5°.

Dito, forêt près Gadmen, 1000 m., air 17°, fond d'un creux avec *Plagiothecium Muellerianum* temp. 4°.

Voici un exemple de relevé d'une société des cryptes sous les blocs: humus pH = 6,4—5,8, espèces sciaphiles et lucifuges: température basse.

Forêt mixte *Picea* et *Larix*, entre Tête-noire et Trient, 1200 à 1300 m *(Drépaniaie).*

Pohlia cruda (cryptomorphose) 5
Drepanium cupressiforme v. *filiforme* 5
Heterocladium heteropterum 4
Isothecium myosuroides v. *debile* 4
— *myurum* (cryptomorphose) 4
Bartramia Halleriana (cryptom.) 3

Diplophyllum albicans 2
Lepidozia reptans 3
Pogonatum alpinum (cryptom.) 2
Plagiothecium denticulatum (cryptom.) 1

Les conditions d'humidité sont en même temps stabilisées. Le sol de la forêt ne reçoit, en moyenne, que le 75 % de la précipitation annuelle. Les mousses arboricoles fixées sur la partie verticale des troncs reçoivent moins d'eau encore.

Les précipitations atmosphériques sont, d'autre part, sensiblement plus abondantes dans le voisinage des grandes forêts qu'en pays non boisés (fixation et condensation des brouillards et nuées par les forêts).

A l'abri de la frondaison et du sous-bois, les mousses ombrophobes sont protégées contre l'action directe des précipitations.

L'action du vent est très atténuée, ainsi que la lumière directe du soleil. La transition d'une saison à l'autre se fait moins brusquement dans la forêt que sur les espaces ouverts; c'est surtout le cas au printemps, la neige persistant plus longtemps (souvent 3 à 4 semaines) lorsque le sol de la forêt est recouvert de mousse ou de feuilles mortes.

L'atténuation de la lumière est certainement, pour les mousses silvicoles, l'un des facteurs principaux auxquels elles sont spécialement adaptées. Cette atténuation est souvent si prononcée que, dans la forêt, on observe une véritable lutte pour la lumière: c'est dans les parties peu denses et à la lisière que les mousses arboricoles sont le plus développées. Les forêts très serrées et obscures ont peu de mousses.

Le besoin de lumière allant en augmentant à mesure que la température décroît (Wiesner), nous constatons que c'est surtout dans les contrées froides que s'observent les phénomènes d'adaptation spéciaux que nous avons passés en revue à propos des mousses sciaphiles.

Il va de soi que l'atténuation de la lumière — comme les modifications des conditions climatiques en général — est différente suivant les essences forestières. Selon Rübel (1906), la lumière moyenne, en été, dans la forêt de mélèze, est $^1/_5$ de celle en dehors de la forêt; elle est $^1/_{15}$ à $^1/_8$ dans la forêt d'arve.

Observation: Forêt de Fougères, Le Mont sur Lausanne, en juillet, 15 h.:

a) hors de la forêt, à l'ombre	100,00
b) dans la forêt de hêtre, sur le sol horizontal	9,45
c) dans la même forêt, sur paroi verticale de mollasse, exposition SW	9,30
d) même localité, paroi exposée au NE	5,55

Cette différence est très marquée en hiver et au printemps, dans les forêts de feuillus et de conifères à feuilles caduques.

Observation: Forêt près Lausanne, en avril, 15 h.:

a) sous les hêtres non encore feuillés, au niveau du sol: association de mousses photophiles *(Dicranum scoparium* 4, *Tortella tortuosa* 4, *Drepanium cupressiforme* 5). Intensité lumineuse 75 % de celle hors de la forêt.

b) sous l'épicéa *(Drepanium cupressiforme* 5, *Hylocomium splendens* 3, *H. triquetrum* 2, *Isothecium myurum* 2, *Eurynchium striatum* 2, *Brachythecium velutinum* 1, *Thuidium tamariscinum* 1, *Plagiochila asplenioides* 1). Intensité lumineuse 27—30 %.

c) au pied d'une paroi de mollasse surplombante (orientation SE) dans la forêt mixte hêtre et épicéa *(Orthothecium intricatum, Fissidens cristatus, Brachythecium velutinum* var.). Intensité lumineuse 12 %.

On peut dire qu'en règle générale, chaque espèce ligneuse et forestière est accompagnée, dans les différentes zones altitudinales, de sociétés de mousses caractéristiques.

L'estisilve, forêt d'arbres feuillus à feuilles caduques (hêtre surtout) domine, en Suisse, jusqu'à l'altitude de 1350 m. Les conditions écologiques spéciales à cette formation, sont principalement les suivantes:

1° une alternance saisonnière prononcée,

2° l'atténuation de la lumière, de l'évaporation et des variations quotidiennes de la température, ainsi que l'abri contre les déplacements de la couche atmosphérique (vents), ont lieu surtout pendant la saison de mai à octobre: elles sont beaucoup moins prononcées d'octobre à mai.

Pendant l'été, l'absorption de la lumière par la frondaison est considérable: dans la hêtraie, par exemple, elle s'élève à 80 à 90 % des rayons chimiques actifs et à 95 % des rayons rouges utilisés par la chlorophylle,

3° les conditions spéciales du sol, dépendant de la chute annuelle des feuilles, qui forment, en général, une couverture continue, la formation d'humus de nature particulière, le sol humide et chaud, dans lequel pullulent les vers de terre et autres animaux inférieurs.

4° En ce qui concerne la température, on sait que celle de l'air, dans la forêt de hêtre, est en moyenne de 2° environ plus basse que dans les champs (Muttrich, d'après Gradmann) (1900).[1]

5° D'après Ney (Graidmann l. c.) l'évaporation, en été (avril-septembre), est, à découvert (champ), 411 mm., et dans la forêt

[1] Le même auteur indique l. c. que les minima moyens sont plus bas, sur les surfaces découvertes (champs, etc.) que dans la forêt de hêtre: pour l'année de 0,63° et pour l'hiver de 0,31°.

158 mm. (38 %) seulement. L'évaporation du sol: à découvert 408,6 mm., dans la forêt 62,7 mm. (15 %).

Dans la forêt de feuillus, c'est au printemps, alors que les conditions lumineuses sont favorables, qu'a lieu, pour beaucoup de mousses silvicoles, le développement et la maturité du sporogone. Il en est de même, pour d'autres espèces, à l'arrière-saison, après la chute des feuilles.

Les mousses croissant sur le sol dans la forêt doivent lutter contre l'ensevelissement par les dépouilles: feuilles mortes et ramilles, recouvrant périodiquement le sol. L'adaptation à cette condition a lieu:

1° par la croissance en touffes élevées (*Polytrichum* sp., *Dicranum* sp.) et souvent serrées (*Leucobryum*),

2° par les innovations annuelles étagées (*Hylocomium splendens*, *Thuidium tamariscinum*),

3° par des rejets allongés (*Mnium* sp., *Eurynchium* sp., *Brachythecium* sp.), (Quelle: «Göttinger Moosvegetation», cité d'après Roth 1914).

Cette couche, ordinairement continue, de feuilles mortes, est d'ailleurs un obstacle au développement des muscinées; aussi voit-on que, dans les forêts de hêtre, p. ex., les mousses ne sont bien développées que sur le tronc et les grosses racines des arbres, sur les blocs, et partout où le sol reste découvert.

L'humus formé par la décomposition des feuilles mortes présente, à l'origine, une réaction nettement acide (p. 111). Par l'action des microorganismes, combinée à celle des constituants minéraux du sol, cette acidité diminue graduellement avec le temps à mesure que la transformation se poursuit, et peut se changer finalement en réaction neutre, puis alcaline (Coville 1913).

L'alcalinité du sol peut être fortement augmentée par les produits de la décomposition des feuilles mortes (mull): dans le mull nord-américain, Coville (1913) a dosé de 2 à 3 %, et plus, de Ca O.

L'acidité du sol peut être augmentée au contraire par les coupes rases et le paccage du bétail.

Les sociétés de mousses propres à ces stades successifs de la maturation de l'humus, sont nettement différentes.

La terre végétale des forêts de feuillus présente une acidité moins grande que celle des forêts à feuilles persistantes: Nemec (Etudes biochimiques sur les sols forestiers 1924, cité d'après C. F. Chodat l. c., p. 88) a mesuré, dans un bois de frêne, un pH = 7,2.

Cette acidité initiale de la couverture du sol peut devenir considérable dans les forêts de chêne, p. ex. Joint aux autres conditions:

lumière plus forte, sol plus sec, etc., ce facteur élimine les espèces basiphiles et hygrophiles et favorise les oxyphiles: *Polytrichum* sp., *Pogonatum* sp., *Isopterygium elegans*, etc., et les indifférentes (comme *Hypnum purum*, *Ceratodon*, etc.). D'autres espèces se réfugient ici sur les arbres, à l'abri de l'acidité de cet humus spécial.

Comme exemple de peuplement sur la terre décalcifiée dans la forêt de hêtre, à réaction neutre ou alcaline (pH = 7,2—6,8), j'indiquerai le relevé suivant *(Isoptérygiaie): Isopterygium elegans* 5, *Drepanium cupressiforme* 3, *Plagiothecium Roeseanum* 2, *Catharinea undulata* 1 (Sauvabelin sur Lausanne).

L'humus argileux ou arénacé des talus et des escarpements au bord des chemins dans les forêts, avec un pH inférieur à 6,8, présente une association caractéristique avec *Diphyscium*, *Pogonatum* sp. (Diphysciaie et Pogonataie), *Blepharostoma*, *Lepidozia reptans*, *Diplophyllum albicans*, *Metzgeria furcata*, etc.

Le climat océanique qu'exige la forêt de hêtre, se manifeste par la présence, dans cette forêt, d'un certain nombre de mousses caractéristiques, telles, p. ex., que:

Dicranum viride
Barbula sinuosa
Ulota crispa
Orthotrichum stramineum
Zygodon viridissimus
Mnium hornum
Neckera pennata
— *pumila*
Platygyrium
Homalia
Cryphaea
Anacamptodon
Amblystegium subtile
Anomodon longifolius
Eurynchium Vaucheri
— *germanicum*
— *crassinervium*
Hylocomium brevirostre

qui disparaissent avec la hêtraie.

Les relevés suivants sont des exemples d'associations locales de mousses de la hêtraie:

I. Forêt de Rovéréaz, sur Lausanne, 600 m., sur le sol, au pied des hêtres *(Tortellaie* avec *Drepanium cupressiforme):*

Tortella tortuosa 5
Drepanium cupressiforme 3
Fissidens cristatus 2
Thuidium tamariscinum 2
Plagiochila asplenioides 2
Isothecium myurum 1

II. Ravin boisé à Lavaux, 500 m., sur le sol *(Scléropodiaie-Mniaie):*

Seleropodium purum 5
Mnium undulatum 5
Hypnum cuspidatum 4
Eurynchium piliferum 3
Thuidium tamariscinum 3

III. Jorat vaudois, 650 m., sur le sol décalcifié (lumière 9,45 %), *(Polytrichaie* avec *Isopterygium elegans):*
avec *Vaccinium Myrtillus* et *Luzula albida:*

Polytrichum formosum 5
Drepanium cupressiforme 5
Isothecium myurum 2
Isopterygium elegans 2
Catharinea undulata 1
Hylocomium splendens 1
Dicranum scoparium 1

IV. Jorat vaudois, 550 m. Talus, terreau mollassique à réaction alcaline: *(Brachythéciaie):*

Brachythecium velutinum 5
— *rutabulum* 4
Catharinea undulata 3
Drepanium cupressiforme 2
Fissidens bryoides 1

Sur le tronc et les grosses branches des hêtres, vivent des associations à caractère plus xérophile, avec prédominance des pleurocarpes; dont voici quelques relevés:

I. Forêt de Rovéréaz sur Lausanne, 500—600 m. *(Anomodontaie* avec *Neckera complanata):*

Anomodon viticulosus 5
Drepanium cupressiforme 3
Neckera complanata 3
Zygodon viridissimus 2
Radula complanata 1
Madotheca laevigata 1

II. Même localité *(Pylaisiaie-Neckeraie):*

Pylaisia polyantha 2
Neckera complanata 2
Leucodon sciuroides 2
Zygodon viridissimus 1
Isothecium myurum 1
Madotheca sp. 1

III. Même localité *(Ptérigynandraie):*

Orthotrichum Lyellii 3
Pterigynandrum filiforme 3
Drepanium cupressiforme 2
Leucodon sciuroides 2
Neckera Philippeana 1
— *complanata* 1

IV. Jorat vaudois, 700—800 m. *(Neckeraie-Isothéciaie):*

Isothecium myurum 5
Neckera crispa 5
— *pumila* 5
Drepanium cupressiforme 3
Neckera complanata 2
Zygodon viridissimus 1
Hylocomium splendens 1

V. Forêt de Rovéréaz sur Lausanne, 600 m., sur un tronc couché *(Neckeraie-Anomodontaie):*

Neckera complanata 5
Anomodon viticulosus 5
Homalothecium fallax 5
Brachythecium rutabulum 4
Drepanium cupressiforme 3
Isothecium myurum 2
Anomodon longifolius 2
Amblystegium serpens 1

Dans la forêt de châtaigniers, aux arbres espacés, dont le sol sec et bien éclairé est couvert de gazon, les mousses forment, au pied des troncs, sur l'humus et le bois pourri, une végétation souvent bien développée, ex.:

St. Gingolph (Valais), 400 m. *(Dicranaie):*

Drepanium cupressiforme
Ctenidium molluscum
Tortella tortuosa
Isothecium myurum
Dicranum scoparium
— *flagellare*

Mnium undulatum
Hylocomium splendens
— *triquetrum*
Eurynchium striatum
Hylocomium loreum
Polytrichum formosum
Thuidium tamariscinum

F. Chodat (1924) a trouvé pour le sol des forêts de Châtaignier, des pH variant de 5,6 à 7,5.

Les mousses de la forêt de chênes sont surtout des xérophiles photophiles: la strate muscinale de la chênaie présente des sociétés telles que: *Dicranaie* à *D. scoparium* ou à *D. undulatum*, *Hylocomiaie* à *H. Schreberi* ou à *H. splendens*, *Rhytidiaie*, etc.

Les mousses oxyphiles sont à peu près les mêmes que celles de la hêtraie:*Dicranella heteromalla*, *Polytrichum formosum*, *Isopterygium elegans* p. ex., et, sur les talus: *Diphysciaie* avec *Diplophyllum*, *Lepidozia*, *Scapania nemorosa*, etc. A remarquer la rareté ou l'absence, dans nos forêts suisses, de *Mnium hornum*, *Aulacomnium androgynum*, *Eurynchium Stokesii*, si fréquents et si abondants dans beaucoup de forêts de l'Europe centrale.

Sur les troncs et les grosses branches du chêne: *Leucodontaie* et *Homalothéciaie* à *H. sericeum*, *Drépaniaie* à *D. filiforme*, avec *Frullania dilatata*, *Ulota crispa*, *Orthotrichum Lyellii*, etc. Sur les troncs pourris: *Dicranum montanum*, *Isopterygium silesiacum*, *Calypogeia trichomanes*, etc.

Forêt de conifères (Conisilve). Les essences forestières qui constituent ces forêts sont, par ordre d'importance, les suivantes:

l'épicéa *(Picea excelsa)*,

le sapin *(Abies pectinata)*, ordinairement mélangé au précédent,

le mélèze *(Larix decidua)*,

la daille *(Pinus silvestris*, avec la var. *engadinensis)*,

le torche-pin *(Pinus montana*, avec ses formes et variétés: fo. *uliginosa* et *P. pumilio)*,

l'arolle *(Pinus cembra)*.

Les forêts formées de chacune de ces essences ont des caractères particuliers, auxquels correspondent des sociétés de mousses différentes.

La forêt la plus favorable au développement de la végétation muscinale est celle d'épicéa, qui recouvre des étendues considérables dans les zones moyenne et subalpine du Plateau suisse et des montagnes.

La protection, en toute saison, contre le froid, le vent et la dessication, que les mousses trouvent dans les forêts de conifères à feuilles persistantes, et tout spécialement dans celles d'épicéa et de

sapin, jointe au fait que les aiguilles tombées, qui recouvrent le sol, n'empêchent pas la croissance des mousses, parce qu'elles ne forment pas une couche continue, comme c'est le cas pour les feuilles des essences feuillues, font que, dans ces forêts, se développe un tapis de mousse souvent luxuriant, qui est un de leur charme caractéristique.

Ce tapis joue du reste, à son tour, un rôle protecteur efficace pour les semences et les jeunes plantules des arbres: l'épicéa et le sapin sont spécialement adaptés à la germination de leurs semences dans la mousse.

C'est, selon Roth, dans les futaies qui ont atteint l'âge de 70 ans, que le revêtement de mousses du sol atteint son plein développement.

L'*Hylocomium splendens* de l'*Hylocomiaie* des forêts d'épicéa, présente des individus dont la partie verte vivante est âgée de 2 ou 3 ans; les pousses âgées de 4 et 5 ans sont brunies et en voie de décomposition; les parties les plus anciennes sont à peu près détruites et à l'état d'humus (forêts du Jorat, 800 m., terrain sec).

Suivant l'état de maturation de l'humus, les sociétés de mousses sont différentes. Sur celui à réaction neutre, produit de la décomposition normale de la couche d'aiguilles, on peut noter p. ex.: *Mnium* sp., *Dicranum undulatum, Fissidens taxifolius, Plagiothecium curvifolium, P. Roeseanum, Isopterygium depressum, Brachythecium curtum, B. Starkei, Eurynchium striatum, E. piliferum, Drepanium cupressiforme, Hypnum stellatum, Scleropodium purum*, etc.

Sur l'humus tourbeux et la tourbe sèche des forêts à réaction acide: *Leucobryum, Polytrichum commune, Campylopus flexuosus, Dicranum fuscescens, Sphagnum* sp.

Comme type de l'*Hylocomiaie*, recouvrant le sol de la forêt d'épicéa et de sapin blanc, j'indique le relevé suivant fait dans le Jorat vaudois altitude 850 m. environ; sur 5 m²:

Hylocomium splendens 5	*Catharinea undulata* 3
Thuidium tamariscinum 5	*Drepanium cupressiforme* 2
Mnium undulatum 4	*Hylocomium squarrosum* 2
Polytrichum formosum 4	*Ptilium crista-castrensis* 2
Hylocomium loreum 3	*Hylocomium Schreberi* 1
— *triquetrum* 3	

Association fermée d'espèces mésohygrophiles, sciaphiles et apénémophiles, dans laquelle prédominent les pleurocarpes, et dont la formule histologique est la suivante: *Microdictyées* 32 %, *Sténodictyées* 32 %, *Platydictyées* 16 %.

A titre de comparaison, voici deux relevés analogues, faits dans les Préalpes (flysch), forêt d'épicéa sur sol décalcifié, à 1550 m.; sur 5 m² (*Hylocomiaie* à *H. umbratum*, avec *Drepanium callichroum*):

Hylocomium umbratum 2×5
Hypnum callichroum 4
Hylocomium sqarrosum 3
Polytrichum formosum 3
Dicranum scoparium 3
Hylocomium Oakesii 2
Drepanocladus uncinatus 1

Même localité, mais station plus humide: pente boisée avec *Athyrium Filix foemina, Vaccinium Myrtillus, Polygonum Bistorta, Homogyne alpina*, etc.; sur 3 m² *(Polytrichaie):*

Polytrichum formosum 5
Hylocomium Schreberi 4
— *umbratum* 4
Sphagnum Girgensohnii 3
— *acutifolium* 3
Drepanium callichroum 2

Bolleter (1920) a noté le peuplement suivant pour une pente boisée de la zone subalpine, avec *Athyrium Filix foemina, Dryopteris Oreopteris, D. spinulosa, Blechnum spicant, Polypodium vulgare, Vaccinium uliginosum*, etc. *(Hylocomiaie-Polytrichaie):*

Hylocomium triquetrum 4—7
Polytrichum juniperinum 6
Hylocomium splendens 3
— *Schreberi* 1—2
Dicranum scoparium 2
Mnium spinosum
Ptilium 1
Pohlia elongata 1
Pogonatum aloides 1
Eurynchium striatum 1
Plagiothecium Roeseanum 1

Dans la zone montane, les talus et les bords des chemins de la conisilve présentent les espèces suivantes:

Weisia viridula
Dicranella varia
— *rufescens*
— *heteromalla*
Fissidens bryoides
Ditrichum sp.
Didymodon rubellus
Barbula unguiculata
— *fallax*
Tortula subulata
— *mucronifolia*
Pohlia cruda
— *nutans*
— *proligera*
— *ambigua*
Mniobryum albicans
Catharinea undulata
Pogonatum sp.
Polytrichum sp.
Bartramia pomiformis
Diphyscium, etc. etc.

Talus et bords des chemins, terreau noir sur calcaire jurassique, Loèche-les-Bains, 1200 m. Forêt (épicea) (pH = 6,8—7,0), sur 1 m² *(Leptobryaie* avec *Barbula convoluta):*

Leptobryum 5
Barbula convoluta 4
Bryum cirratum 4
Pohlia cruda 4
Trichodon 3
Didymodon rubellus 2
Funaria hygrometrica 1
Dicranella varia 1
Pohlia nutans 1
Encalypta streptocarpa 1
Bryum pallens

Comme exemple de société dans les stations très humides de la forêt de conifères (zone montane), j'indiquerai la suivante:

Jorat vaudois, 800 m., rives d'un ruisselet (eau pH = 6,6); sur 5 m² *(Brachythéciaie* à *B. rivulare* et *Sphagnaie):*

Brachythecium rivulare fo. 2×5
Sphagnum squarrosum 5
— *quinquefarium* 4
Hylocomium splendens 4
Thuidium tamariscinum 4
Plagiochila asplenioides 4
Mnium punctatum 3
Philonotis fontana 2
Mnium rostratum 1
Fegatella conica 1

Association fermée, hygro- et hydrophile.

Les mousses arboricoles vivant sur l'écorce de l'épicéa et du sapin, composent des sociétés épiphytes de caractère sciaphile et xérophile, dont les relevés suivants sont des exemples:

I. Jorat sur Lausanne, 600—800 m. *(Drépaniaie* avec *Isothecium):*

Drepanium cupressiforme v. *filiformis* 5
Dicranum scoparium 3
Isothecium myurum 3
Antitrichia 2
Orthotrichum Lyellii 2
Orthotricum speciosum 1
Orthotrichum leiocarpum 1
Neckera crispa 1
Ulota Ludwigii 1
— *crispa* 1
— *crispula* 1

II. Alpes calcaires, Loèche, 1500 m. *(Leucodontaie* avec *Pterigynandrum):*

Leucodon sciuroides 5
Pterigynandrum filiforme 3
Drepanium cupressiforme 2
Leskea nervosa 2
Orthotrichum Lyellii 1

III. Sous-Alpes, Flysch, Alpes de Châtel-St-Denis, 1340 m., sur les grosses racines au pied de l'épicéa *(Drépaniaie* avec *Pterigynandrum):*

Drepanium cupressiforme 2×5
Pterignandrum filiforme 5
Dicranum scoparium 2
Plagiothecium curvifolium 2
Plagiothecium silesiacum 1
Dicranum strictum 1
— *montanum* 1
Bryum capillare 1

A ces espèces, il faut ajouter les hépatiques arboricoles: *Madotheca platyphylla, M. platyphylloidea, Frullania tamarisci, Lejeunea cavifolia, Lophozia longidens*, qui se trouvent surtout à la lisière de la forêt (C. Meylan).

Les Ulota accompagnent volontiers le sapin blanc, qui, comme elles, veut un air très humide et le brouillard en été.

Les troncs pourris de l'épicéa et du sapin présentent des sociétés de mousses hygrophiles et sciaphiles, humicoles, caractéristiques, dont les composants habituels principaux sont:

Georgia pellucida
Dicranodontium longirostre
Dicranum scoparium
— *congestum*

Dicranum montanum
— *flagellare*
Pohlia nutans
Isothecium myurum
Hylocomium squarrosum
Hylocomium subpinatum
— *loreum*
Ptilium crista-castrensis
Buxbaumia indusiata
Aulacomnium androgynum

Et les hépatiques:

Aneura palmata
Liochlaena lanceolata
Sphenolobus Hellerianus
Tritomaria exsecta
Lophocolea heterophylla
Lophozia porphyroleuca
Harpanthus scutatus
Cephalozia reclusa
— *leucantha*
— *media*
— *ambigua*
Cephalozia lacinulata
— *bicuspidata*
Cephaloziella Raddiana
Calypogeia suecica
Ptilidium ciliare v. *pulcherrimum*
Lepidozia reptans
Blepharostoma trichophyllum
Scapania curta
— *umbrosa*
Eucalyx hyalinus
Haplozia crenulata, etc.

Selon H. Gams (1927), la succession des peuplements sur les bois pourrissant de l'épicéa et du sapin est la suivante:

Premier stade, à la surface zénithale de la coupe: *Lophocolea heterophylla, Nowellia curvifolia, Liochlaena lanceolata, Odontoschisma denudatum, Lycogala miniatum.*

Deuxième stade: *Aneura palmata, Georgia pellucida, Buxbaumia indusiata, Cladonia digitata.*

Troisième stade: *Myxomycètes (Lamproderma columbinum, Trichia et Cribraria* spp.), *Lepidozia reptans, Blepharostoma, Lophozia porphyroleuca,* et les lichens attaquant et recouvrant: *Icmadophila ericetorum* et *Cladonia* sp.

Quatrième stade: *Dicranum scoparium, Hylocomium splendens, Oxalis,* jeunes plantules de conifères, etc. (régénération de la forêt).

Sur les bois pourrissant de *Pinus* et *Larix: Ptilium pulcherrimum, Dicranum* spp. (souvent *D. strictum), Lecanora varia, Cetraria pinastri, Parmeliopsis* sp., etc.

La forêt de pins présente, en ce qui concerne les mousses, un contraste frappant avec celle d'épicéa: elle abrite surtout des espèces xérophiles, et, la lumière étant dans la règle notablement plus abondante, les mousses sciaphiles et les épiphytes y font défaut. Les espèces habituelles vivant sous les pins, sont: *Hylocomium Schreberi, H. splendens, Scleropodium purum, Dicranum scoparium, D. undulatum, Pohlia nutans,* etc.

L'humus formé par la décomposition des aiguilles du *Pinus montana* est de nature franchement acide, comme le prouve la végétation du sous-bois: *Ericacées, Vacciniées, Rhododendron ferrugineux,* etc.

Il en est de même pour le pin couché; mais, ici, la couche d'humus étant plus mince, ce caractère est moins prononcé. La végétation muscinale des forêts de pins est notablement plus pauvre et moins développée que celle des forêts d'épicéa.

Forêt de pins *(P. silvestris)*, près Ardon (Valais), sur l'alluvion de la Lizerne, 500 m. (avec *Erica carnea*, *Polygala Chamaebuxus*, *Coronilla Emerus*, etc.); sur 10 m² *(Rhytidiaie-Hylocomiaie):*

Rhytidium 5	*Eurynchium praelongum* 3
Hylocomium triquetrum 5	*Thuidium recognitum* 2
Camptothecium lutescens 4	*Tortella tortuosa* 1
Drepanium ericetorum 4	*Brachythecium rutabulum* 1
Chrysohypnum chrysophyllum 3	*Fabronia pusilla* 1
Ctenidium mollucum 3	*Fissidens taxifolius* 1

Celle des forêts d'arve, par contre (Arvenwald du glacier d'Aletsch, p. ex.), est abondante et ne diffère guère de celle de l'épicéa à la même altitude. Ce qui distingue ces forêts, est le défaut presque complet des mousses arboricoles: le rhytidome du pin, comme celui de l'arve, n'est pas un substrat favorable à ces mousses, alors qu'il est celui favori de certains lichens *(Evernia vulpina*, p. ex.).

La forêt de mélèze *(Larix decidua)* présente, pour les mousses, des conditions spéciales, notablement différentes de celles des autres forêts de conifères. Grâce au feuillage léger, le rayonnement solaire y est beaucoup plus considérable, le degré d'humidité notablement moins élevé.

Le dépouillement annuel par la chute des aiguilles, fait que l'abri qu'y trouvent les mousses contre les intempéries et les variations de température est très diminué durant la saison froide. L'amoncellement périodique des aiguilles sur le sol est du reste défavorable à la végétation des bryophytes.

D'autre part, l'écorce du mélèze n'est pas un substrat favorable pour ceux-ci: les mousses corticoles y font presque complètement défaut.

Les associations muscinales de la forêt de mélèze comprennent des espèces peu éclectiques: en voici quelques relevés:

Forêt sur Loèche-les-Bains, 1500 m., sur le sol, avec *Vaccinium*, *Melampyrum* sp. *(Hylocomiaie):*

Hylocomium triquetrum 4	*Dicranum scoparium* 2
— *splendens* 2	*Cladonia* sp. 5

Et sur les troncs: *Dicranum strictum*, qui est caractéristique pour le mélèze pourri dans les zones montane et subalpine, de même que le *Dicranoweisia intermedia* Amann du versant sud du Sanetsch et *Drepanium orthocarpum* Amann des Alpes pennines et rhétiennes.

Dans les pâturages rocheux élevés et les parois de rochers, un certain nombre d'espèces se réfugient au pied des derniers mélèzes et sur leurs racines, où elles trouvent un support plus ferme et plus stable que le terrain environnant délité et mouvant.

Ex. Grandes parois de rochers des Loshörner, sous le Daubenhorn, Loèche-les-Bains 1700 m. *(Leucodontaie):*

Leucodon morensis 5
Drepanium cupressiforme 4
Syntrichia ruralis 3
Drepanium revolutum f. *arboricole* 2
Pterigynandrum filiforme 2
Drepanocladus uncinatus 1

Société xérophile remarquable, dans laquelle le *Leucodon* est un élément caractéristique thermophile, le *Pterigynandrum* et le *Drepanium cupressiforme*, des éléments calcifuges (tolérants), et le *Drepanium revolutum* des hautes sommités calcaires s'est adapté à la station corticole.

Forêt épicéa et mélèze. La Forclaz sur Martigny 1600 m. talus herbeux avec *Euphrasia lutea*, *Saxifraga Aizoon*, *S. rotundifolia*, *Luzula* sp., *Vaccinium Myrtillus*, pH = 6,6. Sur 2 m² *(Lophoziaie-Pogonataie):*

Lophozia ventricosa 5
Pogonatum alpinum 4
Dicranella subulata 4
Pogonatum aloides 3
Lophozia inflata 3
Drepanocladus uncinatus 1
Pohlia commutata
— *nutans*
Mniobryum albicans
Bryum pallens
Mnium undulatum
Bartramia ithyphylla

Forêts mixtes. Les forêts mixtes de feuillus et de conifères présentent naturellement des associations mélangées des deux catégories. Il est intéressant de constater, dans ces forêts, au voisinage des chênes p. ex., et là où l'acidité de l'humus produit une décalcification du sol — qui peut être complète — la présence de sociétés oxyphiles: *Isoptérygiaie (I. elegans), Diphysciaie, Pogonataie, Polytrichaie (P. formosum), Dicranellaie (D. heteromalla), Diplophyllaie (D. albicans),* etc.

Relevés: I. *Callunaie* dans forêt de hêtre et de chêne sur Lausanne, 600 m. (molasse marine) talus au bord d'un sentier: terreau pH = 6,8—6,0; sur 2 m² *(Diphysciaie-Pogonataie):*

Drepanium cupressiforme 5
Diphyscium 4
Pogonatum urnigerum 3
Dicranum scoparium 3
Hylocomium splendens 2
— *Schreberi* 2
Polytrichum formosum 2

II. Forêt du Baanwald près Zofingen, hêtre avec quelques chênes et de rares *Abies pectinata.*

a) Sur le sol, terreau jaune ocre à réaction acide, *Callunaie-vacciniaie:*

Diphyscium
Bartramia pomiformis
Polytrichum formosum
Pohlia nutans
Dicranum scoparium
Dicranella heteromalla
Pogonatum urnigerum
Ceratodon purpureus
Tetraphis pellucida (!)

b) Talus *(Hylocomiaie):*

Isopterygium elegans
Mnium punctatum
— *stellare*
Hylocomium splendens
Catharinea undulata
Brachythecium velutinum
— *rutabulum*
Drepanium cupressiforme
Eurynchium Stokesii
Eucalyx hyalinus
Haplozia crenulata
Cephalozia bicuspidata
— *ambigua*
Scapania curta
Pohlia nutans

Dans la conisilve mixte, la diversité des conditions stationnelles, sous ce rapport, est moins accusée.

Comme exemple de société sur le sol d'une forêt pareille, je citerai celle relevée à la Selva près Zernez (sentier du Val Cluoza), 1700 m.: *Pinus silvestris* var. *engadinensis*, *Picea* et *Larix*, sous-bois avec *Erica carnea*, *Vaccinium uliginosum (Hylocomiaie).*

Proportion des mousses dans le tapis végétal (couche superficielle) 80 % environ de la surface. Les espèces dominantes: *Hylocomium triquetrum*, *H. splendens*, représentent le 80 % des muscinées présentes, *Hylocomium Schreberi* le 20%.

Espèces accessoires: *Dicranum scoparium*, *Tortella tortuosa*, *Cetraria islandica;* chacune 2 % env.

Espèces adventices: *Ditrichum flexicaule*, *Eurynchium strigosum*, *Polytrichum alpinum*, *Isothecium myurum*, *Lophozia lycopodioides*, *L. incisa*, *Cladonia cervicornis*, *C. furcata.*

Et pour les forêts mixtes avec épicéa et mélèze:

Alpe Feuillerette, sur Loèche-les-Bains, 1500 m. Sol humide (avec *Rhododendron*, *Vaccinium Myrtillus*, *Oxalis acetosella*, *Saxifraga cuneifolia*, *Veratrum*, etc.); sur 3 m²:

Hylocomiaies hygrophiles et *sciaphiles:*

I. *Hylocomium umbratum* 5
— *splendens* 5
— *triquetrum* 5
— *Schreberi* 4
Dicranum scoparium 4
Hylocomium squarrosum 3
Drepanium callichroum 2
Distichium capillaceum 1
Chrysohypnum chrysophyllum 1
Drepanocladus uncinatus 1
Lophozia lycopodioides 1
Plagiochila asplenioides 1

II. *Hylocomium triquetrum* 5
Ptilium crista-castrensis 5
Cratoneurum sulcatum 3
Drepanocladus uncinatus 2
Hylocomium umbratum 1

Pour les forêts mixtes, arve et mélèze, de la zone subalpine, à la Bernina, Herzog (in Rübel 1912) indique: *Hylocomium Schreberi*, *H. splendens*, *H. triquetrum*, *Ptilium*, *Scleropodium purum*, *Dicranum scoparium*, société plus nettement xérophile.

Nous examinerons au chapitre «Cremnée» les associations saxicoles de la forêt.

Avec la forêt disparaissent toutes les associations sciaphiles et apénémophiles qui ne peuvent se passer de sa protection.

Sur les terrains humides (du flysch, p. ex.), et surtout dans les zones supérieures, bon nombre de mousses silvicoles peuvent cependant persister après la disparition de la forêt et sa transformation en pâturage. Ces mousses recherchent alors les stations couvertes et l'abri des arbustes de la fruticée *(Rhododendron, Vaccinium,* etc.). Ce fait permet à certaines sociétés silvicoles, composées d'éléments tolérants, de dépasser beaucoup la limite supérieure des forêts et de s'élever très haut dans la zone alpine. Les sociétés pariéto-culminales des sommités comprennent un certain nombre de ces éléments.

Sur le terrain conquis par la forêt se développent et se succèdent des sociétés de mousses correspondantes aux divers stades de la croissance des arbres: sociétés de la fruticée, puis de la jeune forêt, de la forêt adulte, de la forêt âgée.

Voici un exemple que j'ai pu suivre moi-même, durant une trentaine d'années d'observations.

A l'embouchure de la Venoge dans le Léman, près de St-Sulpice (377 m.) la plantation de Pins *(Pinus silvestris)* sur les sables et les marécages (roselières) de la grève, a amené les changements suivants dans les sociétés muscinales:

A l'origine (en 1895), la grève sablonneuse et graveleuse présentait la société habituelle de la psammée *(Syntrichiaie-Tortellaie):*

Syntrichia ruraliformis 5[1]
Streblotrichum convolutum 4
Tortella inclinata 5
Pleurochaete 4
Rhacomitrium canescens 5
Thuidium abietinum 5
Rhytidium 5
Bryum ventricosum 3
— *versicolor* 3
— *torquescens* 2

A l'ombre et sous le couvert des jeunes pins, dont le détritus avait formé de l'humus en quantité modérée, se développa, ensuite, une végétation luxuriante de mousses, en touffes profondes et étendues, dont voici un relevé fait en 1911 *(Drépaniaie-Rhytidiaie):*

Drepanium ericetorum 2×5
Rhytidium v. *gracile* 2×5 (sciamorphose)
Syntrichia ruraliformis 5
Pleurochaete 5
Rhacomitrium canescens 5
Scleropodium purum 5
Bryum ventricosum 4
Brachythecium glareosum 4
Thuidium tamariscinum 4
Tortella inclinata 3
— *tortuosa* 2
Bryum torquescens 2
Scleropodium purum 2
Acrocladium cuspidatum 2
Streblotrichum convolutum 1
Mnium undulatum 1
Brachythecium albicans 1
Eurynchium praelongum 1
Bryum badium 1
— *versicolor* 1
Brachythecium laetum 1
Chrysohypnum elodes 1

Les éléments psammicoles xérophiles et photophiles de la société primitive sont maintenant mélangés à un certain nombre d'espèces humicoles mésohygrophiles et en partie sciaphiles. Grâce à l'humidité due au couvert des jeunes arbres,

[1] Avec son compagnon habituel le gastromycète *Tulostoma mammosum.*

et à la richesse minérale du sol, cette végétation prit un développement remarquable.

Douze ans plus tard, en 1923, les conditions ont changé du tout au tout: dans la forêt qui s'est élevée, le sol est recouvert d'une couche d'humus épaisse, continue et sèche, sur laquelle les mousses ne peuvent se fixer; aussi ont elles à peu près complètement disparu; quelques maigres touffes du *Rhytidium* et d'*Hylocomium Schreberi* sont tout ce qui reste, actuellement, du tapis épais qui, autrefois, recouvrait le sol.

A l'intérieur de la forêt, l'intervention de l'homme, par enlèvement des arbres tombés et du bois pourrissant, fait disparaître un certain nombre d'espèces spéciales, telles que *Buxbaumia indusiata, Anacamptodon, Drepanium fertile, D. reptile, D. imponens, Hypnum Haldanianum*, etc., etc.

L'invasion des sphaignes dans certaines forêts au sol achalicique très humide, peut, de même, modifier profondément la nature et la composition des sociétés végétales.

Fruticées

Les brousses formées d'*Alnus incana, A. glutinosa, Corylus*, etc., particulièrement fréquentes et développées dans la zone subalpine, sont habitées par des sociétés de mousses silvicoles à caractère hygrophile prononcé, dont voici des exemples:

1° *Aulnaie* avec *Vaccinium Myrtillus, Dryopteris Lonchitis, Athyrium Filix-femina, Athyrium alpestre, Dryopteris Filix mas*, etc. Gadmen, 1200—1500 m. *(Plagiothéciaie-Sphagnaie):*

Plagiothecium undulatum
Sphagnum Girgensohnii
— *acutifolium*
Ptilium
Polytrichum alpinum
Drepanocladus uncinatus

et sur les vieux pieds de *Vaccinium; Drepanium incurvatum* et *D. contiguum.*

2° Même localité, bandes de rochers de gneiss (exposition nord), sous *Alnus glutinosa:*

Plagiothecium undulatum
— *denticulatum*
Brachythecium reflexum
— *Starkei*
Hylocomium splendens
— *umbratum*
— *loreum*
— *triquetrum*
Drepanium callichroum
Eurynchium piliferum
Ptilium
Isothecium myurum
Bartramia Halleriana
— *ithyphylla*
Amphoridium Mougeoti
Bryum roseum
— *capillare*
Mnium affine
Drepanium cupressiforme filiforme
Polytrichum alpinum
— *commune*
Dicranodontium longirostre
— *aristatum*
— *circinatum*
Pohlia elongata
— *grandiflora*
Sphagnum Girgensohnii
— *acutifolium*

Rhabdoweisia fugax
— *denticulata*
Oreoweisia Bruntoni
Ditrichum zonatum
Tayloria splachnoides

Dans la haute zone alpine, sous les derniers pins couchés, avec *Rhododendron*, j'ai noté, à la Valetta du Val Cluoza, 2300 m., comme dernière société silvicole *(Hylocomiaie):*

Hylocomium splendens 60—70 %
— *Schreberi* 20—30 %
Dicranum scoparium 10 %
Hylocomium triquetrum
Pohlia cruda
Cladonia furcata

A ces espèces, on peut ajouter les suivantes, qui composent les sociétés muscinales dans l'aulnaie et sous le pin couché:

Dicranum congestum
— *scoparium*
Polytrichum juniperinum
Eurynchium strigosum
Plagiothecium Roeseanum
— *nitidulum*
Chrysohypnum stellatum
Drepanocladus uncinatus
Ctenidium
Hylocomium Oakesii, etc.

avec les lichens: *Cladonia digitata, C. macilenta, C. bellidiflora, C. rangiferina, C. pyxidata, C. gracilis, C. squamosa.*

On remarquera la prédominance des Pleurocarpes dans ces sociétés, qui comprennent principalement des espèces hygrophiles et sciaphiles, ceci surtout dans la zone subalpine.

Sur le tronc et les branches du hêtre buissonnant du Haut-Jura, nous notons (au Chasseron, 1600 m.) une association spéciale, composée de: *Lesquereuxia striata, Brachythecium reflexum, Dicranum Sauteri.*

Les *Vacciniaies* et *Rhodoraies* de la zone alpine avec *Juniperus communis* var. *montana, Calluna, Vaccinium Myrtillus, V. uliginosum, V. Vitis idaea, Loiseleuria*, etc., abritent les mousses suivantes, parmi lesquelles les éléments xérophiles prédominent *(Hylocomiaies, Dicranaies, Aulacomniaies, Polytrichaies):*

Hylocomium Schreberi
— *splendens*
— *triquetrum*
Dicranum congestum
— *neglectum*
— *scoparium*
— *longifolium*
— *albicans*
— *Starkei*
Aulacomnium palustre
Drepanocladus uncinatus
Polytrichum alpinum
— *formosum*
— *juniperinum*
Plagiothecium striatellum
— *silvaticum*
— *denticulatum*
— *pulchellum*, etc.

avec *Cladonia rangiferina, C. verticillata, C. cervicornis, Cetraria islandica, Thamnolia vermicularis, Solorina* sp., etc.

Cette formation abrite un certain nombre de mousses silvicoles qui s'y trouvent dans des formes réduites: xéromorphoses et héliomorphoses.

J. Braun-Blanquet (1926) indique, pour l'*Empetro-Vaccinietum* du P. N. (pH. 4,7—4,8), la couche de mousses formée de: *Dicranum Mühlenbeckii, D. scoparium* v. *alpestre, Rhacomitrium canescens, R. fasciculare, Polytrichum juniperinum, P. formosum, Hylocomium splendens, H. Schreberi, H. triquetrum, Lophozia lycopodioides*, et des lichens.

Dans le *Loiseleurietum cetrariosum* (pH 4,3), avec les lichens: *Dicranum Mühlenbeckii, Polytrichum piliferum, P. juniperinum.*

Dans le *Salicetum herbaceae* (pH 5,9—4,6): *Bryum elegans, Aulacomnium palustre, Philonotis fontana, Brachythecium reflexum, Lophozia alpestris, Pleuroclada albescens.*

Dans la Buxaie, près l'ermitage de St-Maurice, I. Marietan a noté:

Rhynchostegium murale julaceum	*Schistidium apocarpum*
Brachythecium velutinum	*Drepanium cupressiforme*
Barbula unguiculata	*Fissidens taxifolius*
Tortula montana	*Hylocomium Schreberi*
Madotheca platyphylla	*Eurynchium striatum*
Leucodon sciuroides	— *praelongum*

La *ripisilve* (forêt riveraine) est en général assez pauvre en muscinées: le sol souvent très humide et recouvert d'une couche épaisse de feuilles mortes, est un substrat défavorable à ces végétaux. A noter la végétation en masse de *Eurynchium praelongum* dans les buissons au bord du Rhône, dans le Bas-Valais, et le *Tortella caespitosa* sur les talus boisés au bord du Léman, à la Côte.

Forêt riveraine mixte, bords de la Venoge, près Bussigny (Vaud), 400 m., *Quercus, Fagus, Fraxinus, Picea*, etc. (avec *Rubus* spec., *Anemone nemorosa, A. renonculoides, Scilla bifolia, Mercurialis, Arum maculatum, Spiraea Ulmaria, Equisetum* spec., etc.). Mousses peu abondantes, sur le sol *(Eurynchiaie, Thuidiaie):*

I *Eurynchium striatum* 5	II *Thuidium tamariscinum*
Hylocomium triquetrum 2	*Ctenidium molluscum*
Mnium undulatum 1	*Hygroamblystegium filicinum*

D'autres mousses de la ripisilve sont p. ex.: *Fissidens adiantoides, Amblystegium riparium, A. Kochii, Hygroamblystegium filicinum, Campylium elodes, Hypnum cuspidatum,* etc.

Lande

Dans la *lande*, les mousses, avec les lichens, sont les plantes typiques. Cette formation, qui se rencontre principalement sur des pentes rocheuses dénudées, présente des conditions écologiques spéciales, apports d'eau très irréguliers et souvent très restreints, sol se desséchant très rapidement, grande lumière, fort échauffement par le rayonnement solaire, forte évaporation aux expositions découvertes exposées aux courants atmosphériques.

Les sociétés de mousses qui s'y rencontrent sont composées de

types xérophiles capables de supporter une dessication quasi complète et un échauffement qui peut s'élever jusqu'à 60°: les cosmopolites: *Dicranum scoparium*, *Ceratodon purpureus*, *Rhacomitrium canescens*, *Hylocomium Schreberi*, *H. splendens*, etc. sont les composants principaux.

Les landes de notre pays appartiennent à des types différents suivant leur origine: certaines dérivent de forêts détruites (hêtraies, chênaies, etc.), d'autres de tourbières desséchées, d'autres, enfin, sont des landes primitives sur des pentes rocheuses.

On peut distinguer, d'autre part, des landes moussues sèches (avec les associations: *Hylocomiaie* à *H. Schreberi*, *Scléropodiaie*, *Entodontaie* à *E. concinnum*, *Tortellaie* à *T. inclinata*, etc.), et des landes moussues humides *(Cténidiaies*, *Hylocomiaies*, *Thuidiaies*, *Dicranaies*, *Polytrichaies*, *Sphagnaies*, etc.). Les associations de lichens: *Cladoniaies*, *Cétrariaies*, *Alectoriaies*, etc., sont ordinairement accompagnées du *Rhacomitrium lanuginosum*.

Les sociétés muscinales des landes à sol acide et à sol alcalin sont d'ailleurs différentes. Les associations sur sol acide sont surtout les *Rhacomitriaies*, *Dicranaies*, *Polytrichaies*, *Sphagnaies*, *Hylocomiaies* à *H. Schreberi*, et, dans la *Callunaie*, les *Rhytidiaies* et la *Brachythéciaie* à *B. albicans*.

Pour les landes moussues à sol modérément acide, à humidité constante, Gams (1927) a noté les 4 variantes suivantes d'*Hylocomiaies* en Valais:

1° Zone montane: *Hylocomium splendens*, *H. triquetrum*, *Rhytidium*, *Camptothecium lutescens*, *Thuidium* sp.

2° Forêts ombreuses: hêtraies et conisilves: *Polytrichum* spp., *Jungermanniacées*, *Orchidées*, *Pyrolacées*, etc.

3° Forêts de mélèze et d'arve de la zone subalpine, avec le *Rhododendron: Hylocomium splendens*, *H. Schreberi*, *Lophozia lycopodioides*, *Peltigera aphthosa*, *Cladonia furcata*, *C. gracilis*.

4° Zone alpine: *Hylocomium alaskanum*, *H. pyrenaicum*.

Les landes moussues sur sol calcaire de la forêt, avec peu d'humus, présentent surtout des *Cténidiaies*, *Thuidiaies*, *Eurynchiaies* à *E. striatum*, *Chiloscyphaies* à *C. pallescens*, etc.

Voici deux relevés, faits par Gams (l. c.) comme exemples de chamaephytes des landes valaisannes à facies steppique:

1° Rochers d'aplite couverts de la poussière (calcaire) de la route, près Saxé (avec *Sedum album*, *Melica ciliata*, etc.) *(Syntrichiaie):*

Syntrichia montana v. *calva* 3
Crossidium squamiferum 2—3
Aloina rigida 2
Barbula gracilis 1
Leptogonium plicatile 2

2° Dans la *Koelériaie* à *K. valesiana* sur les pentes à l'ouest de Saillon (calcaire du Dogger) *(Syntrichiaie):*

Syntrichia montana
Crossidium squamiferum
Pterigoneurum subsessile
Phascum cuspidatum
Pottia minutula
Pleurochaete
Barbula gracilis
Ditrichum flexicaule
Encalypta vulgaris
Bryum sp.
Collema ou Leptogium sp.
Toninia coeruleonigricans
Psora decipiens
Caloplaca fulgens
Diploschistes scruposus
Cladonia pyxidata
— *convoluta*

Steppe

La *steppe* est représentée dans les parties chaudes et sèches de la Suisse. C'est surtout dans la vallée du Rhône, en Valais, où cette formation porte le nom local de «vâque», qu'elle occupe des surfaces un peu étendue, où croît le *Festuca valesiaca.*

Les sociétés des mousses qui l'habitent comprennent de petites espèces thermophiles, xérophiles et héliophiles. Les stations découvertes sont très sèches, en général.

Le terreau éolien (lœss), formé par le sable fin du Rhône, en Valais, entre Dorénaz - les Follaterres - Branson - Fully, présente une florule composée d'espèces grégaires: *Entosthodon fascicularis, Phascum curvicollum, Pottia lanceolata, P. cavifolia, Didymodon rubellus, Encalypta vulgaris, Aloina* sp., *Funaria mediterranea,* etc., qui doivent lutter contre l'ensevelissement continuel par le sable soufflé par le vent. Ici et là, le sol est fixé par *Ditrichum flexicaule* v. *condensatum* et *Didymodon rubellus.*

A l'abri des blocs erratiques, nous trouvons (entre Evionnaz et Vernayaz) une *Leptobryaie* avec *Physcomitrium piriforme, Pottia Heimii* var. *alpina, Mniobryum albicans, Mnium cuspidatum, Timmia bavarica* (erratique), *Fegatella conica.*

A Mazembroz, sur la pente exposée en plein Sud, avec *Gagea saxatilis, Arabis muralis, Trigonella monspeliaca, Vesicaria, Ephedra, Gymnogramme leptophylla,* dans les cavités sous les blocs, la société thermophile remarquable *(Timmiellaie-Oreoweisiaie):*

Fissidens Bambergeri
Funaria mediterranea
Oreoweisia Bruntoni
Timmiella anomala
Sphaerocarpus texanus
Targionia

et sur la pierre *(Grimmiaie):*

Grimmia tergestina
Fabronia pusilla
Bryum Mildeanum
Barbula cylindrica
Ceratodon purpureus v. *brevifolius,* etc.

Dans la garide très sèche des Follaterres-Branson (alt. 500 m. env.), sur le sable et le terreau éolien, j'ai relevé la société suivante, qui est caractéristique, sur 5 m²: *Tortulaie* à *T. atrovirens* avec *Pterygoneurum):*

Pterygoneurum cavifolium 5
Bryum argenteum lanatum 5
Tortula atrovirens 5
Pottia lanceolata 5
Phascum piliferum 4
— *cuspidatum* 4
— *curvicollum* 4
Tortella inclinata 4
Funaria mediterranea 4
Pottia intermedia 4
Barbula revoluta 3
— *gracilis* 3
— *Hornschuchiana* 3
Pleurochaete 3
Pottia Starkeana 3
Aloina rigida 3
— *ambigua* 3
— *aloides* 1
Pterygoneurum lamellatum 2
Microbryum 1
Acaulon piligerum 1
Phascum rectum 1
Systegium crispum 1
Eurynchium strigosum 1
Fimbriaria fragrans
Grimaldia fragrans
Targionia hypophylla

Et sur la pierre (porphyre et gneiss) recouverte en partie de sable et de terreau *(Grimmiaie):*

Barbula vinealis
Crossidium squamiferum
Tortula muralis
Syntrichia montana et var. *calva*
Tortula atrovirens
Bryum argenteum lanatum
Schistidium apocarpum
Grimmia tergestina
— *orbicularis*
— *leucophaea*
— *commutata*
Eurynchium strigosum

A noter le fait que ces sociétés, riches en espèces, sont formées presque exclusivement de mousses acrocarpes microdictyées. Le caractère xérophytique des composants est très prononcé.

Dans la garide rocheuse (vâque) au pied des pentes du Salentin, exposition N., alt. 460—470 m., près Evionnaz, sur le roc sec (gneiss), avec *Hedera, Cystopteris fragilis, Asplenium Trichomanes*, etc., j'ai noté (sur 3 m²) *(Homalothéciaie-Bryaie):*

Homalothecium sericeum 4
Bryum capillare 4
Grimmia commutata 3
Madotheca platyphylla 3
Eurynchium crassinervium 2
— *strigosum* 2
Mniobryum albicans 2
Anomodon viticulosus 2
Orthotrichum anomalum 2
Depanium cupressiforme 1
Neckera complanata 1
Syntrichia ruralis 1
— *subulata* 1
Leucodon 1
Brachytheyium populeum 1
Bartramia pomiformis 1
Hymenostomum tortile 1

Dans la vâque de la Bâtiaz (Martigny), avec *Anemone montana, Potentilla verna, Astragalus monspessulanus, Saxifraga* sp., sur 3 m² du sol rocheux *(Tortellaie-Rhytidiaie):*

Tortella tortuosa 5
Rhytidium 5
Ditrichum flexicaule condensat. 4
Bryum caespiticium 4
Tortula montana 3
Encalypta vulgaris 2
Barbula gracilis 2
Bryum capillare 2

Dans la steppe de Granges (Valais), sur le gypse délité (5 m²) *(Bryaie-Tortellaie):*

Bryum caespiticium 5
Tortella inclinata 4
Barbula Hornschuchiana 4
— *gracilis* 2
Tortula muralis 1
— *Fiorii*
Gymnostomum calcareum 2
Leptobryum 1
Phascum curvicollum 1
— *rectum* 1
Syntrichia spuria 1

avec les lichens (déterminés par C. MEYLAN):

Aspicilia verrucosa, *Toninia caesio-candida*, *Psora decipiens*, *Caloplaca aurantiaca* (forme à thalle pulvérulent jaune soufre).

Toutes les mousses, à l'exception de *Bryum caespiticium*, étaient à l'état stérile.

Sur le sol, dans la carrière de gypse, à Ollon (Vaud), j'ai noté, sur 2 m² *(Drépaniaie* avec *Camptothecium):*

Drepanium cupressiforme fo. 5
Camptothecium lutescens 4
Encalypta streptocarpa 3
Tortella tortuosa fo. 3
— *inclinata* fo. 3
Cladonia pyxidata 3
Barbula fallax 1
— *reflexa*
Campylium chrysophyllum 1

La cremnée de la garide rocheuse de Roche (Vaud), exposition S., avec *Hepatica triloba*, *Asplenium Halleri*, *Scolopendrum vulgare*, *Polypodium Robertianum*, *Hedera*, *Saxifraga Aizoon*, *Ruscus aculeatus*, *Daphne Laureola*, *Cyclamen hederaefolium*, etc., a donné les relevés suivants pour les blocs calcaires moussus (2 m²) *(Cténidiaie-Anomodontaie):*

1° *Ctenidium molluscum* 4×5
Anomodon viticulosus 2×5
Camptothecium lutescens 2×5
Neckera crispa 5
— *complanata* 5
Plagiopus. Oederi 1 (erratique)

2° *Anomodon attenuatus* 5
Cylindrothecium Schleicheri 1
Hylocomum triquetrum 5

Toundra

La *toundra* à mousses et lichens, si développée et si étendue dans les régions arctiques, n'est représentée, chez nous, que dans les zones subalpine et alpine, où elle occupe des étendues en général assez restreintes, sur l'humus de terrains découverts où la couche hivernale de neige persiste longtemps au printemps.

La toundra alpine, lorsqu'elle est suffisamment humide, présente quelques sphaignes (*S. rigidum* principalement), associés avec *Calliergon stramineum*, *Dicranum elongatum*, *D. Bonjeani*, etc. A mesure qu'elle devient plus sèche et plus rocheuse, les éléments xérophytiques: *Polytrichum septentrionale*, *P. juniperinum*, *Dicranum scoparium*, *D. neglectum*, *Hylocomium* sp., *Drepanocladus uncinatus*, *Rhacomitrium canescens*, *R. lanuginosum*, prennent le dessus.

Comme espèces principales de la toundra sèche, on peut indiquer: *Dicranum elongatum, D. Schraderi, Pohlia nutans, Bryum ventricosum, Rhacomitrium canescens, R. lanuginosum, Aulacomnium palustre, Drepanocladus uncinatus, D. aduncus, Hylocomium splendens.*

Et dans la toundra à *Dicranum: D. Schraderi, D. Bonjeani, Mniobryum albicans* v. *glacialis, Philonotis fontana*, avec très peu de sphaignes.

La formation de la *Polytrichaie* à *P. sexangulare* et de la *Dicranaie* à *D. falcatum*, avec les *Pohlia commutata, P. cucullata*, et les hépatiques caractéristiques: *Anthelia Juratzkana, Gymnomitrium concinnum*, se relie immédiatement avec celle des creux à neige et des vallécules nivales sur lesquelles je reviendrai.

Lande et prairie alpines microthermiques

La prairie et les pâturages alpins présentent rarement une végétation de mousses un peu développée, partout où l'herbe est fauchée et où les animaux domestiques, bovins et moutons, vont paître. C'est seulement dans les prairies humides ou mouillées que les mousses hydrophiles se développent abondamment.

Le *Tayloria serrata* fimicole est souvent fréquent et bien développé dans les prairies qui reçoivent beaucoup d'engrais animal liquide; le *Splachnum sphaericum* se trouve sporadiquement sur son substrat à peu près exclusif: excréments des bovidés, dans les stations abritées où ce substrat peut persister assez longtemps dans des conditions d'humidité favorables pour acquérir le degré de maturation nécessaire au développement de cette mousse. Il en est de même pour *Tetraplodon urceolatus* sur les terrains imprégnés des excréments des moutons, dans les stations élevées et découvertes.

Les formations haut-alpines: *Curvulaie, Nardaie*, etc., présentent des sociétés de mousses xérophiles et photophiles souvent bien développées. C'est surtout le cas vers la limite supérieure de la prairie alpine, où elle devient discontinue. A ce niveau, nous voyons les mousses chercher l'abri des petites dépressions, des creux, des touffes de graminées, etc. etc., où le sol, consolidé par ces touffes, présente des conditions de stabilité favorables. Ces mousses, pour la plupart des acrocarpes de taille réduite, sont toutes des xérophiles accusées, croissant en touffes et coussinets serrés et souvent fructifiées; les sciaphiles (dont quelques pleurocarpes) se réfugient au fond des creux.

Les mousses des *Curvulaies, Nardaies* et *Elynaies* de la zone alpine, sont associées avec quelques hépatiques (*Lophozia excisa* p. ex.) et des lichens: *Solorina saccata, Psora decipens, Physcia pul-*

verulenta, *Cornicularia* sp., *Peltigera rufescens*, *Cetraria islandica*, *C. rangiferina*, *Cladonia* sp., etc.

Sur la crête du Murtèr, à 2570 m., j'ai noté que les mousses et les lichens représentaient environ le 30 % du tapis végétal.

Comme exemples des mousses de la prairie haut-alpine, je citerai les relevés suivants:

1° Valetta du Val Cluoza, 2500 m., *Elynaie* avec *Loiseleuria*, *Salix reticulata*, *Draba aizoides*, *Gentiana brachyphylla*, *Ranunculus alpestris* var. *pilosa*, etc. sur terrain dolomitique (terreau noir) (prédominance des phanérogames); sur 2 m² *(Distichiaie-Tortellaie):*

Distichium capillaceum 7—8	*Encalypta commutata* 1
Tortella tortuosa 6—7	*Isopterygium pulchellum*
Dicranum Mühlenbeckii 3—4	*Orthothecium chryseum*
— *neglectum* 2	*Brachythecium reflexum*
Bryum elegans 1	*Hypnum uncinatum*
Dissodon Froelichianus 1	

2° La Barmaz, Anzeindaz (Vaud) 2000 m., sol pierreux, sous les rochers surplombants. Prairie à macrophytes (lieu où viennent s'abriter les moutons) avec *Aconitum Napellus*, *Cirsium spinosissimum*, *Urtica*, etc.; sur 3 m² *(Ptychodiaie-Timmiaie):*

Ptychodium plicatum 2×5	*Brachythecium glareosum* 4
Brachythecium Starkei 5	*Mnium serratum* 3
Timmia bavarica 5	*Distichium capillaceum* 1
Mnium medium 4	*Timmia norvegica* 1
— *orthorhynchum* 4	*Amblystegium Sprucei* 1

Le caractère sciaphile et hygrophile de cette société est bien marqué.

Dans l'*Elynetum* (indifférent au pH) du P. N., Braun-Blanquet (l. c.) indique: *Dicranum neglectum*, *Tortella tortuosa*, *Syntrichia ruralis*, *Bryum elegans*, *Polytrichum juniperinum*, *Thuidium abietinum*, *Brachythecium collinum*, *Drepanium revolutum*, *D. Vaucheri*, *Rhytidium*.

Dans le *Seslerieto-semperviretum: Ditrichum flexicaule*, *Tortella tortuosa*, *T. inclinata*, *Desmatodon latifolius*, *Pohlia cruda*, *Bryum* sp., *Plagiopus*, *Polytrichum juniperinum*, *Pseudoleskea atrovirens*, *Brachythecium salebrosum*, *B. collinum*.

Dans le *Caricetum firmae* (pH 7,5—7,1): *Fissidens decipiens*, *Ditrichum flexicaule*, *Distichium inclinatum*, *Didymodon rubellus*, *Bryum elegans*, *Meesea alpina*, *Myurella julacea*, *Orthothecium intricatum*, *O. rufescens*, *Campylium chrysophyllum*, *Scapania curta*.

Dans le *Curvuletum typicum* (pH 5,4—4,2): *Dicranum Mühlenbeckii*, *D. albicans*, *D. neglectum*, *Desmatodon latifolius*, *Bartramia ithyphylla*, *Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum*.

Dans le *Luzuletum spadiceae* (calcifuge): *Dicranum Mühlenbeckii*, *Conostomum*, *Oligotrichum*, *Polytrichum piliferum*, *Hylocomium pyrenaicum*, *Lophozia incisa*, *L. lycopodioides*, *Brachythecium albicans*, *Heterocladium squarrosulum*, etc.

Dans le *Androsacion alpinum* (roches cristallines), les espèces différentielles (acidophiles-indifférentes): *Dicranum Starkei*, *Bartramia ithyphylla*, *Brachythecium reflexum*, *Drepanocladus uncinatus*, *Anthelia julacea*, *Gymnomitrium varians*, *Lo-*

phozia confertifolia, avec les accessoires: *Desmatodon latifolius*, *Rhacomitrium canescens*.

Dans l'*Androsacetum helveticae: Ditrichum flexicaule*, *Distichium capillaceum*, *Schistidium apocarpum*, *Encalypta rhabdocarpa*, *Eurynchium cirrhosum*, *Drepanium dolomiticum*, *D. Vaucheri*.

Dans l'*Androsacetum multiflorae* (roches siliceuses): *Grimmia* sp., *Rhacomitrium canescens*, *Hedwigia*, *Polytrichum piliferum*.

La phase initiale de l'*Oxyrietum* sur le sol morainique (à 2700 m.), à 40 cm. de la glace, comprend: *Pohlia commutata*, *Bartramia ithyphylla*.

Prairie alpine, Les Grands, vallée du Trient, 2000 m., pH = 6,4—6,0, sur 1 m² *(Polytrichaie)*:

Polytrichum juniperinum 3
Pohlia polymorpha 3
Bartramia ithyphylla 2
Aulacomnium palustre 1
Campylopus Schimperi

La prairie rocheuse présente, naturellement, un certain nombre de mousses saxicoles que nous retrouverons à propos de la cremnée.

A la limite supérieure de la prairie alpine, sur le terreau noir (à réaction neutre ou faiblement acide) apparaissent quelques types spéciaux tels que:

Campylopus Schimperi
Trematodon brevicollis
Desmatodon systylius
— *suberectus*
Pottia latifolia
Barbula bicolor
Didymodon rufus
Tetraplodon urceolatus
Plagiobryum demissum
Bryum arcticum
— *archangelicum*, etc.

et, dans les cavités, les sciaphiles:

Mnium hymenophylloides
— *nivale*
Myurella apiculata
Orthothecium strictum
Lophozia excisa v. *Limprichtii*
Cephaloziella myriantha, etc.

Ces sociétés muscinales des hautes altitudes avoisinant la limite des neiges persistantes, et même en plein étage nival, sont souvent remarquablement riches en espèces. Elles offrent, comme je l'ai indiqué (Amann 1916), des exemples remarquables de l'utilisation intensive du terrain. J'ai noté p. ex.: au sommet 2792 m. des Alpes de Fully, 25 espèces sur 1 m², à la Tour d'Aï, 2340 m., 16 espèces sur 1 dm², au Combin de Corbassière, 3600—3700 m., 21 mousses (dont 16 acrocarpes et 5 pleurocarpes) et une hépatique *(Cephaloziella grimsulana)* sur quelques m², à l'Alpe Murtèr, 2400 m., 6 espèces sur 6 cm².

Comme exemple de ces sociétés de mousses nivales et subnivales, voici un relevé que j'ai fait à 3030 m., près la Cabane Britannia (Alpes de Saas-Fee), pentes exposées au S., sol caillouteux humide, schistes chloritiques et talqueux (avec *Saxifraga oppositifolia*, *S. muscoides*, *Eryngium alpinum*, *Linaria alpina*, *Pedicularis rostrata*, *Senecio uniflorus*, etc.), sur 5 m² *(Amphidiaie)*:

Philonotis fontana fo. minor 3
Bryum elegans 3
Distichium capillaceum fr. 3
Amphidium Mougeoti 3
Ditrichum flexicaule condensatum 2
Bryum Britanniae 2
Desmatodon obliquus fr. 2
Didymodon rubellus fr. 2
Plagiopus Oederi 2
Tortella fragilis 2
— *tortuosa* fo. 1
Polytrichum alpinum 1
Campylopus Schimperi 1
Plagiobryum demissum fr. 1
Bryum argenteum fo. 1
— *Kunzei* fr. 1
Bartramia ithyphylla fr. 1
Tortula acyphylla 1
Bryum pallens fr. 1
Mnobryum albicans 1
Catoscopium nigritum fr. 1
Conostomum boreale 1
Encalypta commutata fr. 1
Trematodon brevicollis fr. 1
Pottia latifolia fr. 1
Syntrichia ruralis v. *glacialis* 1
— *montana* v. *nivalis* 1
Ceratodon purpureus fr. 1
Pohlia polymorpha brachycarpa 1
— *cruda* 1
Dissodon Froelichianus 1
Syntrichia gelida 1
Barbula rufa 1
Pseudoleskea radicosa 1
— *catenulata* 1
Isopterygium pulchellum 1
Eurynchium cirrhosum 1
— *praecox* 1
Brachythecium glareosum 1
Orthothecium intricatum 1
Hypnum procerrimum 1
— *cupressiforme* 1
— *uncinatum* 1
— *Vaucheri* 1
Timmia bavarica fr. 1

Ces mousses haut-alpines de petite taille et de faible développement (formes naines) ne suffisent pas à couvrir tout à fait le sol et forment, dans la règle, des sociétés ouvertes.

Les *combes à neige* de la haute zone alpine (2400—2900 m. env.) présentent des sociétés de mousses caractéristiques et constantes. La neige persistant longtemps dans ces stations, la période de végétation y est si courte que fort peu de phanérogames peuvent y subsister.

Les mousses qui y vivent sont souvent à l'état stérile; elles sont exposées, à l'époque de la fonte des neiges, à des conditions d'humidité qui, plus tard, en été, peuvent se changer en sécheresse prolongée. Ces dépressions à neige atteignent parfois des dimensions assez considérables: Rübel (1912, p. 154) a bien décrit la *Polytrichaie* qui, au Vereinapass, vers 2600 m., couvre une étendue de près de 5000 ares.

Le premier pionnier sur le sol achalicique de ces dépressions nivales, est, en général, *Anthelia julacea* var. *clavuligera* (*A. nivalis* Lindb., *A. Juratzkana* Limpr.), auquel se joignent bientôt les psychrophiles et xérophiles:

Polytrichum sexangulare
— *juniperinum alpinum*
Oligotrichum hercynicum
Pohlia commutata
— *cucullata*
Dicranum falcatum
— *Starkei*
Conostomum boreale
Anomobryum filiforme
Pseudoleskea filamentosa
Brachythecium glaciale

avec *Salix herbacea*, *Arenaria biflora*, *Gnaphalium supinum*, *Cerastium cerastioides*, *Soldanella pusilla*, *S. alpina*, *Chrysanthemum alpinum*, etc.

A l'*Anthéliaie*, succède la *Polytrichaie* ou la *Pohliaie*.

La *Polytrichaie* passe, à la périphérie, à la *Saliçaie* à *Salix herbacea*. Le terrain de cette association caractéristique présente un pH compris entre 6,5 et 4,6. Il est formé par la terre finement divisée retenue par le tapis de mousse, et qui peut atteindre une profondeur de 30 à 50 cm. Le contenu en humus est de 15 à 20 % (JENNY l. c.).

La phase initiale de la *Polytrichaie* est représentée par les premiers pionniers de la végétation à proximité immédiate de la neige et de la glace: *Anthelia*, *Dicranum falcatum*, *Pohlia commutata*, *Dicranum falcatum*, *D. Starkei*, *Polytrichum* sp., *Brachythecium reflexum*, *B. glaciale*, *Gymnomitrium*, *Pleuroclada*, *Nardia*, *Lophozia* sp., etc.

L'*Anthéliaie* occupe de préférence les sols gélides et mouvants qu'elle contribue à fixer.

Dans les stations qui restent mouillées, se trouvent: *Sphagnum rigidum*, *Drepanocladus exannulatus*, *D. purpureus*, *Calliergon trifarius*, *C. stramineus*, *Aulacomnium*, *Pohlia nutans uliginosa*, etc.

Voici quelques relevés d'associations appartenant à cette catégorie:

1° Alpe Murtèr 2570 m., exposition Est, sous-sol dolomitique et humus, couverture de neige jusqu'à mi-juillet (découvert en moyenne 2½ mois), 14 espèces de phanérogames: *Sibbaldia procumbens* caractéristique: *Pohliaie* à *Pohlia commutata* st. qui forme le 90 % du tapis; Accessoires: *Brachythecium reflexum* st., *Drepanocladus uncinatus* st.

2° Même localité, mais la neige partie 15 jours plus tôt (soit 3 mois sans neige, en moyenne), *Polytrichaie* et *Pohliaie:* caractéristiques et dominantes: *Polytrichum juniperum* v. *alpinum* représente le 60 % des mousses, *Pohlia commutata* 30 % (le *Pohlia* occupe le fond de la cuvette, le *Polytrichum* sur les bords). Accessoires: *Brachythecium reflexum*, *Polytrichum piliferum*, *Lophozia alpestris*, *Cladonia* sp.

Vallécules nivales

Dans les *vallécules nivales*, stations resserrées, à couverture de neige persistant longtemps au printemps, et par où s'écoule l'eau de fusion des neiges et celle de la pluie, nous trouvons aussi des associations sténothermophiles caractéristiques, dont voici quelques relevés typiques:

1° Grand St-Bernard, 2300—2400 m., exposition N.; schistes micacés *(Polytrichaie):*

Polytrichum alpinum 5
Dicranum falcatum 3
Bryum Schleicheri 3
Dicranum Starkei 2
Pohlia cucullata 2
Drepanocladus purpurascens fr. 1
Brachythecium glaciale 1

2° Alp Murtaröl, 2600 m., exposition N., humus à réaction neutre pH = 6,9—7,0, sur calcaire rhétien *(Pohliaie):*

dominantes:	caractéristiques:
Pohlia commutata	*Dissodon Froelichianus*
Encalypta commutata	*Brachythecium glaciale*
Meesea minor	*Sauteria alpina*
Bryum carinthiacum	*Anthelia julacea*
Hypnum chrysophyllum	*Fimbriaria Lindenbergiana*
accessoires:	
Drepanocladus uncinatus	*Drepanium Vaucheri*
Brachythecium glareosum	*Lophozia Muelleri*
Distichium capillaceum	*Blepharostoma trichophylla*
— *inclinatum*	

Aux espèces ci-dessus mentionnées, il faut encore ajouter:

Polytrichum sexangulare
Pseudoleskea filamentosa
Conostomum boreale
Timmia norvegica
Oligotrichum
Cephalozia ambigua
Pleuroclada albescens
Moerckia Blyttii
Gymnomitrium varians
Alicularia Breidleri
Peltolepis grandis
Marsupella et *Gymnomitrium* spec.

La flore muscinale des sommets des Alpes et du Jura (1500 à 3000 m.) comprend, comme je l'ai indiqué (Amann 1900, p. 89), deux formations bien différentes: une florule *acro-culminale*, sur le terreau des surfaces découvertes, composée d'espèces xérophiles (presque exclusivement acrocarpes), et une florule *pariéto-culminale* des stations abritées et plus fraîches: parois et anfractuosités des rochers, etc.

Les conditions de température, d'insolation et d'humidité sont très différentes pour ces deux catégories.[1]

Dans la première (florule acro-culminale) rentrent p. ex.:

Dicranum Mühlenbeckii
Pottia latifolia
Desmatodon latifolius
— *systylius*
Tortella inclinata
Syntrichia aciphylla
— *ruralis*
Ditrichum homomallum densum
Didymodon rubellus fo.
Encalypta apophysata, etc.

Dans la seconde (florule pariéto-culminale):

Dicranum scoparium
Distichium capillaceum
Didymodon giganteus
Encalypta commutata

[1] Voir les mesures de température indiquées l. c., p. 90 et 91.

On trouvera plus loin des relevés de sociétés appartenant à la florule pariéto-culminale, à propos de la Cremnée.

Pohlia cruda
Bryum elegans
Plagiopus Oederi
Cylindrothecium concinnum
Myurella julacea
— *apiculata*
Brachythecium salebrosum
Ptychodium plicatum
Eurynchium cirrhosum
Amblystegium curvicaule
Isopterygium Muellerianum
Drepanocladus uncinatus
Drepanium Vaucheri
— *revolutum*
— *Bambergeri*
Ctenidium procerrimum
Rhytidium rugosum
Hylocomium splendens
— *triquetrum*, etc.

Prairies et cultures des régions inférieures et moyennes

Les sociétés rudérales de mousses messicoles, habitant les jardins, plantages, champs cultivés, vignes, etc., sont composées d'espèces relativement peu nombreuses; la végétation qu'elles forment est, en général, fort peu développée.

L'instabilité du terrain, due au labour, l'action des engrais naturels ou chimiques, la concurrence vitale très considérable par les phanérogames cultivées excluent les muscinées dans une large mesure: il y a relativement très peu d'espèces qui soient adaptées à ces conditions spéciales. Aussi voyons nous, dans cette formation, les mousses se réfugier sur le tronc des arbres, les murs, les toits, etc., où elles sont moins exposées à l'intervention défavorable de l'homme.

Les champs de trèfle et de luzerne sont habités, cependant, par des sociétés composées d'espèces hygrophiles, pour la plupart minuscules, dont voici deux exemples:

1° Champ de trèfle près Lausanne, 400 m.; sur 5 m² *(Hyménostomaie-Enthostodontaie):*

Hymenostomum microstomum 5
Enthostodon fascicularis 5
Phascum cuspidatum 5
Systegium crispum 3
Bryum argenteum 3
Pottia intermedia 3
— *minutula* 2
Physcomitrium piriforme 2
Bryum erythrocarpum 2
Phascum curvicollum 1
Eurynchium praelongum 1
Ephemerum serratum 1
Entodon orthocarpus 1
Brachythecium rutabulum 1

2° Prairie sur Pully (Vaud), 500 m.; sur 1 m² *(Barbulaie* avec *Bryum atropurpureum):*

Barbula unguiculata 5
Bryum atropurpureum 4
Pottia lanceolata 3
Phascum cuspidatum 3
Dicranella varia 2

Ces mousses se développent après la coupe de l'herbe, en automne et en hiver. Elles mûrissent leurs capsules soit en hiver, soit au premier printemps, avant la poussée des plantes cultivées. En été,

elles semblent, pour la plupart, disparaître complètement, ne persistant qu'à l'état de protonema ou d'organes peu apparents.

Dans les pelouses très ombragées et peu ou non fumées, se développe souvent une végétation abondante de mousses. Voici des exemples de relevés de peuplements des prairies maigres et humides:

1° Prairie sous Belmont (Vaud), 550 m.; sur 1 m² *(Thuidiaie):*

Thuidium recognitum 2 × 5	*Eurynchium praelongum* 1
Hypnum cuspidatum 5	*Brachythecium salebrosum* 1
Mnium undulatum 2	*Scleropodium purum* 1

2° Prairie même localité; sur 1 m² *(Pottiaie):*

Pottia lanceolata 5	*Bryum caespiticium* 3
Phascum cuspidatum 5	*Mildea bryoides* 1
Barbula unguiculata 4	

3° Carrière d'argile, Eclépens (Vaud), 450 m.; sur 1 m² *(Bryaie* avec *Barbula fallax):*

Bryum bicolor 5	*Barbula fallax* 4
— *argenteum* 4	*Funaria hygrometrica* 3

A ces mousses, il faut ajouter les hépatiques: *Anthoceros laevis, Riccia glauca, R. sorocarpa,* etc.

Dans les sociétés calcifuges des sols argileux ou sablonneux, rentrent: *Pohlia nutans, P. grandiflora, Scapania curta, S. irrigua, S. nemorosa, Eucalyx hyalinus, Haplozia crenulata, Cephalozia bicuspidata, C. ambigua,* etc.

Les cultures en serres et en orangeries présentent les mousses: *Leptobryum, Funaria hygrometrica,* et l'hépatique *Lunularia cruciata.*

Psammée

Cette catégorie d'associations comprend celles:

1° des alluvions dénudées: vase, limon, sables et graviers, sur les rives des cours d'eau, des glaciers, le rivage et la grève des lacs, étangs, etc.,

2° les sables provenant du délitement des grès, molasse, etc.

Les stations de la psammée étant sujettes à devenir très sèches à certaines saisons, les mousses qui les habitent, sont en grande majorité des xérophiles accusées. Exemples:

1° Sur les alluvions récentes, sol sablonneux-graveleux, découvert, des digues du Rhône, près Lavey-les-Bains, 450 m.; sur 2 m² *(Tortellaie):*

Tortella inclinata 5	*Thuidium abietinum* 3
Ceratodon purpureus 4	*Bryum caespiticium* 1
Ditrichum flexicaule condensatum 3	*Trichostomum crispulum* 1
Barbula convoluta 3	*Barbula spadicea* fo. 1

2° Dans les sables et les graviers du Rhône (fruticée avec *Hypophae)* près Brigue, 680 m.; sur 3 m² *(Bryaie-Tortellaie):*

Bryum versicolor 5
— *caespiticium* 5
Tortella inclinata 5[1]
Barbula convoluta 5
Bryum cirrhatum 4
Ditrichum flexifolium condensatum 4
— *tortile* 3
Ceratodon purpureus 3
Funaria hygrometrica 3
Campylium chrysophyllum 3
Amblystegium riparium 2
Drepanocladus polycarpus 2

Les rives sablonneuses des cours d'eau, dans les zones subalpine et alpine, offrent, de même, des associations caractéristiques, mais à facies moins xérophytique: [1]

1° Talus sablonneux sur la rive du Landwasser, près Davos-Platz, 1600 m., *Bryaie* composée de:

Bryum badium
— *affine*
— *pallens abbreviatum*
— *pallescens*
— *argenteum*
— *Sauteri*
— *erythrocarpum*
— *inclinatum*
— *pendulum*
Leptobryum
Ceratodon purpureus
Funaria hygrometrica
Barbula convoluta
Ditrichum tortile
Trichodon cylindricus
Weisia viridula
Dicranella varia
— *subulata*
Pogonatum urnigerum

2° Sable glaciaire au bord de la Viège, près Zermatt, 1600 m., avec *Epilobium Fleischeri, Equisetum* spec., *Sedum* spec., *Juncus* spec.; sur 5 m² *(Bryaie* avec *Aongstroemia):*

Bryum Blindii 5
— *cirratum* 4
Funaria hygrometrica 4
Bryum versisporum 3
Aongstroemia 3
Bryum pendulum 2
— *badium* 2
Philonotis fontana 2
Dicranella varia 1
Cratoneuron falcatum 1

Sur les glaciers des ruisseaux et torrents glaciaires se trouvent en outre:

Rhacomitrium canescens
Polytrichum piliferum
Pohlia gracilis
— *commutata*
Grimmia latifolia
Bryum sp. multae
Brachythecium tauriscorum
— *glareosum*, etc.

Toutes ces mousses, qui jouent un rôle considérable pour la colonisation et la consolidation des sables et des graviers, ont à lutter contre l'ensevelissement continuel par le sable soulevé par le vent

[1] Le *Tortella inclinata*, avec *Calamagrostis epigeios*, représente le stade initial de la végétation des rives des cours d'eau des zones inférieures (Rhône, Aar, Tessin, etc.) (Gams: Bull. Soc. Murith. 1927), W. Koch (1923), R. Siegrist (1913), Siegrist et Gessner (1925).

et le limon apporté par les inondations. Elles le font souvent au moyen d'innovations minces et allongées, à foliation ordinairement imbriquée, qui se développent rapidement dès que la mousse est recouverte. Ce développement peut se faire dans l'espace de quelques heures chez certaines Bryacées.

Les mêmes associations, *Bryaies* et *Pohliaies*, se retrouvent sur le sable et le gravier au front des glaciers; ici aussi, les Bryacées dominent en général et prennent un développement considérable. L'une des espèces les plus caractéristique de ces stations est *Aongstroemia longipes*, associé parfois au *Ditrichum nivale*.

Dans la même formation, rentrent les sociétés de la florule fluvio-ripariale fixée sur les bords des ruisseaux et torrents alpins. Elles sont composées d'espèces amphibies formant des touffes très compactes, imprégnées de limon et de sable. Les principales sont: *Distichium inclinatum, D. capillaceum, Cynodontium strumiferum, Oncophorus virens, Fissidens osmundoides* var. *riparius, Anomobryum filiforme, Bryum ventricosum* fo., etc.

Sur le rivage des lacs, la colonisation des sables et graviers, se fait surtout par les espèces suivantes: *Syntrichia ruraliformis, Rhacomitrium canescens, Tortella inclinata, Barbula convoluta*, etc.[1] Puis apparaissent, lorsque la couche d'humus est suffisante: *Pleurochaete, Bryum ventricosum, B. argenteum, Mniobryum albicans, Philonotis fontana, Dicranella varia, Camptothecium lutescens, Thuidium abietinum, Rhytidium, Hypnum, cuspidatum, Scleropodium purum*, etc.[1]

D'après M. JÄGGLI (1922), p. 81), la *Rhacomitriaie* du delta de la Maggia présente son développement maximum en automne et en hiver, à l'époque où l'humidité et l'insolation sont considérables: *R. canescens* mûrit, dans ces stations, ses fruits en février. Puis apparaissent les *Polytrichum juniperinum* et *piliferum* qui, avec *Stereocaulon alpinum*, remplissent le rôle de fixateurs du sol. Dans la zone périodiquement inondée du lac, sur la rive basse, apparaît en suite une *Archidiaie*, où *Archidium* en masse est parfois mélangé à *Bryum alpinum, Riccia bifurca, R. fluitans.*

Sur la grève du Lac de Neuchâtel, j'ai noté les sociétés suivantes:

1° sous les pins *(Ditrichaie):*

Bryum torquescens
Ditrichum condensatum
Tortella tortuosa
Thuidium abietinum
Entodon orthocarpus

2° sur le sable découvert, humide *(Amblystégiaie):*

Amblystegium riparium
— *irriguum*
— *filicinum*
Hypnum cuspidatum

Les dunes de sable, qui, en Suisse, sont peu fréquentes et de peu d'étendue, puisqu'elles n'existent que sur les rives des grands

[1] Pour les dunes du Léman, F. CHODAT a mesuré un pH = 7,6—7,7.

lacs et des cours d'eau importants, sont colonisées et fixées surtout par *Syntrichia ruralis*, *Tortella inclinata* et *Polytrichum piliferum*, avec quelques lichens. L'apparition de ces mousses est souvent précédée par une végétation d'algues schizophycées.

Le sol vaseux ou limoneux exondé se peuple bientôt de mousses à l'état stérile: *Bryum turbinatum*, *B. argenteum*, *Barbula unguiculata*, *Drepanocladus Sendtneri*, etc.

Le relevé suivant en est un exemple:

Lac de Bret (Vaud), 500 m. vase exondée par les basses eaux de 1921; sur 5 m² *(Barbulaie* avec *Physcomitrella):*

Barbula unguiculata 5
Bryum turbinatum 4
Pottia minutula rufescens 4
Funaria hygrometrica pl. ♂ 4
Physcomitrella patens 3
Ephemerum serratum 2
Pohlia sp. st. 1
Bryum argenteum 1
Riccia fluitans v. *canaliculata* < 1

Au Gattikonerweiher (Zürich), les bords vaseux de l'étang présentent une *Physcomitriaie* avec: *Physcomitrium eurystomum*, *Physcomitrella patens*, *Pleuridium nitidum*, *Drepanocladus Wilsoni*, etc.

Les sables produits par le délitement de la molasse sont colonisés et habités par: *Barbula convoluta*, *B. unguiculata*, *Bryum caespiticium*, *Dicranella rufescens*, *Pohlia grandiflora*, *Mniobryum carneum*, *M. albicans*, etc.

Phellée

La formation de la *phellée* est représentée, dans notre pays, surtout par les éboulis et pierriers constitués d'éléments grossiers, moyens ou fins, mobiles ou fixés.

Cette formation n'offre guère de sociétés de mousses caractéristiques; les éboulis mobiles ne présentent pas des conditions de stabilité du terrain permettant à ces végétaux de s'y fixer.

Dans les zones supérieures, les éboulis de blocs gros et moyens fixés, sont habités par des mousses vivant à l'abri sous les blocs. Les principales sont:

1° sur les terrains calcaires:

Ptychodium plicatum
Pseudoleskea radicosa
Syntrichia ruralis
— *montana*
Distichium capillaceum
Timmia bavarica
Orthothecium intricatum
Brachythecium salebrosum
B. reflexum
Rhytidium, etc.

2° sur les terrains achaliciques un peu humides:

Lesquereuxia saxicola
Brachythecium glaciale
— *Starkei*
Drepanocladus uncinatus
Drepanium cupressiforme, etc.

3° sur les secs:

Dicranoweisia crispula — *Rhacomitrium* sp.
Grimmia sp. — *Polytrichum piliferum*, etc.

Voici deux relevés sur les éboulis de la zone inférieure:

1° Carrière jaune de Ferreyres (Vaud), 600 m. débris de calcaire jaune néocomien découverts et subhumides; sur 1 m² *(Camptothéciaie):*

Camptothecium lutescens 5 — *Ctenidium molluscum* 3
Drepanium ericetorum 4 — *Entodon orthocarpus* 3
Campylium chrysophyllum 2 — *Brachythecium rutabulum* 1

Société exclusivement composée de pleurocarpes xérophiles.

2° Eboulis calcaire sur talus à la sortie des gorges de la Lizerne, près Ardon (Valais), 500 m. (avec *Linaria alpina);* sur 5 m² *(Ditrichaie):*

Ditrichum flexicaule 5 — *Pleurochaete* 2
Bryum caespiticium 4 — *Barbula convoluta*
Syntrichia montana 4 — *Bryum pallens*
Barbula gracilis 3

Et un relevé dans la zone subalpine:

3° Loèche-les-Bains (Valais), 1200 m., sous les gros blocs calcaires éboulés (température 5°, air 15°); sur 1 m² *(Distichiaie-Timmiaie):*

Distichium capillaceum 5 — *Pohlia cruda* 3
Brachythecium trachypodium 4 — *Mnium orthorrhynchum* 1
Timmia bavarica 4 — *Orthothecium intricatum* 1

Cremnée: rochers, blocs, murs, etc.

Sous les latitudes de l'Europe centrale, les rochers et les murs sont les stations préférées des muscinées, qui y sont soustraites, dans une large mesure, à la concurrence vitale des plantes supérieures et y forment des sociétés composées souvent presque exclusivement de mousses.

Dans notre pays montagneux, la formation de la cremnée présente un développement considérable et une importance spéciale.

Les associations rupicoles et muricoles de bryophytes sont extraordinairement nombreuses et variées; suivant les conditions, elles sont formées de mousses saxicoles appartenant à toutes les catégories biologiques: xérophiles, hygro- et hydrophiles, photophiles et sciaphiles, etc. etc. Etant donnée la diversité presque infinie de ces sociétés, je dois me contenter de citer les principales avec, comme exemples, quelques relevés caractéristiques choisis parmi les centaines que j'ai faits.

D'après leurs préférences ou exigences édaphiques, nous pouvons classer les sociétés des mousses saxicoles de la cremnée comme suit:

(I) sociétés achalicicoles (calcifuges-neutrophiles ou oxyphiles),
(II) sociétés calcicoles (calciphiles-basiphiles),
(III) sociétés indifférentes.

Pour chacune de ces catégories, on peut distinguer les sociétés caractéristiques de la cremnée découverte, composées d'espèces photophiles ou héliophiles, et celles de la cremnée silvatique, composées d'espèces plus ou moins sciaphiles; puis celles des stations sèches ou très sèches (espèces xérophiles) et celles des stations plus ou moins humides ou mouillées (espèces hydro- et hygrophiles), etc.

Les principales associations de la cremnée sont les suivantes:

Andréaies: à *A. petrophila, A. nivalis, A. frigida, A. crassinervia* (I).
Gymnostomaies: à *G. rupestre* (III), *G. calcareum, G. curvirostre* (II).
Gyroweisiaies: à *G. tenuis* (II).
Anictangiaies: à *A. compactum* (III).
Molendoaies: à *M. Sendtneri* (II).
Dicranoweisiaies: à *D. crispula* (I), *D. compacta* (II).
Eucladiaies: à *E. verticillatum* (II).
Rhabdoweisiaies: à *R. fugax* (I).
Cynodontiaies: à *C. gracilescens, C. fallax, C. torquescens, C. polycarpum* (I).
Dichodontiaies: à *D. pellucidum* (II).
Oncophoraies: à *O. virens* (I).
Dicranaies: à *D. fulvellum, D. Starkii* (I), *D. scoparium* (III), *D. fuscescens, D. congestum* (I), *D. elongatum* (I), *D. fulvum* (I), *D. longifolium, D. albicans* (I).
Campylopodiaies: à *C. flexuosus, C. Mildei, C. atrovirens, C. polytrichoides* (I).
Dicranodontiaies: à *D. longirostre, D. aristatum, D. circinatum* (I).
Fissidentaies: à *F. pusillus* (II), *F. crassipes, F. Mildeanus, F. rufulus, F. decipiens* (II), *F. grandifrons* (III).
Séligeriaies: à *S. Doniana, S. pusilla, S. tristicha, S. recurvata* (II).
Blindiaies: à *B. acuta (I), B. caespiticia* (II).
Campylostéliaies: à *C. saxicola* (I).
Ditrichaies: à *D. flexicaule* (II).
Distichiaies: à *D. capillaceum* (III).
Didymodontaies: à *D. rubellus* (II), *D. ruber* (II), *D. luridus, D. cordatus, D. tophaceus* (II).
Trichostomaies: à *T. cylindricus* (I), *T. crispulum, T. mutabile* (II).
Hyophilaies: à *H. riparia* (II).
Timmiellaies: à T. anomala (III).
Tortellaies: à *T. inclinata, T. fragilis* (III), *T. tortuosa* (II).
Barbulaies: à *B. unguiculata, B. reflexa, B. gigantea, B. rigidula, B. vinealis, B. revoluta, B. spadicea* (II).
Stréblotrichaies: à *S. convolutum* (III), *S. paludosum* (II).

Crossidiaies: à *C. squamiferum* (II).
Tortulaies: à *T. atrovirens* (II), *T. muralis* (III).
Syntrichiaies: à *S. alpina, S. aciphylla* (II), *S. montana, S. ruralis* (III).
Dialytrichiaies: à *D. Brebissonii* (III).
Cinclidotaies: à *C. fontinaloides, C. riparius, C. aquaticus* (II).
Schistidiaies: à *S. apocarpum* (III), *S. alpicola, S. confertum, S. sphaericum* (I), *S. atrofuscum, S. teretinerve* (I).
Coscinodontaies: à *C. cribrosus* (I).
Grimmiaies: à *G. leucophaea, G. commutata, G. unicolor, G. ovata, G. incurva, G. elongata, G. sessitana, G. alpestris, G. trichophylla, G. Doniana, G. decipiens, G. elatior, G. funalis, G. torquata, G. caespitigia* (I), *G. anodon, G. crinita, G. tergestina, G. orbicularis* (II).
Hydrogrimmiaies: à *G. mollis* (I).
Dryptodontaies: à *D. patens, D. Hartmani* (I).
Rhacomitriaies: à *R. aciculare, R. protensum, R. sudeticum, R. fasciculare, R. heterostichum, R. canescens, R. lanuginosum* (I).
Hedwigiaies: à *H. ciliata* (I).
Brauniaies: à *B. sciuroides* (I).
Amphidiaies: à *A. lapponicum* (I), *A. Mougeoti* (III).
Orthotrichaies: à *O. anomalum, O. diaphanum, O. rivulare* (III), *O. cupulatum* (II), *O. pallens, O. alpestre, O. rupestre, O. Killiasii* (I).
Encalyptaies: à *E. streptocarpa* (II).
Mielichhoferiaies: à *M. nitida, M. elongata* (I).
Anomobryaies: à *A. filiforme* (I), *A. concinnatum* (II).
Bryaies: à *B. pendulum, B. pallens, B. affine, B. ventricosum, B. pallescens, B. caespiticium, B. comense, B. Kunzei, B. argenteum, B. murale, B. Mildeanum, B. Muehlenbeckii, B. elegans, B. capillare* (III), *B. Geheebii, B. gemmiparum* (II), *B. alpinum* (I).
Rhodobryaies: à *R. roseum* (III).
Mniaies: à *M. stellare* (I), *M. punctatum* (III).
Amblyodontaies: à *A. dealbatus* (II).
Meesiaies: à *M. trichodes* (III).
Catoscopiaies: à *C. nigritum* (III).
Bartramiaies: à *B. ithyphylla* (I), *B. Halleriana* (III), *B. pomiformis* (II).
Plagiopodiaies: à *P. Oederi* (III).
Timmiaies: à *T. bavarica, T. austriaca* (II).
Polytrichaies: à *P. alpinum* (I).
Leucodontaies: à *L. sciuroides* (III).
Antitrichiaies: à *A. curtipendula* (III).

Leptodontaies: à *L. Smithii* (III).
Neckeraies: à *N. crispa, N. complanata, N. Besseri, N. turgida* (III).
Homaliaies: à *H. trichomanoides* (III).
Fabroniaies: à *F. octoblepharis* (I).
Leskéellaies: à *L. nervosa* (II).
Anomodontaies: à *A. viticulosus* (III), *A. attenuatus, A. longifolius* (II).
Ptérogoniaies: à *P. gracile* (I).
Ptérigynandraies: à *P. filiforme* (I).
Pseudoleskéaies: à *P. patens* (I), *P. filamentosa* (II), *P. radicosa* (III).
Lesquereuxiaies: à *L. saxicola.*
Pseudoleskéellaies: à *P. catenulata, P. tectorum* (II).
Hétérocladiaies: à *H. heteropterum* (I).
Thuidiaies: à *T. abietinum* (III).
Orthothéciaies: à *O. rufescens, O. intricatum* (II).
Entodontaies: à *E. Schleicheri, E. orthocarpum* (II).
Isothéciaies: à *I. myurum, I. myosuroides* (I).
Homalothéciaies: à *H. sericeum* (III), *H. Philippeanum* (II).
Ptychodiaies: à *P. plicatum* (II).
Brachythéciaies: à *B. salebrosum, B. rutabulum, B. reflexum, B. populeum, B. velutinum, B. trachypodium, B. collinum* (III), *B. Starkei, B. glaciale, B. plumosum* (I).
Eurynchiaies: à *E. crassinervium, E. Vaucheri, E. cirrosum, E. striatulum* (II).
Rhynchostégiellaies: à *R. tenella, R. curviseta, R. Teesdalei* (II).
Rhynchostégiaies: à *R. murale, R. rusciforme* (III).
Thamniaies: à *T. alopecurum* (II).
Plagiothéciaies: à *P. denticulatum* (I), *P. striatellum* (I).
Isoptérygiaies: à *I. depressum* (III).
Amblystégiaies: à *A. confervoides* (II), *A. subtile, A. serpens* (III).
Hygroamblystégiaies: à *H. irriguum filixinum* (III), *H. curvicaule* (II).
Cratoneuraies: à *C. sulcatum* (II).
Chrysohypnaies: à *C. Sommerfeltii, C. protensum, C. Halleri, C. chrysophyllum* (II).
Drépanocladaies: à *D. uncinatus* (I).
Cténidiaies: à *C. molluscum, C. procerrimum* (II).
Homomalliaies: à *H. incurvatum* (II).
Drépaniaies: à *D. fastigiatum, D. dolomiticum, D. Vaucheri, D. Sauteri* (II), *D. hamulosum, D. revolutum* (I), *D. cupressiforme* (III).
Hygrohypnaies: à *H. palustre, H. ochraceum* (III), *H. arcticum, H. alpinum, H. molle, H. dilatatum* (I).
Hylocomiaies: à *H. pyrenaicum* (III).

Voici maintenant quelques relevés d'associations typiques pour différentes stations:

1° Gorges du Chauderon sur Montreux (Vaud), 700 m. tuf calcaire dans la forêt (hêtraie mixte); sur 1 m² *(Séligeriaie* avec *Streblotrichum paludosum):*

Seligeria tristicha 2 × 5
Streblotrichum paludosum 5
Chrysohypnum protensum 3
Trichostomum viridulum 1
Orthothecium intricatum 1

2° Forêt (hêtraie mixte) de Belmont, près Lausanne, 600 m., paroi de mollasse recouverte de tuf calcaire; sur 1 m² *(Neckeraie):*

Neckera complanata 5
Rhynchostegium murale 2
Eurynchium praelongum 2
Fissidens cristatus 1
Encalypta streptocarpa 1
Brachythecium populeum 1
Ctenidium molluscum 1

3° Hêtraie à Puidoux-Chexbres (Vaud), 600—700 m., poudingue tertiaire à ciment calcaire; sur 5 m² *(Anomodontaies):*

faces ouest et nord:
Anomodon viticulosus 5
Neckera complanata 4
— *crispa* 4
Anomodon abbreviatus 3
Thamnium 3
Mnium cuspidatum 2
Brachythecium rutabulum 2
Madotheca platyphylla 2
Mnium undulatum 1
Isopterygium depressum 1
Amblystegium confervoides 1
Metzgeria furcata v. *ulvula* 1

faces méridionales:
Anomodon viticulosus 5
Eurynchium Vaucheri 5
Ctenidium molluscum 5
Homalothecium fallax 4
Neckera complanata 4
Mnium undulatum 2
Eurynchium praelongum 1
Entodon orthocarpus 1

Les hépatiques que l'on observe sur ces rochers calcaires dans la hêtraie sont, d'après C. Meylan, principalement les suivantes:

Lophozia Muelleri
Haplozia atrovirens
— *riparia*
Lejeunea calcarea
Gymnomitrium rupestre
Madotheca platyphylla

Mollasse du Plateau suisse (mollasses marine et d'eau douce, plus ou moins calcaires).

1° Cery (Vaud), 550 m., mollasse marine subhumide dans la hêtraie; sur 5 m² *(Isoptérygiaie):*

Isopterygium depressum 5
Anomodon viticulosus 4
Rhynchostegium murale 4
Isothecium myurum 3
Brachythecium populeum 3
Chrysohypnum Sommerfeltii 3
Trichostomum cylindricum 3
Homalia trichomanoides 2
Camptothecium lutescens 2
Brachythecium salebrosum 2
Campylium protensum 2
Syntrichia subulata 1
Fissidens pusillus

Association sciaphile-hygrophile avec prédominance marquée des pleurocarpes.

2° Même localité, paroi sèche; sur 1 m² *(Schistidiaie):*

Schistidium apocarpum 5
Bryum capillare 4
Anomodon viticulosus 3
Eurynchium crassinervium 2
Leucodon sciuroides 1
Hedwigia ciliata 1
Tortula muralis 1

(Prédominance des acrocarpes et des microdyctyées).

3° Jouxtens (Vaud), 500 m., paroi de molasse humide dans la hêtraie; sur 3 m² *(Rhynchostégiaie-Brachythéciaie):*

Brachythecium rutabulum 5
Rhynchostegium murale 5
Haplozia riparia 5
Eurynchium crassinervium 4
— *praelongum* 4
Anomodon viticulosus 4
— *abbreviatus* 4
Ctenidium molluscum 4
Plagiochila asplenioides 3
Stylostegium var. *sericeum* 3
Isopterygium depressum 2
Eurynchium piliferum 2
Homalia trichomanoides 1
Seligeria Doniana 1
— *pusilla* 1
Cephaloziella spec. 1

(Société composée de nombreuses espèces hydrophiles-sciaphiles).

4° Forêt de Chenaulaz, près Lausanne, 600 m. Paroi de molasse humide dans forêt mixte; sur 5 m² *(Cténidiaie*, avec *Hygrohypnum subenerve):*

Ctenidium molluscum 5
Hygrohypnum subenerve 4
Stylostegium var. *sericeum* 4
Fissidens cristatus v. *polycarpus* 4
Chrysohypnum protensum 3
Tortella tortuosa 3
Streblotrichum croceum 2
Trichostomum viridulum 2
Lophocolea cuspidata 2
Haplozia riparia 2
Neckera crispa 1
Encalypta streptocarpa 1
Gyroweisia tenuis 1
Seligeria Doniana 1
Fissidens pusillus 1

5° Forêt de Fougères, sur Lausanne, 650 m. Parois de molasse marine humide et ombragée, dans la hêtraie (lumière 5,6—9,3 % de celle hors de la forêt), sur 5 m² *(Gyroweisiaie*, avec *Pohlia cruda):*

Gyroweisia tenuis 5
Pohlia cruda 5
Mnium stellare 4
Mniobryum albicans 3
Encalypta streptocarpa 3
Eurynchium praelonzum 2
Brachythecium rutabulum 2
Barbula spadicea 1
Bryum pallens 1
Haplozia atrovirens 1
Brachythecium rutabulum 1
Mnium undulatum 1
Lophozia sp. 1

Au pied très humide de la paroi: *(Brachythéciaie* à *B. rivulare* avec *Fegatella):*
Fegatella conica 5
Brachythecium rivulare 5
Dichodontium pellucidum 4

Sur l'humus du faîte: *(Drépaniaie* à *D. cupressiforme*, avec *Hylocomium):*
Drepanium cupressiforme 4
Hylocomium splendens 4
— *triquetrum* 2
Antitrichia 2
Bartramia Halleriana 2
Dicranum scoparium 1
Isothecium myurum 1

6° Molasse marine dans la forêt mixte, falaise de la Sarine, près Fribourg, 550 m., avec *Bellidiastrum*, *Pinguicula alpina*, *Saxifrage aizoides*, *Trentepohlia aurea*, etc.); sur 2 m² *(Stréblotrichaie* à *S. croceum*, avec *Stylostegium):*

Streblotrichum croceum 5
Stylostegium var. *sericeum* 5
Isothecium myurum 5
Drepanium cupressiforme 5
Ctenidium molluscum 5
Dichodontium pellucidum 4
Fissidens cristatus polysetus 3
Haplozia atrovirens 3
Plagiopus Oederi 2
Ditrichum tortile 2
Lophozia Lyoni 2
Scapania curta 2
Tortella tortuosa 1
Gyroweisia tenuis 1
Encalypta streptocarpa 1
Neckera crispa 1
Pohlia sp. 1
Ditrichum capillaceum 1
Pogonatum aloides 1
Seligeria brevifolia 1
Mnium punctatum 1
— *orthorrhynchum* 1
Catharinea undulata 1
Leptotrichum flexicaule 1
Plagiochila asplenioides 1
Aneura pinguis 1
Scapania aequiloba 1
Reboulia hemisphaerica 1
Fegatella conica 1

Ces sociétés de mousses hygrophiles-sciaphiles de la molasse sous le couvert de la forêt, sont, dans la règle, riches en espèces.

7° Blocs de nagelfluh dans la hêtraie mixte du Teufelskeller près Baden (Argovie) 500 m. (humus pH = 7,2 à 7,6) *(Thamniaie silvatique* avec *Isopterygium depressum):*

Thamnium fr. 2 × 5
Isopterygium depressum 5
Anomodon viliculosus 3
— *longifolius* 2
Orthothecium intricatum 3
Ctenidium 4
Brachythecium populeum 2
Eurynchium Vaucheri 3
Neckera complanata 2
— *crispa* fr. 2
Brachythecium velutinum 1
Madotheca platyphylla 1
Plagiochila asplenioides 1
Metzgeria pubescens

Roches achaliciques:

7° Forêt de Rovéréaz, sur Lausanne, 600 m., Hétraie. Petits bancs et affleurements de molasse marine au ras du sol, décalcifiée par l'humus acide; sur 3 dm² *(Isoptérygiaie* à *I. elegans*, avec *Dicranella heteromalla):*

Isopterygium elegans 2 × 5
Dicranella heteromalla 5
Diphyscium 4
Marsupella emarginata 4
— *Funckii* 4
Diplophyllum albicans 4
Campylosteleum saxicola 3
Drepanium cupressiforme 2
Polytrichum formosum 1

Et sous la roche surplombante, station obscure: *Brachyodus trichodes.*

Dans des stations analogues, se trouvent encore sur la molasse non calcaire: *Tetrodontium*, *Haplozia pumila*, *Marsupella Sprucei*, *M. ustulata.*

8° Garide d'Evionnaz (Valais), 500 m., gneiss humide et mouillé par de l'eau alcaline, sous la fruticée; sur 3 m² *(Hygrohypnaie* à *H. palustre*, avec *Thamnium):*

Hygrohypnum palustre 5
Thamnium alopecurum 4
Brachythecium rutabulum 4
Dryptodon patens 3
Brachythecium plumosum 2
Drepanium cupressiforme 2
Amphidium Mougeotii 2
Hygrohypnum dilatatum (erratique) 1
Metzgeria furcata 1

9° Paroi de gneiss dans la hêtraie, au Pas de la Crottaz, près Lavey-les-Bains, 500 m. (avec *Saxifraga Aizoon*, *S. cuneifolia*, *Asplenium Robertianum*, etc.); sur 2 m² *(Camptothéciaie* à *C. lutescens*, avec *Neckera crispa):*

Camptothecium lutescens 5
Drepanium cupressiforme 4
Neckera crispa 4
— *complanata* 3
Pterogonium gracile 3
Syntrichia montana 3
Madotheca platyphylla 3
Anomodon attenuatus 2
Mnium rostratum 2
Hylocomium triquetrum 2
Tortella tortuosa 1
Trichostomum cuspidatum 1
Timmia bavarica 1
Frullania tamarisci 1
Hypnum incurvatum 1
Ditrichum flexicaule 1
Brachythecium trachypodium 1
Ctenidium molluscum 1

10° Paroi de gneiss dans la forêt mixte, au Lac de Muzzano (Tessin) 336 m.; sur 5 m² *(Campylopodaie* à *C. polytrichoides* et *C. Mildei):*

Campylopus polytrichoides
— *Mildei*
Braunia sciuroides
Hedwigia ciliata
Anoectangium compactum
Leucobryum albidum
Grimmia Muehlenbeckii
Coscinodon
Rhabdoweisia fugax
Brachysteleum incurvum

Grimmiaies à *G. elatior* (relevés de H. Gams).

11° Rochers de conglomérat carbonifère sous Alesse (Valais), 775 m., exposition SW.:

Grimmia elatior 5
Leucodon morensis 3
Frullania dilatata 3
Grimmia ovata 2
Pterogonium 1
Pertusaria sp. 2
Lepraria sp. 2
Anaptychia ciliaris 1
Parmelia saxatilis 1

12° Paroi de gneiss sur Branson (Valais), 1250 m. expos. Est:

Grimmia elatior 7
Frullania dilatata 5
Dryptodon Hartmani 2
Pterogonium 1—2
Drepanium cupressiforme 1
Metzgeria furcata 1
Cladonia pyxidata 2

Zones subalpine et alpine.

Roches calcaires:

1° Paroi de calcaire jurassique dans la conisilve *(Picea)*, Alpe de Chalavornaire (Valais), 1100 m. (avec *Asplenium nigrum);* sur 2 m² *(Cténidiaie* avec *Tortella):*

Ctenidium molluscum 2 × 5
Tortella tortuosa 5
Neckera crispa 5
Eurynchium piliferum 3
Fissidens cristatus 2
Encalypta streptocarpa 2
Seligeria pusilla 2
Orthothecium rufescens 2
Brachythecium trachypodium 2
Metzgeria furcata uvula 2
Plagiopus Oederi 1
Orthothecium intricatum 1
Isothecium robustum 1
Lophozia lycopodioides 1
Amblystegium Sprucei 1
Lejeunea calcarea 1

2° Parois d'un «emposieux», glacière naturelle de 15 à 20 m. de profondeur, calcaire liasique; dans la conisilve *(Picea);* sur 3 m² *(Séligeriaie* à *S. tristicha):*

Seligeria tristicha 5
Brachythecium rutabulum 4
Hylocomium triquetrum 4
Orthothecium intricatum 3
Eurynchium cirrhosum 3
Brachythecium Starkei 3
Hylocomium Oakesii 3
Mnium stellare 2
— *serratum* 2
Fissidens cristatus 2
Plagiothecium denticulatum 2
Rhynchostegium murale 2
Distichium capillaceum 1
Lophocolea spec. 1
Plagiochila asplenioides 1
Mnium rostratum 1
Eurynchium piliferum 1

(Exemple d'utilisation maximum du terrain! Le *Seligeria tristicha*, qui couvre plusieurs mètres carrés, est envahi par des algues: nostocacées et chroococcacées gélatineuses.)

3° Blocs et rochers de calcaire jurassique (pH = 7,6—7,9) sous les érables, Arête des Dentiaux de Naye (Vaud), 1500 m.; sur 1 m² *(Ptychodiaie):*

Ptychodium plicatum 5
Pseudoleskea radicosa 3
Camptothecium Geheebii 2
Radula complanata 2
Bryum capillare 1

4° Paroi de calcaire liasique subhumide dans la conisilve *(Picea),* Wolfsstritt sur Loèche-les-Bains, 1700 m. (avec *Ranunculus alpestris, Soldanella alpina, Viola biflora, Saxifraga oppositifolia, Selaginella spinulosa,* etc.); sur 5 m² *(Cténidiaie* avec *Ptychodium):*

Ctenidium molluscum 5
Ptychodium plicatum 4
Didymodon ruber fr. 3
Tortella tortuosa 3
Distichium capillaceum 3
Bryum ventricosum 3
Timmia bavarica 3
Cratoneuron sulcatum 3
Orthothecium rufescens 3
Fissidens cristatus 2
Schistidium apocarpum 2
Mnium orthorrhynchum 2
Hymenostylium curvirostre 2
Bryum pallens 2
Bartramia pomiformis 2
Chrysohypnum Halleri 2
— *chrysophyllum* 2
Hygroamblystegium filicinum 2
Hygrohypnum palustre 2
Scapania aequiloba 2
Distichium inclinatum 1
Diobelon squarrosus 1
Didymodon giganteus 1
Drepanium Sauteri 1
Drepanocladus uncinatus 1
Ctenidium procerrimum 1
Encalypta ciliata 1
Myurella julacea 1

5° Paroi de schiste calcaire, mouillé par la poussière d'eau (alcaline) des cascades dans la Triftschlucht près Zermatt (Valais), 1700 m., avec *Viola lutea, Saxifraga aizoides,* etc., dans la conisilve *(Larix, Picea):*

Cratoneuron commutatum
— *falcatum*
Hygroamblystegium filicinum
Philonotis fontana
Bryum ventricosum
— *appendiculatum*
— *pallens speciosum*
Distichium capillaceum
Distichium inclinatum
Timmia austriaca
— *bavarica*
Barbula reflexa v. *brevifolia*
Entodon orthocarpus
Cirriphyllum cirrhosum
Orthothecium rufescens
Fegatella conica

6° Paroi de grès de Taveyannaz (flysch), dans la forêt mixte *(Fagus Picea)*, Pont de Nant (Vaud), 1200 m.; sur 1 m² *(Séligeriaie* avec *Streblotrichum paludosum):*

Seligeria tristicha 5
Ctenidium molluscum 4
Orthothecium rufescens 3
Streblotrichum paludosum 2
Tortella tortuosa 1
Lejeunea calcarea 1
Cephalozia spec. 1

7° Grès du flysch, ferrugineux, forêt mixte dans le ravin de la Vièze sous Champéry, 1000 m.; sur 3 m² *(Thamniaie-Orthothéciaie):*

Thamnium alopecurum 5
Orthothecium rufescens 5
Plagiochila asplenioides 4
Fissidens cristatus polysetus 3
Bryum pallens 3
Plagiopus Oederi 3
Mnium undulatum 3
Polytrichum formosum 3
Hylocomium splendens 3
— *triquetrum* 3
Gymnostomum rupestre 2
Tortella tortuosa 2
Didymodon rubellus 2
Encalypta streptocarpa 2
Homalothecium sericeum 2
Ctenidium molluscum 2
Mnium serratum 2
Fissidens pusillus 1
Mnium punctatum 1
— *lycopodioides* 1
Thuidium tamariscinum 1
Eurynchium Swartzii 1
— *striatum* 1
Hypnum purum 1
Seligeria recurvata 1
Mnium rostratum 1
Stylostegium caespiticium 1

8° Même localité, cavité sous les blocs *(Mniaie-Plagiochilaie):*

Mnium serratum 3
Plagiochila asplenioides 3
Fegatella conica 3
Fissidens cristatus 2
Orthothecium intricatum 2
Distichium capillaceum 1
Encalypta streptocarpa 1
Mnium hymenophylloides 1
Amblystegium Sprucei 1
Ctenidium molluscum 1

Caractéristiques pour les grès du flysch ombragés et subhumides, sont: *Seligeria recurvata* et, dans la zone alpine, *Dicranoweisia compacta.*

Roches achaliciques: *Zone subalpine:*

1° Paroi de gneiss subhumide dans la conisilve *(Picea-Larix)*, Gorges Neyres au Salentin. 1200 m., avec *Saxifraga cuneifolia, Vaccinium Myrtillus, Melampyrum* spec.; sur 5 m² *(Amphidiaie* avec *Blindia):*

Amphidium Mougeotii 5
Bartramia Halleriana 4
Blindia acuta 3
Cynodontium polycarpum 2
Dicranum scoparium 2
Rhacomitrium protensum 2
Schistidium apocarpum 2
Drepanium cupressiforme 2
Bryum capillare 1
Polytrichum alpinum 1
Frullania tamarisci 1
Pohlia nutans 1

2° Même localité, vers 1400 m.; 2 m² *(Isothéciaie):*

Isothecium robustum 2 × 5
Dryptodon patens 4
Dicranum longifolium 3
Hylocomium splendens 2
Dicranum scoparium 1
Pterygynandrum 1
Dicranoweisia crispula 1

B. Cremnée découverte. — Zones inférieure et moyenne:

Roches calcaires:

1° Grès tertiaire sec, à Savuy, Lavaux, 450 m.; sur 5 m² *(Tortellaie* avec *Encalypta streptocarpa):*

Tortella inclinata 2 × 5
Schistidium apocarpum 5
Ditrichum flexicaule 5
Fissidens cristatus 4
Encalypta streptocarpa 4
Drepanium cupressiforme 4
Bryum argenteum 3
Tortula muralis 2
Syntrichia inermis 2
Chrysohypnum protensum 2
Syntrichia subulata 1
Tortella tortuosa 1
Barbula reflexa 1
Grimmia orbicularis 1
Bryum caespiticium 1
Chrysohypnum chrysophyllum 1
Ctenidium molluscum 1
Aloina ambigua 1
Cladonia spec. 1

2° Rochers de poudingue tertiaire, à ciment calcaire, dans les vignes, Chexbres-Rivaz (Lavaux), 500 m. (avec *Ceterach)* (contient 1,3 % $CaCO_3$ décomposable par les acides organiques); sur 5 m² *(Anomodontaie* et *Syntrichiaie):*

Anomodon viticulosus 5
Schistidium apocarpum 5
Syntrichia montana calva 5
Orthotrichum anomalum 5
Grimmia orbicularis 4
Syntrichia ruralis 3
Gymnostomum calcareum 3
Homalothecium fallax 3
Syntrichia alpina inermis 2
Tortella tortuosa 2
Orthotrichum cupulatum 2
Dialytrichia Brebissonii 2
Bryum capillare 2
Eurynchium crassinervium 2
Trichostomum crispulum 1
— *mutabile* 1
Rhynchostegiella tenella 1
Bryum gemmiparum 1
— *Kunzei* fo. 1
Weisia cripata 1
— *viridula* 1
Hymenostomum tortile 1
Aloina rigida 1
Pottia lanceolata 1

3° Calcaire néocomien très sec., Entreroches (Vaud), 450—500 m. *(Bryaie* à *B. torquescens*, avec *Encalypta vulgaris):*

Bryum torquescens 4
Encalypta vulgaris 2
Funaria calcarea 2
Grimmia orbicularis 1

4° Gneiss arrosé par de l'eau alcaline, sous la cascade de Pissechèvre, près Lavey-les-Bains, 500 m.; sur 1 m² *(Rhychostégiaie Cratoneuraie):*

Rynchostegium rusciforme 5
Hypnum commutato-virescens 5
Philonotis fontana 4
Bryum Schleicheri 2 (erratique)
Rhynchostegiella Teesdalei 3

Roches achaliciques:

1° Porphyre, au Pas de la Crottaz, près Evionnaz (Valais), 450—500 m.; sur 2 m² *(Ptérogoniaie):*

Pterogonium gracile 4
Tortella tortuosa 3
Drepanium cupressiforme 3
Rhytidium 2
Frullania tamarisci 2
Grimmia leucophaea 1

2° Gneiss moutonné, très sec, Cadolas sur Evionnaz (Valais), 600 m.; sur 2 m² *(Grimmiaie* à *G. ommutata):*

Grimmia commutata 5
Hedwigia 3
Syntrichia montana 3
Leucodon 2

3° Gneiss ferrugineux et porphyre très secs, sur Bovernier (Valais), 800 à 1000 m.; sur 2 m² *(Grimmiaie):*

Grimmia commutata 5
Drepanium cupressiforme 4
Leucodon 4
Pteryggynandrum filiforme 4
Homalothecium sericeum 3
Grimmia leucophaea 3
Orthotrichum anomalum 3
Grimmia tergestina 1
Orthotrichum rupestre 1
Pterogonium gracile 1

Roches calcaires: *Zones subalpine et alpine:*

1° Bloc calcaire éboulé, sec, dans une clairière, Loèche-les-Bains, 1260 m.; sur 1 m² *(Anomodontaie):*

Anomodon longifolius 5
Syntrichia ruralis 4
Schistidium gracile 4
Bryum capillare 3
Distichium capillaceum 2
Drepanocladus uncinatus 2
Chrysohypnum chrysophyllum 1
Mnium orthorrhynchum 1
Seligeria recurvata 1
Cladonia spec.
Sticta spec.

2° Schiste calcaire, Majingalp, sur Loèche, 1500 m. *(Homalothéciaie* avec *Drepanium fastigiatum):*

Homalothecium sericeum 5
Drepanium fastigiatum 4
Hylocomium Schreberi 3
— *splendens* 2
Distichium capillaceum 2
Syntrichia ruralis 2
Timmia bavarica 2
Drepanocladus uncinatus 1

3° Schiste calcaire, creux à neige, exposition N., Majingalp sur Loèche, 1800 m.; sur 2 m² *(Cratoneuraie* avec *Bryum Schleicheri):*

Cratoneuron falcatum 5
Bryum Schleicheri 4
Stylostegium caespiticium 3
Cratoneuron subsulcatum 3
— *filicinum* 3
Sauteria alpina 3
Didymodon ruber 2
Distichum capillaceum 1
Tortella tortuosa 1
Encalypta streptocarpa 1
Mniobryum albicans 1
Bryum pallens 1
Timmia norvegica 1

4° Calcaire liasique, Baume dans la paroi N. du Sex des Pares-es-Fées (Vaud), 1750 m.; sur 2 m² *(Brachythéciaie* et *Thamniaie):*

Brachythecium salebrosum 5
Thamnium var. *pendulum* 5
Neckera crispa 5
Anomodon viticulosus 5
Seligeria tristicha 5
Eurynchium diversifolium fo. 4
Hymenostylium 2
Distichium capillaceum 1
Mnium orthorrhynchum 1
Plagiopus 1
Timmia bavarica 1
Orthothecium intricatum 1
Amblystegium Sprucei 1
Fegatella conica 1
Mnium rostratum 1
Encalypta contorta 1
Ctenidium molluscum 1
Hypnum incurvatum 1
Plagiochila asplenioides 1
Lophozia spec. 1

5° Bloc calcaire herbeux, sec, dans le pâturage, Torrentalp sur Loèche, 1800 m. (avec *Saxifraga Aizoon*, *S. cuneifolia*, *Botrychium Lunaria*, *Poa vivipara*, *Sempervivum arachnoideum*, *Sedum atratum*, etc.) sur 1 m² *(Hylocomiaie):*

Hylocomium splendens 5
Distichum capillaceum 4
Pohlia cruda 4
Myurella julacea 4
Homalothecium sericeum 3
Pseudoleskea catanulata 3
Timmia bavarica 3
Mnium serratum 2
Encalypta ciliata 1

6° Paroi calcaire fraîche, exposition N-W., Chasseron (Jura), 1600 m.; sur 10 m²:

Distichium inclinatum
— *capillaceum*
Ditrichum flexicaule
Streblotrichum convolutum fo.
Didymodon rubellus
— *rigidulus*
Tortella tortuosa
Grimmia anodon
Orthotrichum juranum
Encalypta rhabdocarpa
— *commutata*
— *streptocarpa*
— *longicolla*
Plagiobryum julaceum
Pohlia cruda
Mniobryum albicans
Bryum fallax
Mnium orthorrhynchum
Plagiopus
Timmia comata
Neckera jurassica
Homalothecium sericeum
Entodon orthocarpus
Myurella julacea
Pseudoleskea catenulata
Camptothecium lutescens
Eurynchium crassinervium
— *striatulum alpinum*
Ctenidium procerrimum
Rhytidium
Plagiochila aspera
Lophocolea minor
Reboulia hemispherica
Preissia commutata
Hagenia ciliaris

7° Grès de Taveyannaz, paroi suintante, La Barmaz, sur Anzeindaz (Vaud), 2000 m.; sur 2 m² *(Hyménostyliaie* et *Séligeriaie):*

Hymenostylium var. *scabrum* 5
Seligeria tristicha 5
Orthothecium rufescens 4
Cratoneuron filicinum 3
Distichium inclinatum 2
Pohlia spec. 1
Bryum compactum 1
— *appendiculatum* 1
Mniobryum albicans 1
Amblyodon 1
Molendoa Sendtneriana 1

8° Petits bancs de schiste calcaire dans la prairie alpine, Tour d'Anzeindaz (Vaud), 2150 m., sur 2 m² *(Philonotaie* et *Ptychodiaie):*

Philonotis tomentella 5
Cratoneurum subsulcatum 5
Ptychodium plicatum 5
Drepanocladus uncinatus 4
Dicranum elongatum 3
Distichium capillaceum 3
Orthothecium rufescens 3
— *chryseum* 3
Entodon orthocarpus 3
Hypnum protensum 3
Hylocomium Oakesii 3
Pogonatum alpinum 3
Polytrichum septentrionale 2
Timmia bavarica 2
Streblotrichum paludosum 2
Meesea alpina 2

Mnium orthorrhynchum 2
Dichodontium pellucidum 2
Pohlia cruda 1
Plagiopus 1
Orthothecium intricatum 1
Encalypta commutata 1
Bryum ventricosum 1
Myurella julacea 1

Dans les fentes et crevasses des lappiés (calcaire à *Lithothamnium)* (1800 m.), H. Müller (1921) indique: *Rhacomitrium canescens, Tortella tortuosa, Pseudoleskea filamentosa, Ctenidium molluscum, Fissidens decipiens, Mnium rostratum, Schistidium apocarpum, Ptychodium plicatum, Distichium capillaceum, Scapania aequiloba, Plagiochila asplenioides, Fegatelalla conica.*

Roches achaliciques:

1° Blocs de schiste ferrugineux (avec magnétite), et porphyre entre Bovernier et Chemin (Valais), 600—1000 m.; sur 8 m² *(Grimmiaie):*

Grimmia commutata 5
— *leucophaea* 3
— *tergestina* 1
— *tergestinoides* 1
Orthotrichum anomalum 3
— *rupestre* 1
Homalothecium sericeum 4
Leucodon sciuroides 4
Pterygynandrum filiforme 4
Pterogonium gracile 3
Drepanium cupressiforme 4

Ces rochers et ces blocs dans la zone inférieure ont une florule moins calcifuge que ceux situés plus haut, grâce au colmatage éolien par la poussière calcaire, dont la quantité paraît diminuer rapidement avec l'altitude. Il paraît y avoir, pour cette poussière, une sédimentation rapide dans les couches inférieures de l'atmosphère.

2° Granit et protogine souvent mouillés, à la Handeck (Berne), 1450 m.:

Dryptodon patens
— *Hartmani*
Rhacomitrium protensum
— *affine*
— *fasciculare*
— *sudeticum*
— *heterostichum*
Andreaea crassinervia
— *Rothii*
Grimmia alpestris
Bryum Mühlenbeckii
— *ventricosum*
— *neodamense* var.
Jungermannia polita
Scapania dentata
— *uliginosa*
— *undulata*
Marsupella erythrorrhiza

3° Schistes très secs près Fionnay (Valais), 1400 m. (avec *Sempervivum arachnoideum, Asplenium septentrionale, Saxifraga Aizoon*, etc.); sur 2 m² *(Homalothéciaie* avec *Rhacomitrium* sp.):

Homalothecium sericeum 2 × 5
Rhacomitrium spec. 5
Syntrichia montana 4
Pterygynandrum filiforme 4
Schistidium apocarpum 3
Dicranoweisia crispula 3
Pseudoleskea filamentosa 3
Drepanocladus uncinatus 3
Polytrichum piliferum 3
Orthotrichum rupestre 2
Lesquereuxia saxicola 2
Leucodon sciuroides 2
Tortella tortuosa 1
Hedwigia ciliata 1
Orthotrichum anomalum 1

4° Gneiss humecté par de l'eau à réaction alcaline, Wolfsgrube près Saas-Fee, 1950 m.; sur 5 m² *(Distichiaie* et *Catoscopiaie):*

Distichum capillaceum 4
Bryum ventricosum 4
Cinclidium stygium 4
Mnium affine 4
Catascopium nigritum 4
Chrysohypnum protensum 4
Ditrichum flexicaule 3
Blindia acuta 3
Timmia bavarica 3
Philonotis fontana 3
Drepanocladus uncinatus 3
Orthothecium rufescens 3
— *chryseum* 3
Hygrohypnum palustre 3
Cynodontium strumiferum 2
Cratoneuron sulcatum 2
Mnium orthorrhynchum 1
Mniobryum albicans 1
Brachythecium trachypodium 1
Drepanium Bambergeri 1
Encalypta ciliata 1
Leptobryum 1

5° Gneiss mouillé, roches moutonnées, Barberine, 1800—1900 m., avec *Pinguicula alpina, Saxifraga aizoides, Lycopodium alpinum, Alnus glutinosa, Rhododendron,* pH = 6,6—6,2 sur 2 m² *(Rhacomitriaie* à *R. aciculare,* avec *Bryum Muehlenbeckii):*

Rhacomitrium aciculare 5
Bryum Muehlenbeckii 5
Cynodontium virescens 4
Blindia acuta 3
Bryum ventricosum 3
Scapania aquatica 3
Ctenidium subplumiferum 1

6° Gneiss sec, ravin du Findelenbach, près Zermatt (Valais), 1700 m.; sur 1 m² *(Dicranoweisiaie):*

Dicranoweisia crispula 2 × 5
Pterygynandrum filiforme 4
Tortella tortuosa 4
Schistidium apocarpum 3
Grimmia elatior 2
Dicranum longifolium 2
— *scoparium* 1
Syntrichia montana 1

7° Gneiss ferrugineux, Sorniot sur Fully (Valais), 2000 m., paroi exposée au N. (avec *Vaccinium uliginosum, Rhododendron ferrugineum, Lycopodium Selago,* etc.); sur 5 m²:

Andreaea petrophila
Dicranoweisia crispula
Dicranum Starkei
— *falcatum*
— *albicans*
— *congestum*
Cynodontium strumiferum
Gymnostomum rupestre
Distichium capillaceum
— *inclinatum*
Blindia acuta
Tortella tortuosa
— *fragilis*
Dichodontium pellucidum
Fissidens cristatus
Didymodon alpigenus
Dryptodon patens
Dryptodon atratus
Rhacomitrium lanuginosum
— *heterostichum*
— *sudeticum*
Schistidium confertum
Amphidium Mougeotii
— *lapponicum*
Grimmia alpestris
— *unicolor*
Mielichhoferia elongata
Pohlia cruda
Mnium orthorrhynchum
Bartramia ithyphylla
Timmia bavarica
Polytrichum alpinum
Orthothecium intricatum
Pterygynandrum filiforme

Pseudoleskea radicosa
Brachythecium plumosum
Cratoneuron sulcatum
Hylocomium Oakesii
Rhytidium

L'association sidérophile: *Mielichhoferia*, *Dryptodon atratus*, *Grimmia unicolor*, *Amphidium lapponicum*, est caractéristique.

8° Gneiss à Fully-Sorniot (Valais), 2100 m., rocher sec, exposition Est, recouvert d'humus à réaction neutre (pH = 6,9—7,1): sur 5 m² *(Dicranaie):*

Cynodontium polycarpum
Dicranum Blyttii
— *albicans*
— *scoparium*
Orthotrichum Killiasii
Grimmia funalis
— *alpestris*
Pohlia acuminata
— *cruda*
— *nutans*
Hylocomium Oakesii
— *splendens*
Antitrichia
Heterocladium squarrosum
Desmatodon latifolius
Dryptodon patens
Polytrichum juniperinum
— *alpinum*
Pterygynandrum filiforme
Rhacomitrium lanuginosum
Isothecium robustum
Georgia pellucida
Tortella tortuosa
Rhytidium
Lesquereuxia saxicola

9° *Schiste ferrugineux*, Alpe de la Vardette sur Fully (Valais), 2050 m.; sur 1 m² *(Mielichhoferiaie* avec *Grimmia unicolor):*

Mielichhoferia elongata 4
Grimmia unicolor 2
Gymnostomum rupestre 1
Hymenostylium 1
Isopterygium elegans 1

10° Rochers de gneiss très secs, La Forclaz sur Martigny, 1550 m., dans forêt: épicea, mélèze, *Alnus viridis*, *Cytisus alpinus*, avec *Asplenium septentrionale*, *Polypodium Robertianum*, *Saxifraga aizoides* pH=6,6—6,0; sur 2 m² *(Ptérygynandraie):*

Pterygynandrum filiforme 5
Homalothecium sericeum 5
Drepanium cupressiforme 3
Syntrichia ruralis 3
Orthotrichum rupestre 3
Drepanium cupressiforme v. *filiforme*
Pohlia cruda
Tortella tortuosa
Bartramia ithyphylla
Thuidium abietinum
Schistidium apocarpum
Encalypta streptocarpa
Hedwigia albicans
Isothecium myurum
Grimmia elongata

Cremnée pariéto-culminale

La florule des mousses des sommets, des calcaires surtout, comprend de nombreuses espèces hygrophiles et parfois même sciaphiles, un certain nombre de silvicoles qui retrouvent, dans cette station très abritée, des conditions favorables, leur permettant d'atteindre de hautes altitudes.

Sur les roches achaliciques, gneiss, granit et autres, ces sociétés sont beaucoup plus pauvres en espèces et la végétation est moins dé-

veloppée, vu le défaut d'humidité et surtout d'humus: les pleurocarpes y sont rares ou y font défaut.

Voici quelques relevés de ces sociétés pariéto-culminales, qui forment, sur la couche ordinairement épaisse d'humus, une végétation de chasmophytes souvent très développée.

1° Rigi-Kulm, 1800 m., paroi N., poudingue tertiaire calcaire; sur 3 m²:

Barbula rufa var. *pseudogigantea*
— *gigantea*
— *reflexa*
Schistidium atrofuscum
Bryum helveticum
— *Schleicheri*
Hygroamblystegium filicinum
— *curvicaule*
Campylium Halleri
Drepanium Bambergeri
Ctenidium procerrimum

2° Rochers de Naye (Vaud), 2045 m., paroi N.-W., calcaire jurassique; sur 5 m²:

Fissidens cristatus
Distichium capillaceum
Ditrichum flexicaule
Barbula gigantea
Tortella tortuosa
Rhacomitrium lanuginosum
Bryum helveticum
— *capillare*
Catoscopium
Bartramia Halleriana
Plagiopus
Timmia bavarica
Thuidium recognitum
Homalothecium sericeum
— *Philippeanum*
Antitrichia
Entodon orthocarpus
Orthothecium rufescens
— *intricatum*
Ptychodium plicatum
Eurynchium cirrhosum
Isopterygium pulchellum
Amblystegium Sprucei
Hygroamblystegium filicinum
Campylium Halleri
Drepanium fastigiatum
— *callichroum*
— *cupressiforme*
— *Vaucheri*
— *Bambergeri*
Ctenidium molluscum
— *procerrimum*
Ptilium
Drepanocladus uncinatus
Hypnum cuspidatum
Hylocomium splendens
— *triquetrum*
— *Oakesii*
Rhytidium

3° Dent de Valère (Valais), 2250 m., grès du flysch *(Ptychodiaie* et *Distichiaie):*

Distichium capillaceum
Encalypta commutata
Plagiopus
Meesea uliginosa
Philonotis tomentella
Orthothecium chryseum
Ptychodium plicatum
Eurynchium cirrhosum
Drepanocladus uncinatus
Drepanium cupressiforme
Ctenidium procerrimum
Drepanium Bambergeri
Rhytidium

4° Croix de Fer (Valais), 2340 m., calcaire liasique; sur 3 m² *(Distichiaie):*

Distichium capillaceum 5
Chrysohypnum chrysophyllum 4
Drepanium hamulosum 4
Thuidium abietinum 3

Entodon orthocarpus 3
Hylocomium triquetrum 3
Rhytidium 3
Thuidium recognitum 2
Myurella julacea 1

5° Gneiss et quartzites recouverts d'humus, Gd. St-Bernard, 2500 m., exposition N.; sur 1 m² *(Dicranaie):*

Dicranum congestum 5
— *neglectum* 5
— *Starkii* 5
Polytrichum juniperinum 3
Drepanocladus uncinatus 2
Heterocladium squarrosum 1
Lophozia barbata 1
Pohlia spec. 1
Bartramia ithyphylla 1

Plaque de gneiss humide, même localité, à 2600 m.; sur 1 m² *(Dryptodontaie-Andréaie):*

Dryptodon patens 5
Andreaea nivalis 4
— *falcata* 4
Bryum Mühlenbeckii 3
Grimmia caespiticia 2
— *unicolor* 2
— *torquata* 1

6° Chenalette du Grand St-Bernard, 2889 m., gneiss; sur 3 m² *(Dicranoweisiaie-Grimmiaie):*

Dicranoweisia crispula
Dicranum albicans
Syntrichia montana
Schistidium confertum
Rhacomitrium lanuginosum
— *sudeticum*
Grimmia funalis
— *contorta*
— *alpestris*
— *caespiticia*
— *incurva*
Orthotrichum Killiasii

Cremnée littorale et ripariale

Les blocs et rochers des lacs et des grands cours d'eau de notre pays présentent des sociétés de mousses particulières, dont voici quelques exemples. Ces peuplements comprennent un certain nombre de biomorphoses (ordinairement stériles) dues aux conditions spéciales de cette catégorie de stations, et que j'ai désignées sous le nom, d'*actémorphoses* (Amann 1922).

Les espèces composantes de ces sociétés sont en majorité des xérophiles; les hygrophiles y sont en minorité, et les hydrophiles très peu représentées: malgré l'humidité apparente et le voisinage immédiat de l'eau, ces stations sont exposées, en effet, à des périodes de sécheresse prolongées.

(Les actémorphoses sont désignées par *)

1° Léman, banc de poudingue et de grès, près Rivaz, 375 m., dans les fentes et anfractuosités; sur 2 m² *(Hyophilaie-Bryaie* à *B. gemmiparum):*

Hyophila riparia 5
Bryum gemmiparum 4
Schistidium apocarpum 2
Trichostomum crispulum 2
Anomodon attenuatus 2
Eurynchium crassinervium 2
Dialytrichia Brebissoni 1
Syntrichia montana 1

Bryum caespiticium * 1
— *capillare* * 1
— *argenteum* 1
Pseudoleskeella catenulata 1
Homalothecium sericeum 1

2° Même localité, gros blocs de poudingue dans le lac, 0 à 3 m. au-dessus du niveau moyen de l'eau; sur 2 m²:

a) Face nord *(Tortellaie-Cténidiaie):*

Tortella tortuosa * 5
Ctenidium molluscum 5
Schistidium apocarpum 4
Drepanium cupressiforme 4
Mnium rostratum 3
Trichostomum crispulum 2
Syntrichia montana 2
Hyophila riparia 2
Bryum capillare * 2
— *gemmiparum* 2
Leptodon Smithii 2
Fissidens spec. 1
Bryum caespiticium * 1
Camptothecium lutescens 1
Eurynchium praelongum 1
Hygrohypnum palustre 1
Scapania spec. 1

b) Face sud *(Grimmiaie):*

Grimmia tergestinoides 5
Syntrichia montana 4
Schistidium apocarpum 4

c) Surface horizontale *(Dialytrichiaie):*

Dialytrichia 4
Schistidium apocarpum 2
Anomodon viticulosus 2
Drepanium cupuressiforme 2
Neckera Besseri 1
Eurynchium crassinervium 1
Rhynchostegium murale 1

A ces espèces, il faut ajouter les suivantes, observées dans d'autres localités voisines:

Cinclidotus riparius var. *Lorentzii* *
Trichostomum littorale *
Hymenostylium var. *cataractarum*
Didymodon tophaceus var. *riparius* *
Rhynchostegiella curviseta var. *littoralis* *
Fissidens crassipes var. *lacustris* *
Thamnium alopecurum
Hygroamblystegium fluviatile

3° Roches aux mouettes dans le lac, émergeant de 0 à 1 m. environ; sur 1 m² *(Bryaie* à *B. gemmiparum*, avec *Hyophila):*

Bryum gemmiparum 5
Schistidium apocarpum 5
Hygrohypnum palustre 5
Orthotrichum anomalum 4
Syntrichia ruralis * 3
Hygroamblystegium irriguum 3
Hyophila 2
Didymodon rubellus * 2
Bryum argenteum * 2
Cinclidotus fontinaloides 1
Orthotrichum nudum 1
Bryum ventricosum * 1

(Comme je l'ai déjà remarqué, la présence du *Bryum gemmiparum* paraît dépendre du guano déposé par les mouettes).

Le relevé suivant est un exemple des sociétés très complexes et très développées habitant les rochers et les blocs au bord des torrents, dans la zone subalpine.

Saas-Fee, 1795 m., Rochers de schistes mouillés au bord de la Viège (eau à réaction alcaline); sur 3 m² *(Plagiopodaie-Brachythéciaie):*

Plagiopus 5
Brachythecium trachypodium 4
Bryum ventricosum 3
— *capillare* 3
Hygrohypnum palustre 3
Didymodon alpigenus 2
Gymnostomum rupestre 2
Orthotrichum alpestre 2
Mnium orthorrhynchum 2
Climacium 2
Eurynchium piliferum 2
— *cirrhosum* 2
Brachythecium salebrosum 2
Rhynchostegium rusciforme 2
Hygroamblystegium filicinum 2
Diobelon squarrosum 1
Distichium capillaceum 1
Orthotrichum rupestre 1
Mniobryum albicans 1
Encalypta ciliata 1
Pseudoleskea spec. 1
Myurella julacea 1
Cratoneurum commutatum 1
— *sulcatum* 1
Grimmia torquata 1
Philonotis fontana 1
Orthothecium intricatum 1
Plagiothecium denticulatum 1
Pellia Fabbroniana 1

Cremnée erratique des zones inférieures

Les blocs erratiques présentent, eux aussi, des sociétés de mousses particulières et fort intéressantes. Il y a lieu, à ce sujet de distinguer:

1° les erratiques achaliciques sur les terrains et formations achaliciques. Les sociétés muscinales de ces blocs ne diffèrent pas de celles des roches en place.

2° Il en est de même pour les blocs calcaires sur les terrains calcaires.

3° La végétation des blocs erratiques achaliciques (siliceux) sur les terrains et formations calcaires, par contre, diffère notablement de celle des roches calcaires: les sociétés propres à ces erratiques sont *primo visu* tout à fait différentes.

4° Il en est de même pour les blocs erratiques calcaires sur les terrains plus ou moins achaliciques.

C'est surtout pour les lithophytes que ces différences sont accusées, tandis qu'elles le sont moins pour les chasmophytes: l'humus recouvrant le roc pouvant être un substrat achalicique à réaction neutre ou même parfois acide aussi bien sur le roc calcaire que sur l'achalicique.

Pour les blocs achaliciques sujets, par leur situation et leurs dimensions, à recevoir des apports calcaires par l'eau ruisselante ou autrement, il est naturel que les sociétés qui les habitent se composent d'espèces calcicoles ou indifférentes.

Exemples:

a) Orsières, 890 m., bloc erratique de protogine, partiellement immergé dans la Dranse (eau à réaction alcaline). Sur 1 m² *(Hygrohypnaie-Cinclidotaie):*

Hygrohypnum palustre sphaericarpon 5
Cinclidotus fontinaloides 5
Barbula spadicea 3
Didymodon rubellus 2
Barbula reflexa brevifolia 2
Schistidium rivulare 2
Orthotrichum nudum 2
Distichium inclinatum 1
Ditrichum flexicaule 1
Syntrichia montana 1
Rhynchostegium murale 1

b) Même localité, bloc de protogine éloigné de la Dranse; sur 1 m² *(Syntrichiaie-Hedwigiaie):*

Syntrichia ruralis 5
Rhacomitrium sudeticum 5
Hedwigia ciliata 5
Leucodon 4
Drepanium cupressiforme 3
Brachythecium populeum 2
Syntrichia papillosa 4

Les deux relevés suivants illustrent bien, eux aussi, les différences que présentent les sociétés de mousses suivant la nature du roc.

1° Forêt de Chenaulaz sur Lausanne (Jorat), 600 m. (molasse marine et forêt mixte):

a) Bloc erratique de quartzite, sur 2 m² *(Isothéciaie):*

Isothecium myurum 5
Ctenidium molluscum 4
Schistidium apocarpum 3
Drepanium cupressiforme 2
Eurynchium striatum 2
Plagiochila asplenioides 2
Mnium cuspidatum 1
Homalia trichomanoides 1
Thuidium tamariscinum 1
Frullania dilatata 1
Dicranum longifolium 1
— *fulvum* 1

b) Bloc erratique, calcaire liasique, sur 2 m² *(Homomalliaie):*

Hypnum incurvatum 4
Schistidium apocarpum 3
Mnium cuspidatum 2
Neckera complanata 2
Anomodon attenuatus 2
— *viticulosus* 2
Drepanium cupressiforme 2
Thuidium tamariscinum 1
Brachythecium populeum 1
Pseudoleskeella catenulata 1
Radula complanata 1

Voici encore les relevés pour deux blocs erratiques, à peu près de même dimension (1 m³ environ hors du sol), placés à 5 m. de distance l'un de l'autre, dans des conditions stationnelles paraissant identiques:

Vallon du Talent (Jorat), 700 m., dans la forêt mixte; sur 1 m²:

a) Poudingue tertiaire à ciment calcaire *(Tortellaie-Cténidiaie):*

Tortella tortuosa 4
Schistidium apocarpum 4
Ctenidium molluscum 4
Dicranum scoparium 2
Hylocomium splendens 2
Trichostomum viridulum 1
Encalypta streptocarpa 1
Drepanium cupressiforme 2

b) Quartzite *(Dryptodontaie-Drépaniaie):*

Dryptodon patens 5
Drepanium cupressiforme 5
Dicranum scoparium 4
Antitrichia curtipendula 2
Plagiochila asplenioides 1
Mnium undulatum 1
Sticta spec. 1

Les quelques exemplaires restant actuellemenet de la belle moraine glacière de Colombey près Monthey, m'ont fourni les relevés suivants (1922):

Pierre à Muguet (protogine), dans la forêt de châtaigners, face ouest ombragée; sur 3 m² *(Isothéciaie-Drépaniaie):*

Isothecium myurum 5
Drepanium cupressiforme 5
Frullania tamarisci 5
Dicranum fulvellum 4
Homalothecium sericeum 3
Schistidium apocarpum 2
Bryum capillare 2
Radula complanata 2
Sticta spec. 2
Pterygynandrum filiforme 2
Brachythecium populeum 1
Plagiochila interrupta 1
Frullania dilatata 1
Dicranum scoparium 1
Tortella tortuosa 1
Dryptodon patens 1

et sur le faîte très sec *(Hedwigiaie):*

Hedwigia 4
Leucodon 1

Pierre à Dzo (protogine), même localité, station ouverte et plus sèche; sur 3 m²:

a) paroi verticale du bloc supérieur *(Drépaniaie* avec *Dryptodon):*

Drepanium cupressiforme 5
Schistidium apocarpum 4
Dryptodon patens 3
Radula complanata 3
Grimmia elongata 1

b) sur le bloc de base, près du sol (eaux ruisselantes à réaction alcaline) *(Drépaniaie* avec *Anomodon):*

Drepanium cupressiforme 5
Anomodon attenuatus 3
— *viticulosus* 3
Homalothecium sericeum 2
Dicranum scoparium 1
Totella tortuosa 1
Bryum capillare 1
Mnium cuspidatum 1
Sticta spec. 1
Brachythecium populeum 1
Ctenidium molluscum 1

Bloc de gneiss à proximité, face sud ombragée; sur 1 m² *(Dryptodontaie-Dicranaie):*

Dicranum fulvum 4
Dryptodon patens 4
Radula complanata 3
Homalothecium sericeum 3
Hedwigia ciliata 2
Drepanium cupressiforme 2
Grimmia Muehlenbeckii 1
Cladonia et *Sticta* spec.

Un relevé qualitatif fait vingt ans plus tôt, alors que ces erratiques étaient encore nombreux, comprenait, en outre, les espèces suivantes, qui, aujourd'hui, semblent avoir disparu: *Dicranum longifolium, Dryptodon Hartmani, Grimmia obtusa, G. decipiens, Ulota americana, Orthotrichum rupestre, Neckera complanata, Antitrichia, Isothecium myurum,* etc.

Les blocs erratiques calcaires sont, chez nous, beaucoup plus rares que les siliceux. Voici deux relevés faits sur ces blocs:

1° Calcaire urgonien erratique, Parc de l'Hôtel des Bains, Lavey, 400 m., forêt de pins; sur 1 m² *(Homalothéciaie-Leskeellaie):*

Homalothecium sericeum 5
Leskeella catenulata 5
Tortella tortuosa 4
Anomodon viticulosus 2
Hypnum incurvatum 2
Schistidium apocarpum 1
Leucodon 1
Drepanium cupressiforme 1
Neckera complanata 1
Ctenidium molluscum 1

2° Calcaire jurassique ombragé, sur Grandvaux (Vaud), 500 m., dans le taillis; sur 5 m² *(Tortellaie-Ctenidiaie):*

Tortella tortuosa 5
Ctenidium molluscum 5
Eurynchium Vaucheri 4
Drepanium cupressiforme 4
Homalothecium fallax 3
Anomodon viticulosus 3
Hylocomium splendens 3 (faîte)
Schistidium apocarpum 2
Encalypta streptocarpa 2
Neckera complanata 2
— *crispa* 2
Camptothecium lutescens 2
Plagiochila asplenioides 2
Madotheca platyphylla 2
Fissidens cristatus 1
Syntrichia ruralis 1
Bryum capillare 1
Mnium cuspidatum 1
Anomodon attenuatus 1
Thuidium abietinum 1 (faîte)
Entodon orthocarpus 1
Eurynchium striatulum 1
Hylocomium triquetrum 1 (faîte)
Seligeria pusilla 1
Pseudoleskeella catenulata 1
Brachythecium rutabulum 1
Metzgeria pubescens 1

La florule bryologique des blocs erratiques du Jura a été fort bien étudiée par C. Meylan (1912). Cet auteur indique comme ne se trouvant que sur les erratiques, dans le Jura, les espèces suivantes:

Dicranoweisia crispula
Dicranum fulvum
— *viride* v. *robustum*
Blindia
Schistidium confertum
Grimmia alpestris
— *trichophylla*
Grimmia Muehlenbeckii
— *leucophaea*
— *decipiens*
— *ovata*
— *elatior*
Dryptodon patens
— *Hartmani*
Rhacomitrium heterostichum
— *affine*
Hedwigia
Ulota americana
Orthotrichum urnigerum
— *rupestre*
Platygyrium
Pterogonium gracile
Eurynchium velutinoides
Jamesoniella autumnalis
var. *subapicalis*
Pleuroschisma implexum
Frullania Jackii

Nous verrons, à propos des origines de la flore bryologique, ce qui concerne la présence, sur ces erratiques, d'éléments alpins, tels que *Dicranoweisia crispula, Blindia acuta, Grimmia alpestris*, etc.

Murs

Les *murs* peuvent être assimilés, pour ce qui concerne leurs peuplements de mousses, à la cremnée; dans les zones inférieures, où elle fait souvent défaut, ce sont eux qui représentent cette formation. Ils ont ainsi, pour la végétation muscinale, beaucoup plus d'importance que pour les phanérogames. Il suffit au bryologue d'un coup d'œil jeté sur les murs, pour se rendre compte, immédiatement, si le climat d'une contrée est favorable ou non au développement des mousses.

Les sociétés murales sont du reste souvent différentes de celles des rochers, malgré la similitude apparente des conditions écologiques générales.

La composition et le caractère des sociétés muscinales muricoles sont fort différents pour les différentes catégories de murs. A ce point de vue, il faut distinguer, en premier lieu, comme pour les rochers, les murs couverts par la forêt, les arbres, etc. et ceux découverts. L'exposition joue aussi un rôle considérable pour la composition de ces peuplements, qui sont en général fort différents sur les faces au nord et au midi, au levant et au couchant.

Les matériaux dont le mur est construit, pierre calcaire ou non calcaire, pierres sèches ou jointoyées au mortier ou au ciment, ont, naturellement, une importance très notable pour ces sociétés. Les murs de soutènement, dont une face seule est dégagée, tandis que l'autre est partiellement ou entièrement sous terre, ont, de même, des peuplements différents de ceux des murs de clôture, notablement plus secs, dont les deux faces sont exposées à l'air libre.

Un mur comprend du reste, plusieurs stations bien distinctes, où les facteurs écologiques principaux, humidité et lumière, ont des valeurs fort différentes. Ses faces, son faîte en général très sec, son pied dans le voisinage du sol, souvent plus humide, présentent des sociétés, de caractère en général xérophile et héliophile sur le faîte et la face méridionale, mésophotophile ou même sciaphile sur la face septentrionale, hydrophile au pied, etc.

Je dois renoncer à passer ici en revue tous les facteurs relatifs à cette formation, et me contenter de citer, à titre d'exemple, quelques relevés de sociétés muscinales caractéristiques.

1° Mur de soutènement en pierre sèche (poudingue calcaire), couvert par la hêtraie; Puidoux (Vaud), 550 m; sur 3 m² *(Anomodontaie-Eurynchiaie):*

Anomodon abbreviatus 5
Eurynchium Vaucheri 5
Drepanium cupressiforme 5
Eurynchium crassinervium 4
Ctenidium molluscum 4
Mnium stellare 3
Encalypta streptocarpa 2
Neckera complanata 2
Anomodon longifolius 2
Plagiochila asplenioides 2
Trichostomum mutabile 1
Schistidium apocarpum 1
Madotheca platyphylla 1

Cette société est identique à celle de la cremnée dans la hêtraie: végétation très abondante, défaut des acrocarpes.

2° Mur de soutènement en pierre sèche (calcaire), découvert, dans les vignes; Chexbres (Vaud), 500 m.; exposition S-W.; sur 3 m² *(Schistidiaie* avec *Neckera complanata):*

Schistidium apocarpum 5
Neckera complanata 3
Anomodon viticulosus 3
Homalothecium Philippeanum 3
Camptothecium lutescens 3
Eurynchium crassinervium 2

Campylium protensum 2
Tortula muralis 1
Tortella tortuosa 1
Orthotrichum anomalum 1
Eurynchium praelongum 1

Peuplement xérophile et photophile.

3° Mur de soutènement en pierre sèche (calcaire); vignoble du Mont-d'Or, près Sion, 450 m.; exposition S.; sur 5 m² *(Syntrichiaie):*

Ceratodon conicus
Pterygoneurum cavifolium
Tortula atrovirens
Crossidium squamiferum
Syntrichia montana
— *spuria*
Didymodon luridus
Aloina aloides
— *ambigua*
Grimmia anodon
— *orbicularis*
Schistidium brunnescens
Bryum argenteum
— *Kunzei*

Peuplement hyperxérophile et héliophile!

4° Mur de vigne en calcaire gypseux, sur Ollon (Vaud), 450 m.; sur 1 m² *(Encalyptaie à E. streptocarpa):*

Tortula muralis
Barbula revoluta
Gymnostomum calcareum
Encalypta streptocarpa
Tortella inclinata
Didymodon luridus

Ces mousses sont représentées par des formes gypsophiles, en coussinets serrés, compacts, incrustés de gypse; les feuilles avec des concrétions de gypse cristallisées à leur sommet. Facies xérophytique prononcé!

On trouvera, dans mon travail sur les mousses du vignoble de Lavaux, un certain nombre de relevés de sociétés de mousses des murs de vignes.

Les murs de clôture en pierre sèche des pâturages, et des forêts du Jura, présentent une végétation de mousses très abondante, dont voici un relevé.

Mur de clôture en calcaire néocomien, Le Sentier (Vaud), 1050 m., dans la forêt mixte: épicea et hêtre, face exposée au N-E.; sur 2² m *(Cténidiaie-Tortellaie):*

Ctenidium molluscum 2 × 5
Tortella tortuosa 2 × 5
Schistidium apocarpum 5
Ditrichum flexicaule 4
Camptothecium lutescens 3
Encalypta streptocarpa 2
Ptychodium plicatum 2
Drepanium fastigiatum 2
Plagiochila asplenioides 2
Syntrichia montana 1
Bryum elegans 1
Pseudoleskeella catenulata 1
Scapania spec. 1

Même peuplement que sur la cremnée couverte, dans les mêmes conditions.[1]

Les murs en bordure des routes et chemins, dans la zone subalpine, présentent, sur leur faîte, des associations xérophiles parfois très développées, dont les éléments principaux sont:

[1] M. J. Courvoisier me signale le fait que, dans certaines parties du Jura vaudois, l'opinion est répandue que les murs de clôture élevés par des ouvriers venus du voisinage français, sont beaucoup plus moussus que ceux construits par des journaliers suisses. Ce fait curieux tiendrait-il à une meilleure construction des premiers, qui leur permettrait d'atteindre un âge plus avancé, alors que les seconds s'écrouleraient plus tôt?

Bryum caespiticium
— *comense*
— *Kunzei*
— *inclinatum*
— *pendulum*
— *pallescens*, etc.
Ditrichum glaucescens
Ceratodon
Polytrichum piliferum, etc.

Au voisinage des habitations humaines, les murs des jardins, cultures, etc. sont habités par certaines mousses nitrophiles, telles que *Leskeella tectorum*, *Funaria hygrometrica*, p. ex. Ceux des agglomérations un peu importantes, villes, bourgs et villages, ne sont colonisés que par des mousses cosmopolites et ubiquistes qui accompagnent les habitations humaines jusqu'aux hautes altitudes (*Tortula muralis* sur les murs des cabanes du Club alpin).

Les murs qui bordent immédiatement les lacs et les rivières, sont occupés par des sociétés ripariales dont voici un exemple:

Mur de la jetée des bains, à Rolle (Léman); du niveau moyen de l'eau à 30 à 40 cm. au-dessus; sur la face orientale seulement (la face au couchant, exposée à l'action directe du vent dominant et des vagues, est presque dépourvue de mousses); sur 2 m² (*Hygroamblystégiaie* avec *Didymodon tophaceus*):

Hygroamblystegium ambiguum et var. *spinifolium* 2 × 5
— *fluviatile* 5
Didymodon tophaceus 4
Bryum capillare 4
Rhynchostegium murale 3
Didymodon rubellus 2
Barbula reflexa 2
Brachythecium rutabulum 1
Hygrohypnum palustre 1
Schistidium apocarpum 1
Orthotrichum anomalum 1
Bryum argenteum 1

Quelques-unes de ces espèces se rencontrent ici sous des formes particulières, actémorphoses et rhéomorphoses, adaptées aux conditions spéciales: action mécanique de la vague déferlante et du sable entraîné; ces formes présentent le caractère commun d'être fixées sur leur support au moyen de radicelles et d'y adhérer d'une façon remarquablement solide (*Hyophila* p. ex.). Les touffes, en général assez lâches, jouent un rôle actif d'accumulateurs du limon et du sable fin qui contribuent à les consolider et à augmenter leur résistance mécanique.

Succession des mousses muricoles

Dans mon étude des mousses de Lavaux, j'ai indiqué le fait que les sociétés de mousses muricoles se succèdent d'une façon constante à mesure que le mur vieillit.

Les murs récents, ou récemment réparés et récrépis, sont colonisés par les pionniers ubiquistes cosmopolites: *Tortula muralis*, *Schistidium apocarpum*, *Bryum argenteum*, *Orthotrichum diaphanum*, etc., qui sont les premiers collecteurs d'humus.

A ces mousses du premier âge du mur, qui sont des lithophytes, succèdent d'autres sociétés qui ont besoin d'une couche d'humus plus

considérable (exochomophytes), telles que: *Didymodon* spec., *Barbula* spec., *Crossidium, Syntrichia montana, Tortella inclinata, Aloina* spec., *Grimmia orbicularis, G. crinita* (seulement sur le mortier calcaire), *G. anodon*, etc. *Bryum* spec. (avec *Linaria Cymbalaria, Asplenium Ruta muraria, A. Trichomanes*, etc.) *caractéristiques* pour le 2me âge du mur.

A mesure que le mur se dégrade et qu'augmente la diversité des stations qu'il offre, d'autres mousses viennent s'y fixer sur la couche d'humus et de terre: *Tortella tortuosa*, pleurocarpes diverses: *Rhynchostegium murale, Brachythecium rutabulum* var., *Homalothecium sericeum, H. Philippeanum, Leskeella tectorum*, etc., chasmophytes sur lesquels les phanérogames muricoles (*Sedum* spec., *Hieracium murorum*, etc., peuvent germer et s'établir. Les associations, d'abord ouvertes, ont une tendance à devenir fermées. En suite de l'envahissement par le lierre, les mousses abandonnent les murs qui présentent un état de vétusté avancé.

Association muricole du 1er âge (*Tortulaie* avec *Orthotrichum diaphanum*):

1°Mur de soutènement à Lausanne, 450 m., face sud; sur 2 m²:

Tortula muralis 5
Orthotrichum diaphanum 4
Schistidium apocarpum 3
Grimmia orbicularis fo. *juvenilis* 1
Barbula vinealis fo. *juvenilis* 1
Amblystegium serpens 1
Funaria hygrometrica 1

Association du 2me âge (*Grimmiaie*):

2° Mur de soutènement, face au levant, même localité; sur 2 m²:

Grimmia orbicularis 5
Barbula revoluta 4
Syntrichia montana 4
Tortula muralis 3
Barbula vinealis 3
Schistidium apocarpum 2
Bryum Kunzei 2
— *capillare* 1
— *pendulum* 1
Orthotrichum anomalum 1
Amblystegium serpens 1
Homalothecium sericeum 1
Funaria hygrometrica 1
Gymnostomum calcarum 1
Didymodon rigidulus 1
— *luridus* 1
Encalypta streptocarpa 1

Association du 3me âge:

3° Mur de soutènement sous Grandvaux (Vaud), 450 m.; face NW.; sur 2 m² (*Homalothéciaie-Tortellaie*):

Homalothecium sericeum 2 × 5
Tortella tortuosa 2 × 5
Schistidium apocarpum 5
Homalothecium Philippeanum 5
Eurynchium crassinervium 5
Ctenidium molluscum 5
Mnium rostratum 4
Anomodon viticulosus 4
Orthotrichum anomalum 3
Leucodon 3
Grimmia orbicularis 2
Neckera complanata 2
Pottia lanceolata 1

Les conditions écologiques particulières dans lesquelles vivent les mousses des murs très secs, le long des routes principalement, où elles sont exposées à l'action combinée de températures élevées, d'insolation considérable, et de la poussière, déterminent, pour un certain nombre d'espèces, la formation de biomorphoses spéciales chez qui les caractères xérophytiques surtout sont fortement accusés. Une partie de ces *«teichomorphoses»*, comme on pourrait les appeler (du grec «teichos», la muraille) sont habituellement ou constamment stériles et se reproduisent ordinairement par des propagules *(Didymodon cordatus, Barbula vinealis* fo., *B. revoluta* fo., etc.[1]

Comme annexe aux sociétés des murs, il faut mentionner ici brièvement celles des toits de nos habitations.

1° Toit de tuiles, Grandvaux (Vaud), 500 m.; sur 2 m² *(Schistidiaie* avec *Grimmia pulvinata):*

Schistidium apocarpum 5
Grimmia pulvinata 3
Bryum capillare 2
Syntrichia ruralis 1
Brachythecium populeum 1
Chrysohypnum chrysophyllum 1
Drepanium cupressiforme 1

2° Toit de tuiles, à la Naz, sur Romanel (Vaud), 600 m.; sur 3 m² *(Brachythéciaie):*

Brachythecium populeum 5
Homalothecium sericeum 2
Schistidium apocarpum 1
Syntrichia montana 1
Bryum capillare 1

Sociétés xérophiles et héliophiles. Cette végétation des toits est, chez nous, relativement peu développée. Celle des toits de chaume, qui se recouvrent, avec le temps, d'une épaisse couche d'humus, est parfois exubérante:

3° Toit de chaume entre Winznau et Ober-Gösgen (Argovie), 400 m.; sur 3 m² *Syntrichiaie-Drépaniaie):*

Syntrichia montana 5
Drepanium cupressiforme 5
Dicranum scoparium fo. 4
Ceratodon purpureus 3
Brum capillare 2
Cladonia spec.
Evernia spec.

Société humicole xérophile: sur les faces N. et E., *Dicranaie* et *Drépaniaie*, sur les faces S. et W. *Dicranaies* et *Syntrichiaies.*

Dans les contrées à climat très humide de la zone subalpine, les toits de bois des chalets sont de même riches en mousses:

4° Toit de chalet en tavillons (lames de bois), Senglioz, Alpes de Bex, 1500 m. forêt mixte, sur 2 m² *(Ptiliaie-Hylocomiaie):*

Hylocomium splendens 5
Ptilium 5
Dicranum scoparium 4
Drepanium cupressiforme 4
Hylocomium triquetrum 5
Pterygynandrum 2
Amblystegium Kochii 2

Association humicole hygrophile.

[1] Le *Bryum comense* peut être considéré comme une forme murale spéciale du *B. Kunzeanum*, *Eucladium verbanum*, probablement, comme une forme du *Didymodon rigidulus*, *Schistidium brunnescens* comme une forme de *S. apocarpum*, etc.

5° Toit de chalet en tavillons, recouvert d'humus, à Zinal (Valais), 1678 m.; sur 5 m² *(Syntrichiaie* avec *Dicranum strictum):*

Ceratodon purpureus et var. 5
Dicranum strictum 5
Syntrichia montana 5
Pohlia nutans 5
Dicranum scoparium 4
Pteryggynandrum 3
Dicranum montanum 1
Cynodontium strumiferum 1
Tortella fragilis 1
Rhacomitrium canescens 1
Bryum argenteum 1
Drepanium cupressiforme 1
Ceratodon mollis 1
Tortella inclinata 1
Schistidium apocarpum 1
Leptodontium styriacum 1
Bryum caespiticium 1
— *capillare* 1
— *pallescens* 1
Polytrichum piliferum 1
Drepanocladus uncinatus 1
Cladonia spec.

Société humicole-xérophile.

Certaines espèces présentent des variétés ou formes spéciales à ce genre de station; p. ex.: *Ceratodon purpureus* var. *crassinervis*, *C. mollis*, *Dicranum scoparium* var. *tectorum*, etc.

Marécages, marais, tourbières

Dans les marais, nous trouvons un nombre assez considérable d'espèces de mousses caractéristiques, qui forment des sociétés de composition constante dans certaines stations particulières où les phanérogames sont exceptionnelles ou nulles. Dans d'autres stations, la part des mousses dans la végétation est considérable ou même souvent prépondérante.

Les mousses des formations de ce groupe sont surtout des hydrophiles amphibies bien adaptées aux variations saisonnières ou accidentelles, souvent considérables, des conditions d'humidité dans les stations où elles habitent.

Les formations principales dont nous avons à étudier les sociétés de mousses, comprennent:

1° les sociétés fonticoles des sources, rochers mouillés, etc.,

2° celles des marais plans accompagnant la telmatée, la phragmitaie; les trichophoraies, cariçaies, ériophoraies, etc.

3° les sociétés des sagnes, marais bombés, avec leurs dépendances forêts des sagnes, etc.

Ici aussi, la nature chimique du terrain et de l'eau a une importance capitale pour la composition des sociétés de bryophytes: celles-ci sont fort différentes suivant que l'eau a une réaction alcaline (eau fortement minéralisée, riche en sels calcaires), neutre (eau faiblement minéralisée), ou acide. Ce sont surtout les peuplements des stations mouillées qui sont sous la dépendance immédiate du facteur chimique. Ils sont différents, d'autre part, suivant que la station est couverte, dans la forêt, ou non.

Sociétés fonticoles

Elles sont particulièrement répandues et développées dans les zones subalpine et alpine, où elles forment, auprès des sources, de beaux tapis verts et de grosses touffes, émaillés des fleurs de certaines phanérogames: *Saxifraga aizoides*, *Myosotis palustris*, *Eriophorum latifolium*, *Parnassia palustris*, *Caltha palustris*, etc.

A. Sociétés fonticoles couvertes:

a) Eau à réaction nettement alcaline: pH = 7,6.

1° Source et ruisseau tuffeux, forêt de Chenaulaz, près Lausanne, 500 m.; sur 1 m² *(Hygroamblystégiaie):*

Hygroamblystegium filicinum 5 — *Cratoneuron commutatum* 4
Brachythecium rivulare 5 — *Eucladium verticillatum*

2° Ruisseau tuffeux, Gorge du Gotteron, près Fribourg, 600 m. (avec *Pinguicula alpina*, *Saxifraga aizoides*, etc.) *(Eucladiaie):*

Eucladium verticillatum 5 — *Didymodon tophaceus* 2
Bryum ventricosum 5 — *Fissidens decipiens* 1
Cratoneuron commutatum 3 — *Aneura pinguis*

b) Eau à réaction faiblement alcaline:

3° Alpes de Châtel-St. Denis (Fribourg), 1300 m.; prairie mouillée (grès du flysch avec *Caltha*, *Geum urbanum*, etc.); sur 2 m² *(Mniaie):*

Mnium affine 5, *Brachythecium Mildeanum* 2

Les petits marécages près des sources, dans les forêts, où l'eau a une réaction neutre, présentent de même des sociétés caractéristiques comprenant des sphaignes *S. squarrosum*, *Girgensohnii*, *quinquefarium*, etc.), associés à *Plagiothecium undulatum*, *Brachythecium rivulare*, *Mnium punctatum*, etc.

B. Sociétés découvertes:

a) eau franchement alcaline:

4° Vernayaz (Valais), sol rocailleux arrosé par la poussière d'eau de la cascade de Pissevache, 500 m.; sur 3 m² *(Hyménostyliaie):*

Hymenostylium curvirostre 2 × 5 — *Didymodon giganteus* 2
Cratoneuron commutatum 5 — *Orthothecium rufescens* 2
— *falcatum* 5 — *Ctenidium molluscum* 1

5° Source dans l'éboulis, Gemmi (Valais), 2300 m.; sur 5 m² *(Hydrobryaie):*

Bryum Schleicheri — *Cynodontium strumiferum*
— *Harrimani* — *Pseudoleskea radicosa*
— *turbinatum*
— *ventricosum*

6° Source sous Isenau (Vaud), 1800 m.; sur 2 m² *(Hydrobryaie* avec *Diobelon):*

Bryum Schleicheri v. *latifolium* — *Brachythecium rivulare*
Diobelon squarrosus — *Hygroamblystegium filicinum*
Bryum ventricosum

7° Alpe de Fully, 2100 m., ruisseau à eau nettement alcaline; sur 2 m² *(Hydrobryaie à Drépanoclades):*

Bryum Schleicheri latifolium 2 × 5
Cratoneuron falcatum 5
Drepanocladus vernicosus 5
Bryum ventricosum 4
Drepanocladus fluitans 3
Drepanocladus aduncus 2
Cratoneuron commutatum 2
Climacium 1
Bryum stygium
Brachythecium turgidum

Les hépatiques qui entrent dans ces associations des eaux plus ou moins calcaires, sont principalement: *Aneura pinguis*, *Pellia Fabbroniana* var. *potamophila*, *Lophozia Hornschuchiana*.[1]

b) eau à réaction neutre ou très faiblement alcaline, sur terrains cristallins:

8 ° Source au Col du Jorat (Valais), 2000 m.; sur 1 m² *(Philonotaie-Drépanocladaie):*

Philonotis fontana 5
Drepanocladus purpurascens 5
Hypnum stramineum 1
Sphagnum rigidum 1

9° Même localité, plus bas, dans le lit du ruisseau formé par cette source; sur 1 m² *(Mniobryaie* avec *Hydrobryum Schleicheri):*

Mniobryum albicans var. *glacialis* 2 × 5
Bryum Schleicheri latifolium 5
Philonotis fontana 5
Hygrohypnum dilatatum 2

10° Alpe de Fully (Valais), 2100 m., source; sur 2 m²; eau neutre *(Hydrobryaie* avec *Philonotis):*

Bryum Schleicheri latifolium 2 × 5
Philonotis fontana 5
Cratoneuron commutatum 3
Drepanocladus vernicosus 3
Hygroamblystegium filicinum 2
Bryum ventricosum 1
Mnium punctatum elatum 1
— *subglobosum* v. *subelatum* 1
Diobelon squarrosus
Mniobryum albicans
Bryum Duvalii

11° Les Grands, vallée du Trient, 2000 m., source, pH = 6,3—6,0, sur 1 m² *(Mniobryaie):*

Mniobryum albicans v. *glaciale* 4
Philonotis seriata 3
Hygrohypnum dilatatum 3
Oncophorus virens 1

12° Les Giètes, sur La Forclaz, Martigny (gneiss), 1700 m., source découverte, pH = 6,6, exposition N., sur 1 m² *(Scapaniaie):*

Scapania uliginosa 5
— *paludosa*
Philonotis seriata 5
Sphagnum fimbriatum 3
— *fuscescens* 2
Rhacomitrium aciculare
Mnium punctatum elatum 1
Blindia acuta

Les hépatiques vivant dans les mêmes conditions (eau non calcaire), sont (selon C. Meylan):

[1] Selon R. Stäger (1926, p. 208), la composition des associatons fonticoles de mousses dépend de la température de l'eau: *Bryum Schleicheri* v. *latifolium* exigerait une température de 1—3° C.; à 4° et plus c'est en général *Cratoneuron falcatum* qui domine; *Philonotis seriata* recherche des températures de 7—8°.

a) zone inférieure:

Marchantia polymorpha
Pellia epiphylla
— *Neesiana* v. *undulata*
Scapania irrigua
Chiloscyphus polyanthus et var. *rivularis*
— *pallescens* v. *fragilis*

b) zones subalpine et alpine:

Marsupella aquatica
— *sphacelata* v. *inundata*
— *Sullivantii*
Alicularia compressa
Eucalyx obovatus
Cephalozia ambigua
Gymnocolea inflata
Odontoschisma elongatum
Scapania subalpina v. *undulifolia*
— *paludosa*
— *obscura*

et sur les rochers siliceux mouillés:

Jungermannia polita, *Scapania dentata*, *S. uliginosa*, *S. undulata.*

En outre des espèces mentionnées dans les relevés ci-dessus, il faut encore signaler comme fréquents dans ces sociétés:

Oncophorus Wahlenbergii
Dichodontium pellucidum
— *flavescens*
Cynodontium strumiferum
Leucobryum
Grimmia mollis
Rhacomitrium affine
— *protensum*
Dissodon splachnoides
Pohlia nutans uliginosa
Mnium Seligeri
— *affine*
Cinclidium stygium
Amblyodon
Philonotis calcarea
— *seriata*
— *adpressa*
Fontinalis antipyretica
Amblystegium irriguum
Cratoneuron decipiens
Drepanocladus Kneiffii
— *uncinatus*
— *Rotae*
Acrocladium cuspidatum
Sphagnum spec., etc.

Dans la zone alpine surtout, et sur les terrains plus ou moins calcaires, la réaction de l'eau, et, avec elle, la composition des sociétés de mousses fonticoles, peut changer à mesure que l'on s'éloigne du point d'émergence. L'observation suivante, faite à l'Alp Murtèr, 2400 m., est intéressante à cet égard.

L'eau qui séjourne un certain temps dans les creux à neige, sur l'humus, présente une réaction nettement acide: la première mousse fonticole qui se trouve dans l'eau, est le *Bryum Schleicheri*, espèce indifférente. Plus bas, à 50 ou 60 m., l'eau coulant sur un terrain calcaire, a pris une réaction franchement alcaline, et apparaît *Cratoneuron irrigatum.*

De même, sur les terrains non calcaires, la composition des sociétés change au fur et à mesure que l'eau se réchauffe à partir de la source:

Langefluh sur Saas-Fee, 2690 m.:
sous le névé, température de l'eau 0,5°:
Pohlia cucullata et *Brachythecium glaciale forma*,
plus bas, température 1,5°:
Conostomum, *Dicranum falcatum*, *Gymnomitrium*,
plus bas, température 3,5°:
Brachythecium glaciale et *Philonotis alpestris*,
plus bas, température 5,6°:

Pohlia cucullata et *P. gracilis* envahissent le lit du ruisselet et tendent à l'obstruer par collection du limon.

Les associations qui se rencontrent dans les marais niviaux des hautes régions, sont principalement: les *Pohliaies* à *P. gracilis*, *P. cucullata*, *P. commutata*, les *Dicranaies* à *D. falcatum*, *D. Starkii* (souvent avec *Moerckia Blyttii)*, la *Polytrichaie* à *P. alpinum* ou *P. sexanguare*, la *Gymnomitriaie* à *G. varians*, etc.

Marais tourbeux

Le marais tourbeux (Moor) est, suivant la définition de Früh et Schröter (1904) toute partie de la surface terrestre où l'on constate la présence d'une association de plantes bien définie, avec le concours de laquelle il se forme de la tourbe. Les mousses forment, en général, le constituant principal de cette association.

On peut distinguer, d'autre part, les marais formés par inondation temporaires (marécages) et ceux dus à l'humidité atmosphérique seulement (sagnes): les associations végétales de ces deux catégories sont différentes.

Marais plans et marais bombés. Suivant la définition de Früh (1904) le marais plan est un marais infra-aquatique, qui ne s'élève pas au-dessus du niveau moyen de l'eau.

Celle-ci peut être minéralisée ou non (à réaction alcaline ou neutre). Les mousses y sont associées aux laiches et aux graminées.

Le marais bombé, ou sagne, est un marais supra-aquatique, qui se forme avec le concours des sphaignes. Pour ce marais, l'eau pauvre en substances minérales dissoutes (à réaction neutre ou parfois acide) est nécessaire.

Ces deux types de marais passent graduellement de l'un à l'autre, par des intermédiaires variés, suivant les conditions topographiques et la nature chimique du sol et de l'eau.

Dans cette formation des marais, nous trouvons, suivant la nature chimique de l'eau, des associations composés, presque exclusivement ou en très grande majorité, de mousses, que nous pouvons distinguer en:

a) Sphagnaies.

b) Hypnaies:

α) à *Cratoneuron* (eau alcaline) *(C. commutatum, falcatum, Hygroamblystegium filicinum).*

β) à *Drepanocladus (D. vernicosus, intermedius, revolvens, aduncus*, etc.) (eau plus ou moins alcaline).

γ) à *Calliergon (C. cordifolius, giganteum, stramineum, trifarium, Drepanocladus scorpioides*, etc. (eau plus ou moins alcaline).

c) Climaciaies: Climacium associé à *Drepanocladus* sp., *Acrocladium, Meesea* sp., *Philonotis caespitosa, Dicranum* sp.

d) Philonotaies: Philonotis calcarea (eau alcaline), *P. fontana, seriata* (eau très peu alcaline ou neutre).

e) Aulacomniaies: Aulacomnium (assez indifférent à la nature chimique de l'eau, mais particulièrement bien adapté à des périodes de dessication.

Les types d'associations des marais, auxquelles les mousses prennent en général une part considérable ou prépondérante, sont nombreux et variés: je dois me borner, ici, à citer quelques exemples tirés des travaux des botanistes qui ont étudié les marais de notre pays du point de vue synécologique: [1]

Voici, tout d'abord, quelques types d'associations de marais plans notées par G. JOSEPHY (1920):

1° Associations aquatiques dans l'eau à surface libre (avec *Nymphaea, Typha, Utricularia*, etc.); formes fluitantes des *Sphagnum cuspidatum* et *S. contortum.*

2° Associations de la zone d'atterrissement formée par la croissance des mousses sur les bords: *Aulacomnium, Calliergon* sp. *Drepanocladus* sp., *Bryum ventricosum.*

Et dans les marais à eau faiblement minéralisée: *Sphagnum cymbifolium, S. platyphyllum, S. contortum, S. teres*, etc.

Dans la phragmitaie et le marais à *Trichophorum alpinum: Fissidens osmundioides, F. adiantoides, Campylium stellatum, Acrocladium cuspidatum.*

Dans le *Trichophoretum alpini* et le *Rhynchosporetum: Sphagnum cymbifolium, S. acutifolium, S. subsecundum, Drepanocladus intermedius, D. revolvens, Scorpidium, Calliergon trifarium*, etc.

Marais près Rifferswil, dans le *Trichophoretum:*

Sphagnum cymbifolium (6) [2]
— *acutifolium* (4)
Dicranum undulatum (3)
Polytrichum strictum (3)
Leucobryum (2)
Hylocomium splendens (2)
Fissidens adiantoides (1)

Dans la prairie marécageuse: *Cephalozia pleniceps, Sphagnum cymbifolium, Climacium, Hylocomium Schreberi.*

Sphagnum subsecudum, S. cymbifolium, Campylium polygamum, Drepanocladus fluitans.

Hudelmoos. Marais intermédiaire avec *Carex inflata* et *Equisetum limosum:*

Sphagnum cymbifolium (6)
— *subsecundum* (6)
— *acutifolium* (6)
Aulacomnium (5)
Acrocladium (5)
Philonotis fontana (3)
Polytrichum strictum (3)
Fissidens adiantoides (2)
Climacium (2)
Hylocomium Schreberi (2)
Campylium stellatum (1)
— *polygamum* (1)
Drepanocladus intermedius (1)
Scorpidium (1)
Pellia epiphylla (1)
Marchantia (1)

[1] FRÜH und SCHRÖTER (1904), DÜGGELI (1903), NEUWEILER (1901), HÖHN (1917), BOLLETER (1921), JOSEPHY (1921), et mes propres observations.

[2] Ces chiffres entre parenthèses représentent le degré de répansion.

Hudelmoos, *Trichophoretum alpini* et *Molinietum coeruleae:*

Sphagnum cymbifolium (3)
Leucobryum (3)
Fissidens adiantoides (2)
Acrocladium (2)
Aulacomnium (1)
Campylium stellatum (1)

Eriophoretum vaginati dans les tourbières du Grand-Cachot et des Ponts:

Sphagnum rubellum
— *medium*
— *fuscum*
— *acutifolium rubescens*
— *papillosum*
Cladonia coccifera
— *alpestris*
— *silvatica*

Eriophoretum vaginati de Rifferswil, Altmatt, Pfäffikon:

Sphagnum acutifolium (8—10)
Aulacomnium (0—5)
Polytrichum strictum (0—6)
Dicranum undulatum (1)
Leucobryum (0—2)

Toundra à *Polytrichum*, sur la tourbe nue: tapis de *Polytrichum strictum, P. gracile, Pohlia gracilis, P. nutans, Dicranella cerviculata, Cladonia* sp.

Dans le *Callunetum* sec: *Scleropodium purum, Hylocomium Schreberi.*

Dans le *Callunetum* humide: *Climacium, Acrocladium, Campylium polygamum, Sphagnum subsecundum.*

Hudelmoos, *Callunetum:*

Polytrichum strictum (5)
— *gracile* (5)
Leucobryum (3)
Hylocomium Schreberi (3)
Sphagnum cymbifolium (2)
Aulacomnium (2)
Hylocomium splendens (1)
Drepanium cupressiforme (1)
Cladonia pyxidata (2)

J'indiquerai encore les relevés suivants, rentrant dans les mêmes catégories:

A. Telmatée ripariale: Delta de la Maggia, près Locarno *(magnocaricetum)* (d'après JÄGGLI):

Acrocladium cuspidatum
Climacium
Brachythecium rutabulum
Bryum ventricosum
Amblystegium irriguum
Campylium stellatum
Hypnum Lindbergii

1° Lac des Joncs (Fribourg), 1235 m. (flysch), rivage marécageux et îles flottantes (avec *Menyanthes, Viola palustris, Comarum, Nuphar*, etc.); sur 5 m² *(Sphagnaie-Aulacomniaie):*

Sphagnum cuspidatum 5
— *subsecundum* 5
Aulacomnium 5
Calliergon stramineum 4
Drepanocladus vernicosus 4
Philonotis fontana 4
Campylium stellatum 3
Acrocladium cuspidatum 3
Meesea tristicha 3
Mnium affine 2
Bryum ventricosum 2
— *duvalioides* 2
Mnium punctatum elatum 1
Bryum Duvalii

2° Lagot à Chanrion (Valais), 2480 m., bord marécageux; sur 5 m² (eau à réaction alcaline) *(Aulacomniaie):*

Aulacomnium 2 × 5
Bryum ventricosum 5
Cratoneuron falcatum 5
Calliergon stramineum 5

Cynodontium strumiferum 3
Drepanocladus intermedius 3
Dichodontium pellucidum 2
Philonotis tomentella 2
Brachythecium glaciale 2
Drepanocladus uncinatus 2
Dicranum Bonjeani
Fissidens osmundoides
Scapania spec.

Dans la zone alpine, c'est principalement *Drepanocladus exannulatus* avec ses sous-espèces *D. Rotae* et *D. purpurascens*, qui forment une végétation parfois très développée, composée de formes aquatiques immergées, et amphibies émergées, sur les bords des flaques d'eau, étangs et lacs.

B. *Phragmitaie:*

1° Marais du Rhône à Ecône (Valais), 450 m.; sur 5 m²:

Drepanocladus aduncus
— *intermedius*
— *vernicosus*
Campylium polygamum
Acrocladium cuspidatum
Camptothecium nitens
Hygroamblystegium filicinum
— *fallax spinifolium*
Philonitis fontana
Mnium Seligeri
Byrum ventricosum

C. *Cariçaie* et *Eriophoraie:*

1° Prairie marécageuse découverte; la Borbuintze, Alpes de Châtel-St. Denis (Fribourg), 1300 m. (sur le flysch) (avec *Equisetum silvaticum*, *Genista sagittata*, *Pinguicula vulgaris*, *P. alpina*, *Polygonum Bistorta*, etc.); sur 2 m² *(Sphagnaie-Hylocomiaie):*

Sphagnum acutifolium 4
Hylocomium Oakesii 4
— *splendens* 3
Sphagnum Girgensohnii 3
Campylium stellatum 2
Dicranella heteromalla 1
Pohlia nutans

2° Marais lacustre, prairie marécageuse et graveleuse au lac de Remoray (Jura), près l'Abergement, 1000 m. *(Hypnaie):*

Drepanocladus Cossoni
— *intermedius*
— *aduncus*
Calliergon lycopodioides
— *turgescens*
— *scorpioides*
Campylium stellatum
— *elodes*
Climacium
Bryum neodamense
— *ventricosum*
Meesea tristicha
Fissidens adiantoides

3° Marécage à Saas-Fee, 1800 m.; eau à réaction neutre pH = 7,0—6,7; sur 5 m² *(Climaciaie-Philonotaie):*

Climacium 5
Philonotis seriata 5
Aulacomnium 5
Diobelon v. *frigidus* 4
Bryum ventricosum 4
Acrocladium cuspidatum 4
Mnium subglobosum subelatum 4
— *Seligeri* 3
Calliergon giganteum 3
Hypnum pratense 3
Sphagnum acutifolium 3
Cratoneuron decipiens 3
Mnium rugicum 2
Campylium polygamum 1
— *elodes* 1

4° Prairie marécageuse, près l'Hôtel du Trift, Vallée de St-Nicolas (Valais), 2200 m.; eau fortement alcaline:

Cratoneuron falcatum, *Meesea trichodes*, *Philonotis calcarea*. (Sur l'humus des «bosses» formées par *Sphagnum*, groupe *acutifolium*, dans ce marais, et jusqu'à 15 cm. de profondeur, l'eau exprimée a une réaction tout à fait neutre (pH = 6,9—7,0.)

5° Prairie marécageuse, Alpe de Fully (Valais), 2100 m., eau très faiblement alcaline; sur 5 m² *(Hydrobryaie-Philonotaie-Hypnaie):*

Bryum ventricosum 2 × 5
Philonotis fontana 2 × 5
Calliergon strimineum 2 × 5
Drepanocladus exannulatus 2 × 5
— *aduncus*
Oncophorus virens 3
Calliergon giganteum 3
Cynodontium strumiferum 2
Aulacomnium 2
Camptothecium nitens 2
Bryum inclinatum
Campylium elodes
Drepanocladus intermedius
— *revolvens*
Calliergon sarmentosum
Sphagnum fuscum

6° Marécage rocheux, Gd. St-Bernard, pentes du Mont Mort, 2500 m.; gneiss et schistes cristallins, eau faiblement alcaline (avec *Ranunculus glacialis*, *Primula viscosa*, *Chrysanthemum alpinum*, etc.); sur 10 m² *(Dissodontaie à D. splachnoides*, avec *Calliergon stramineum):*

Dissodon splachnoides 5
Calliergon stramineum 4
Bryum ventricosum 3
Drepanocladus uncinatus 3
Bryum bimum
Grimmia mollis
— *caespiticia*
Bryum turbinatum
— *Schleicheri*
Brachythecium glaciale
— *turgidum*
Pseudoleskea patens
— *radicosa Holzingeri*
Andreaea frigida

7° Marécage près d'une source (eau alcaline), Pas de Lona (Valais), 2260 m. *(Aulacomniaie* avec *Brachythecium turgidum):*

Oncophorus Wahlenbergii
Dicranum Bergeri
Aulacomnium
Bracnythecium turgidum
Drepanocladus uncinatus

En outre des espèces relevées, il faut encore mentionner:

Meesea longiseta
Catoscopium
Amblyodon
Pohlia Ludwigii
— *cucullata*
— *commutata*
Brachythecium Mildeanum
— *latifolium*
Thuidium recognitum
— *Philiberti*
Calliergon cordifolium
— *Richardsoni*
— *trifarium*
Drepanocladus hamatus
Sphagnum rigidum, etc.

Voici encore deux relevés de sociétés de mousses de marais plans à eau à peu près neutre (pH = 7,0 à 7,1), sur 5 m²:

1° Lac de Lussy (Fribourg), 827 m. *(Sphagnaie-Hypnaie):*

Sphagnum acutifolium 2 × 5
— *subsecundum* 2 × 5
Hypnum stramineum 2 × 5
Climacium 2 × 5
Sphagnum cymbifolium 5
Aulacomnium 5
Hypnum cuspidatum 5
— *scorpioides* 5
— *intermedium* 4
Bryum ventricosum 3

Polytrichum strictum 3
Hypnum stellatum 3
— *revolvens* 2
— *giganteum* 2
Mnium affine 2
Fissidens adiantoides 1
Mnium punctatum elatum 1
Bryum ventricosum gracilescens 1
Hypnum Kneiffii 1
— *trifarium* 1
— *elodes*
Philonotis caespitosa

2° Marais à Champex, à l'occident du lac, 1470 m., sur 5 m² *(Sphagnaie-Aulacomniaie):*

Sphagnum acutifolium 5
— *medium* 5
— *recurvum* 5
— *rigidum* 5
Aulacomnium 5
Philonotis fontana 5
Camptothecium nitens 5
Climacium 5
Hypnum stramineum 5
Diobelon squarrosus frigidus 3
Hypnum revolvens 3
Mnium subglobosum subelatum 2
— *punctatum elatum* 2
Cratoneurum decipiens 2
Hypnum giganteum 1
— *intermedium*
— *pratense*

Sagnes, marais bombés

Cette formation est composée surtout de mousses, parmi lesquelles les sphaignes jouent un rôle prépondérant.

Les conditions écologiques du climat et du sol présentent, dans les sagnes, des particularités très spéciales. Sous le rapport thermique, tout d'abord, nous constatons un abaissement notable de la température. Selon W. Hoehn (1917), les phénomènes printaniers subissent, dans les sagnes, un retard correspondant à une surélévation de 500 m. en altitude.

Ce retard est bien visible dans les grandes tourbières d'Einsiedeln et du Jura p. ex., où, au printemps (avril-mai), tout est encore gelé à la surface, alors que les prairies environnantes sont en pleine floraison.[1] Les phénomènes phénologiques subissent, de ce fait, chez les mousses aussi, un retard considérable: la sporose et la fécondation ont lieu en été.

Les conditions d'humidité sont relativement constantes dans les sagnes, qui sont couvertes, très fréquemment, par une brume saturée d'humidité à l'état de suspension, qui, pour les mousses paludéennes, est plus importante que l'eau liquide imprégnant le sol.

La puissance d'évaporation des touffes de sphaignes est 3 à 5 fois plus grande, à surface égale, que celle de l'eau libre (Hoehn l. c.).

Sous le rapport de l'édaphisme chimique, les sagnes présentent des conditions très spéciales aussi. L'acidité de l'humus résultant

[1] En automne, la sagne est gelée de bonne heure. En été, les touffes de sphaignes à coloration foncée s'échauffent notablement au soleil.

du déficit de la température nécessaire pour la destruction complète de la matière organique, est accompagnée d'une pauvreté marquée en substances minérales dissoutes. Le substrat sur lequel croissent les mousses des sagnes, et l'eau dont elles sont imprégnées, ont une réaction acide ou neutre; les sociétés qu'elles forment sont composées d'espèces gélicoles et pergélicoles, dont la plupart sont, comme les sphaignes, des calcifuges oxyphiles ou neutrophiles.[1]

La réaction chimique peut d'ailleurs être différente dans les différentes parties du marais. Pour les tourbières de l'Allemagne, RAMANN (1895) a démontré la présence de zones concentriques d'associations végétales à caractère progressivement plus calcifuge, phénomène dû à la déminéralisation graduelle des eaux par la substance organique morte. D'après BERTSCH (WARMING l. c., p. 499) la proportion des matières nutritives peut s'abaisser au centre des sagnes, à $^1/_{11}^{ème}$ de celle dans la telmatée. Le sol des sagnes et la sphagnaie sont très pauvres en oxygène (HESSELMANN d'après WARMING l. c.).

A ces conditions spéciales correspond la fréquence des espèces à mycorrhizes sur les sols tourbeux.

Les mêmes faits s'observent dans les tourbières de notre pays: j'en ai donné un exemple à propos de l'édaphisme chimique (p.110). La succession de sociétés de mousses calcicoles basiphiles, passant graduellement aux calcifuges neutrophiles ou oxyphiles à la limite entre le marais plan à eau plus ou moins calcaire, et le marais bombé à eau neutre ou acide, est un phénomène général. On peut distinguer, sous ce rapport, deux types de sagne, suivant qu'elle passe, à sa périphérie, à la réaction alcaline du marais plan, ou bien que son centre est représenté par une mare, un étang, ou un lac à eau calcaire alcaline, passant graduellement à la réaction neutre, puis acide, à mesure que l'on s'éloigne de ce centre. La succession locale des associations est inverse dans ces deux cas.

Dans la règle, les sphaignes se trouvent dans la partie centrale du marais, où l'élément calcaire, provenant de la périphérie, a à peu près complètement disparu. Suivant leur tolérance pour cet élément, les différentes espèces de sphaignes se répartissent entre le centre et la périphérie.[2]

---

[1] Selon OLSEN (1921), le marais bombé (avec *Eriophorum vaginatum*, *Oxycoccos*, *Calluna*, *Andromeda*), correspond à un pH de 4,2 et moins. P. ALLORGE (1927) a mesuré les pH suivants: *Sphagnum tenellum* (avec les algues sphagnophiles) 4,0 à 4,3, *S. compactum* 4,5 à 4,6, *S. recurvum* 4,8. MAGDEBURG (1926) indique pour l'eau exprimée des touffes: *S. medium* pH = 5,4 à 5,5, *S. cuspidatum* 6,2, *S. acutifolium* 6,6.

[2] Dans les tourbières du Finisterre, DENIS (1922) a noté une zonation très

En ce qui concerne la concurrence vitale, les sphaignes sont caractérisés par leur faculté d'accroissement actif, soit en périphérie, soit en hauteur. Les parties intérieures et inférieures des touffes mortes persistent longtemps, alors que les extérieures et supérieures restent vivaces sur une profondeur de 5 à 15 cm. Selon HOEHN (l. c.), les coussinets du *Sphagnum medium* s'élèvent chaque année d'environ 25 mm. Seules les autres plantes capables d'une croissance aussi ou plus rapide, peuvent subsister dans les sphaignes.

Dans la sagne, la concurrence des phanérogames est considérablement atténuée pour les mousses, qui, pour la plupart, croissent en touffes serrées. Dans les stations sèches, elles ont cependant à lutter contre l'invasion des lichens; les sphaignes aquatiques sont parfois détruits par les algues chlorophycées et cyanophycées. Ils ont à lutter d'autre part contre l'invasion de certaines hépatiques: *Pellia, Marchantia, Cephalozia bicuspidata, Lepidozia reptans, etc.*

Les mousses jouent, avec certaines phanérogames, un rôle capital pour la formation de la tourbe. Les mousses turfigènes les plus importantes, qui se retrouvent à l'état de décomposition incomplète dans la tourbe, sont les suivantes: [1]

Sphagnum spec.
Camptothecium nitens
Hypnum cuspidatum
— *trifarium*
— *stramineum*
— *cordifolium*
— *giganteum*
— *lycopodioides*
— *aduncum*
— *fluitans*
— *revolvens*
— *intermedium*
Climacium
Polytrichum commune
— *strictum*
— *formosum*
Philonotis fontana
Aulacomnium palustre
Cinclidium stygium
Meesea tristicha
— *ventricosum*
— *bimum*
Dicranum Schraderi
Leucobryum glaucum

Nous pouvons distinguer, dans la sagne, plusieurs stations caractéristiques exclusives à cette formation:

---

nette des sphaignes, du centre à la périphérie du marais: *Sphagnum subsecundum* var. *intermedium-S. cuspidatum-S. recurvum-S. cymbifolium-S. acutifolium.* Ce fait s'observe nettement aussi dans les tourbières de notre pays.

[1] On trouvera dans l'ouvrage de FRÜH et SCHRÖTER (1904) des renseignements nombreux et intéressants sur ce sujet.

M. J. KOTILAINEN (1928, p. 108) distingue les 5 groupes de tourbes: 1° à *Sphagnum*, 2° à *Cypéracées-Sphagnum*, 3° à *Sphagnum-Cypéracées*, 4° à *Cypéracées*, 5° à *Amblystegium (Hypnum)-Cypéracées.*

Calliergon trifarium et *C. giganteum* sont les composants principaux, souvent même exclusifs, des couches inférieures et des tourbes subfossiles de l'époque du Renne (Schussenried), comme c'est le cas, d'autres fois, pour *Scheuchzeria.*

a) les *goilles* (Kolke), lacs, étangs en miniature, mares ou fosses de forme arrondie ou elliptique, dont l'eau est colorée généralement en brun. Leur profondeur, très variable, peut atteindre plusieurs mètres. Elles sont entourées de tourbe à sphaignes portant une callunaie ou une pinaie.

Immergées dans ces goilles se trouvent (avec *Utricularia*, etc.), des formes flottantes des *Sphagnum cuspidatum*, *S. fallax*, *S. riparium*, *S. laricinum*, *S. subsecundum* var. *intermedium*, *S. inundatum*, et, dans les goilles peu profondes: *S. subsecundum*, *Philonotis caespitosa*, *Mnium Seligeri*, *Drepanocladus exannulatus*, *D. fluitans*, *Calliergon giganteum*, *C. cordifolium*, etc. avec les hépatiques: *Aneura latifrons*, *A. incurvata*, *Gymnocolea inflata*, *Leptoscyphus anomalus*, *Cephalozia fluitans*, *C. connivens*, *Cephaloziella elaschista*, *C. striatula*, *C. Curnowii*, *Lepidozia setacea*, *Cladopus fluitans*.

Sur les bords des goilles, au contact de l'eau, se trouvent: *Sphagnum magellanicum*, *S. papillosum*, *S. cymbifolium*, *S. cuspidatum*, *S. recurvum*, *S. contortum*, *S. molluscum*, *S. subsecundum*, *S. Warnstorffii*, *S. acutifolium laxum*, *Drepanocladus* sp., *Campylium stellatum*, *Acrocladium cuspidatum*, *Philonotis caespitosa*, *Calliergon trifarium*, *Scorpidium*, *Cephalozia bicuspidata*, *Calypogeia Neesiana*, etc. L'atterrissement est dû principalement au développement de *Drepanocladus intermedius* et *Calliergon trifarium*.

b) les *replats* (Schlenken), petits plateaux ou dépressions concaves, émergés, mais très humides ou mouillés, souvent inondés (dans quel cas, ils sont remplis de sphaignes flottants ou de détritus). Avec *Andromeda*, *Oxycoccos*, *Trichophora caespitosa*, *Rhynchospora*, *Carex limosa*, *C. echinata*, etc., se trouvent les *Sphagnum papillosum*, *S. magellanicum*, *S. squarrosum*, *S. parvifolium*, *S. Girgensohnii*, *S. rubellum*, var. versicolor, *S. Warnstorffii* var. *viride*, *S. quinquefarium*, *S. acutifolium* var. *flavescens*, *S. laricinum*, *S. cymbifolium* var. *glaucescens*, *S. teres*, *S. subsecundum*, *S. cuspidatum*, *S. recurvum*, *S. contortum*, *S. fuscum*, *S. Russowii*, *S. molluscum*, etc. *Paludella*, *Scorpidium*, *Calliergon trifarium*, *C. stramineum*, *Drepanocladus lycopodioides*, *D. exannulatus*, *Acrocladium*, *Climacium*, *Aulacomnium*, *Philonotis caespitosa*, *P. marchica*, *Mnium Seligeri*, *etc. etc.*

Les agents principaux d'atterrissement sont, ici aussi, *Drepanocladus vernicosus*, *D. fluitans*, *Scorpidium*, *Calliergon trifarium*.

c) les *bosses* (Bülten), petites éminences arrondies, à contour circulaire, formées par des mousses croissant en coussinets. Leur hauteur varie entre 30 et 60 cm. (Düggeli 1903). Elles prennent naissance par le développement des sphaignes autour d'un centre résistant, qui peut être, par exemple, une touffe de *Calluna*, un arbuste, etc. Dans

certains cas, le *Leucobryum* peut former des bosses, les parties inférieures âgées se transformant en tourbe, comme pour les sphaignes.[1]

Chez les bosses qui ont atteint tout leur développement, on peut distinguer trois zones (JOSEPHY l. c.): une inférieure avec des sphaignes (*S. magellancium*, *S. cymbifolium*, etc.), *Drosera* sp., *Oxycoccos*; une zone moyenne dans laquelle les sphaignes luttent contre l'invasion des *Aulacomnium* et *Polytrichum strictum*, qui tendent à les remplacer peu à peu, et une zone supérieure, où les sphaignes (*acutifolia*) mélangés au *Polytrichum strictum*, tendent à disparaître, grâce à l'ombre portée par les arbustes couronnant la bosse.

L'élément principal formant la bosse est souvent le *S. fuscum*, d'autres fois, *S. rubellum* ou *S. acutifolium* varr. *viride*, *versicolor* et *rubrum*, ou encore *S. magellancium* varr. *purpurascens* et *versicolor*, *S. Rüssowii* et *S. Warnstoffii*, *S. Girgensohnii* avec *Vaccinium Vitis idaea*, *Aulacomnium*, *Polytrichum strictum* (*P. juniperinum* dans le Jura surtout), *Pohlia nutans* et var., *Dicranum Bergeri*, etc.

S. papillosum et *S. acutifolium* se rencontrent surtout à la base des bosses.

A la périphérie du marais, les bosses présentent, en général, une composition un peu différente, p. ex.:

Hylocomium Schreberi (8)	*Polytrichum strictum* (4)
Sphagnum acutifolium (4)	*Aulacomnium* (2)

Et, dans la forêt: *Dicranum undulatum*, *Hylocomium splendens*, *H. Schreberi*, etc.

Les bosses sèches, avec *Calluna*, *Vaccinium Myrtillus*, *Cladonia* sp. etc., ont *Hylocomium Schreberi*, *Polytrichum strictum*, *P. juniperinum*, *Climacium*, etc. (G. JOSEPHY l. c.).

Les hépatiques associées aux Sphaignes sont (d'après C. MEYLAN):

Scapanis irrigua et *paludicola*	*Odontoschisma sphagni* et *denudatum*
Lophozia marchica et *jurensis*	*Calypogeia sphagnicola*

[1] W. HÖHN (1917) a noté une élévation annuelle d'environ 25 mm. pour les bosses formées par *Sphagnum magellanicum*.

Selon P. ALLORGE (1927), les touffes très compactes et très profondes des *S. acutifolium*, *S. fuscum*, qui se trouvent dans les parties les plus sèches des tourbières, ainsi que celles du *S. magellanicum*, représentent un milieu biologique spécial très acide (pH 3,8—4,5), auquel sont spécialement adaptés les chamaephytes ligneux (*Ericacées* et *Vacciniées*, *Oxycoccos palustris*), les *Drosera*, les hépatiques: *Odontoschisma sphagni*, *Calypogeia sphagnicola*, *Coleochila anomala*, qui peuvent, ainsi que les lichens fruticuleux, détruire les sphaignes en s'étalant à la surface. Les algues spécialisées à ces sphaignes sont principalement des *Desmidiées* et *Diatomées: Mesotaenium macrococcum (Kutz.)*, *Tetmemorus minutus* De Bary, *Cosmarium obliquum* Nordst., *C. nasutum* N., *C. microsphinctum* N., *Staurastrum Capitulum* De Breb., *S. lanceolatum* Ach., ainsi que des *Rhizopodes* des genres *Amphitrema*, *Hyalosphaenia*, *Assulina*, *Heleopera*.

Dans les touffes d'*Aulacomnium* et de *Leucobryum: Lophozia Kunzeana* et *Cephalozia Loitlesbergeri.*

Dans la sphagnaie, comme l'a remarqué BRAUN-BLANQUET, les Sphaignes ont des valeurs différentes comme éléments édificateurs, consolidateurs, puis destructeurs des associations; *Polytrichum strictum* est surtout consolidateur, puis destructeur; *Aulacomnium* est un élément plus ou moins neutre.

Les parties herbeuses de la tourbière *(Moliniaie)* présentent *Sphagnum compactum, Leucobryum, Hylocomium Schreberi, Dicranum Bonjeani, Pohlia nutans*, et, lorsqu'elles sont très humides, *Sphagnum teres, S. recurvum, S. Warnstorffii.*

Dans la toundra à Polytrichs *(P. strictum, P. juniperinum)*, ceux-ci sont associés à *Hylocomium splendens, H. Schreberi* et à des lichens: *Cladonia pyxidata, C. digitata, Baeomyces* sp., *Icmadophila ericetorum*, etc.

Voici quelques associations, notées par G. JOSEPHY, sur les parois dénudées de la tourbe:

Dicranella cerviculata, Polytrichum strictum, Cladonia digitata, Icmadophila ericetorum, Baeomyces sp.

Dicranodontium longirostre, Georgia pellucida, Calypogeia Neesiana, Cephalozia connivens, Lepidozia reptans (dans les petites anfractuosités).

Preissia commutata, Marchantia polymorpha, Pellia epiphylla, Dicranella cerviculata.

Par l'exploitation de la tourbe, la végétation muscinale est profondément modifiée: l'asséchement qu'elle entraîne, fait disparaître les sphaignes; *Aulacomnium*, associé à *Climacium, Dicranum Bonjeani, Polytrichum strictum, P. commune*, résistent plus longtemps. Plus tard apparaissent, dans la Callunaie, avec *Thymus Serpyllum, Epilobium palustre, Galium uliginosum, G. palustre*, etc., les xérophiles ubiquistes *Dicranum scoparium, Hylocomium Schreberi, Drepanium ericetorum, Rhacomitrium lanuginosum, R. canescens, Pohlia nutans*, etc.

Lorsque le marais passe à la forêt, ce qui est souvent le cas, les sociétés de mousses des parties voisines de celle-ci comprennent différents éléments silvicoles tels que:

Hyclocomium splendens
— *Schreberi*
Thuidium tamariscinum
— *Philiberti*
Acrocladium
Scleropodium
Campylium stellatum
Drepanocladus arcuatus
Eurynchium striatum
Plagiothecium undulatum
Leucobryum
Polytrichum formosum
Jamesoniella autumnalis fo. *undulifolia*, etc.

Les sphaignes associés sont, dans ce cas; *S. squarrosum*, *S. quinquefarium*, *S. acutifolium*, *S. Girgensohnii.*

Succession des associations dans le marais

L'évolution normale du marais et la succession directe des associations végétales de cette formation est la suivante:

1° associations aquatiques,

2° atterrissement par les *Phragmites*, *Scirpus*, etc.,

3° telmatée, se transformant graduellement, suivant les conditions: ou bien en sagne, puis en callunaie; ou bien en marais plans, puis en fruticée,

4° le terme normal de cette évolution est la forêt.

Dans cette succession directe, la part que prennent les mousses dans la végétation va en décroissant. Dans certains cas, et dans certaines localités, on observe une succession inverse, à partir de la forêt, avec un développement graduellement plus considérable de la végétation muscinale.

Dans le marais lui-même, les sphaignes tendent à être remplacés par d'autres mousses: *Aulacomnium* et *Polytrichum*, à mesure que le desséchement s'accentue par suite de causes régulières ou accidentelles.

Sur la tourbe nue, G. Josephy (l. c.) a noté la succession suivante: *Dicranella cerviculata* + *Pellia epiphylla*, ou bien *Campylopus turfaceus* + *Ceratodon*, sont remplacés peu à peu par *Polytrichum strictum.*

Sociétés aquatiques

Les sociétés des mousses aquatiques proprement dites, c.-à-d. vivant constamment dans ou sous l'eau, appartiennent, soit au limnobenthos, végétation immergée, fixée sur les pierres (mousses lithophiles), sur la terre ou le limon (m. pélophiles), soit au pléuston, flottant librement dans l'eau.

Comme pour celles des mousses aériennes, la composition de ces sociétés est sous la dépendance immédiate des conditions écologiques: température, lumière, composition et réaction chimique, etc.

Dans le milieu aquatique, les plantes sont préservées des températures extrêmes, chaudes ou froides: ceci est important pour les mousses de la zone haut-alpine, dont la période de végétation peut commencer assez tôt au printemps: lorsque la surface de l'eau, dans les mares, est encore gelée, la température, sur les bords, peut s'élever, au soleil, à + 15° et au-dessus.

Le milieu aquatique présente des conditions fort différentes sous le rapport de la limpidité, c.-à-d. la transparence à la lumière: eaux limpides, troubles, limoneuses, vaseuses, etc. Les eaux habituellement troubles, contenant beaucoup de matière en suspension, sont, dans la règle, dépourvues de mousses, ou en sont très pauvres.[1]

D'autre part, la végétation muscinale aquatique est d'autant plus développée que l'eau est plus aérée, c.-à-d., riche en oxygène dissout: elle est plus développée dans les eaux fraîches que dans celles susceptibles de s'échauffer; elle est plus développée aussi dans les eaux agitées que dans les eaux calmes. La composition des sociétés muscinales est différente dans les eaux immobiles, stagnantes, et dans les eaux courantes à mouvement plus ou moins rapide. C'est dans les parties les plus rapides du courant, les chutes et les cascades, que les mousses se fixent de préférence.

Les facteurs biotiques ont, pour les mousses, moins d'importance dans le milieu aquatique que dans celui aérien, la concurrence vitale étant, dans la règle, moins active.

Le facteur le plus important qui détermine la composition des sociétés des mousses aquatiques, paraît être la composition chimique de l'eau, avec laquelle ces végétaux sont en contact immédiat et continuel par toute leur surface. Les sociétés des eaux relativement riches en sels minéraux dissous: eaux calcaires à réaction alcaline, sont différentes des celles des eaux achaliciques peu minéralisées, à réaction neutre ou même acide.

Nous pouvons classer les sociétés des mousses aquatiques de la façon suivante:

A. sociétés des eaux stagnantes ou à courant très faible,

B. des eaux à courant rapide.

Pour chacune de ces catégories, il faut distinguer:

a) les eaux relativement riches en sels dissous, à réaction alcaline,

b) les eaux faiblement minéralisées, à réaction neutre ou acide.

Ces distinctions valent non seulement pour les mousses immergées, mais aussi pour les sociétés vivant dans le voisinage immédiat de l'eau dans des stations temporairement émergées mais sujettes à des submersions fréquentes et parfois prolongées.

---

[1] Le Rhône, en amont du Léman, le Rhin en amont du Bodan, sont des exemples typiques de cette règle.

La quantité de matières solides en suspension charriée par le Rhône varie de 0,001 gr. par litre en février (soit 1133 tonnes par jour) à 2 gr. par litre en août (1,121,605 tonnes p. j.) à la Porte du Scex. Pour la Dranse à Martigny-Bourg, de 0,004 gr. p. l. (1000 t. p. j.) à 33 gr. env. p. l. (1,913,651 t. p. j.) (en juillet 1909).

Dans la catégorie des mousses des eaux stagnantes ou à courant très faible rentrent, par exemple, les sociétés des mares, goilles, étangs, bassins de fontaines, puis celles des lacs. Relativement à ces dernières, il faut remarquer cependant que les mousses vivant sur les rives des lacs exposées au mouvement très violent des vagues, sont bien différentes de celles des eaux stagnantes.

Nous avons vu, à propos des marais, quelles sont les espèces associées dans les mares et les goilles de la telmatée et de la sagne. Aux espèces déjà mentionnées, il faut encore ajouter les suivantes:

Aulacomnium palustre var. *submersum*, *Climacium* var. *fluitans*, *Drepanocladus Wilsoni* var. *giganteus*, *D. hamifolius*, *D. Schulzei.*

Et, dans la zone alpine: *D. purpurascens* et *D. Rotae.* Puis les hépatiques du pléuston: *Riccia fluitans* et *Ricciocarpus natans.*

Dans les bassins de fontaine, nous trouvons associés: *Rhynchostegium rusciforme*, *Fontinalis antipyretica*, *Fissidens crassipes*, *F. Mildeanus*, *Octodiceras* (Tessin).

Les sociétés constamment submergées des lacs comprennent[1] surtout les espèces suivantes:

Eucladium var. *lacustre* (Léman)
Fissidens crassipes var. *lacustris* (Léman)
— *adiantoides* var. *lacustris* (Bodan).
Fontinalis antipyretica
— *gracilis*
— *arvernica* (Ceresio)
— *Kindbergii* (Ceresio)
Thamnium Lemani (Léman)
Brachythecium rivulare v. *lacustre* (Léman)
Hygroamblystegium irriguum
— *fluviatile*
Hygrohypnum palustre
v. *subsphaericarpon*, etc.

Parmi les sociétés aquatiques des cours d'eau de la zone inférieure, à courant relativement rapide, ou fort, nous pouvons distinguer:

1° celles des grands courants: fleuves et rivières, tels que le Rhin et ses affluents principaux. La minéralisation et l'alcalinité de leur eau exclut de ces sociétés les éléments calcifuges neutrophiles.

Les associations principales de ces cours d'eau sont les suivantes:
Hymenostyliaies à *H. curvirostre* v. *cataractarum.*
Fissidentaies: à *F. crassipes, F. Mildeanus, F. rufulus, F. grandifrons.*
Schistidiaies à *S. rivulare.*

---

[1] L'eau des grands lacs du plateau suisse est, dans la règle, assez faiblement minéralisée (Léman 0,160 à 0,200 gr. résidu sec p. litre).

Les lacs alpins ont peu ou pas de mousses aquatiques proprement dites, du fait, probablement, qu'ils gèlent jusqu'au fond dans la zone où ces végétaux pourraient s'établir.

Je ne trouve dans mes notes qu'une mention du *Bryum neodamense* forma, vivant sur le fond du Lac Lioson (1851 m.) à 1 m. env. de profondeur.

Cinclidotaies: à *C. aquaticus*, *C. riparius*, *C. danubicus*, *C. fontanaloides* (celle-ci est la moins calciphile).
Hydrobryaies: à *B. ventricosum* v. *squarrosum.*
Fontinalaies: à *F. antipyretica*, *F. gracilis.*
Rhynchostégiaies: à *R. rusciforme.*
Hygroamblystégiaies: à *H. irriguum*, *H. fluviatile*, *H. fallax.*
Cratoneuraies: à *C. irrigatum.*
Hygrohypnaies: à *H. palustre.*
Orthotrichum Rudolphianum, *Dialytrichia*, *Trichostomum Baurianum*, etc. font aussi partie de ces sociétés.

Puis les sociétés, souvent très développées, des ruisseaux et rivières, à eau alcaline, descendus des chaînes calcaires du Jura et des Préalpes:
Fissidentaies à *F. crassipes*, *F. Mildeanus.*
Cinclidotaies.
Hydrobryaies à *B. ventricosum*, *B. neodamense* v. *immersum.*
Fontinalaies.
Rhynchostégiaies à *R. rusciforme.*
Brachythéciaies à *B. rivulare* v. *fluitans.*
Hygroamblystégiaies à *H. irriguum.*
Hygrohypnaies à *H. palustre* v. *subsphaericarpum*, etc.
comprenant aussi les hépatiques: *Aplozia riparia* varr. *hydrophila* et *potamophila*, *Chiloscyphus polyanthus* et var. *rivularis*, etc.

Exemples de relevés:

1° Ruisseau sur Aran, Lavaux, 600 m., sur les pierres tuffeuses submergées, (1 m²) *(Brachythéciaie* à *B. rivulare* avec *Rhynchostegium rusciforme):*

Brachythecium rivulare 5
Rhynchostegium rusciforme 3
Hygrohypnum palustre subsphaericarpon 3
Fissidens crassipes 2
Hygroamblystegium filicinum 2

2° Torrent à Saubraz, pied du Jura (Vaud) (690 m.), sur 5 m² *(Cinclidotaie):*

Cinclidotus fontinaloides 5
Fontinalis antipyretica 5
Brachythecium rivulare var. *cataractarum* 5
Rhynchostegium rusciforme 3
Cinclidotus aquaticus 1
Hygrohypnum palustre subsphaericarpon 1
— *pseudo-ochraceum*

Dans les zones supérieures, à ces espèces, viennent s'ajouter:
dans les eaux alcalines: *Hygrohypnum ochraceum*, *Cratoneuron irrigatum*, *C. virescens*, *Bryum Schleicheri* fo. *fluitans*, etc.,
dans les eaux faiblement minéralisées à réaction neutre ou à peu près: *Drepanocladus exannulatus*, *D. purpurascens*, *D. Rotae*, *Hygrohypnum dilatatum*, *H. molle*, *H. alpinum*, *H. cochlearifolium*, *Diobelon* var. *frigidus*, *Grimmia mollis* fo. *immersa*, *Rhacomitrium aciculare*, *Pohlia gracilis* var., *P. Ludwigii* var., *Fonti-*

nalis squamosa, *Alicularia compressa*, *Scapania undulata*, et var. *aquatiformis*, *S. uliginosa*, *S. obliqua*, *Aplozia cordifolia*, *Chiloscyphus*, *Marsupella aquatica*, *Aneura sinuata*, *Eucalyx obovatus* et var. *rivularis*, etc.

Les sociétés ripariales de mousses vivant au voisinage immédiat de l'eau, sur les rives des lacs, des étangs ou celle des rivières et ruisseaux, sont composées d'espèces aériennes hydrophiles-amphibies et ne peuvent rentrer dans la catégorie des sociétés aquatiques proprement dites.

Je dois me borner à cet exposé sommaire et très incomplet des grandes lignes de la synécologie bryologique de notre pays. Comme je l'ai dit, l'étude sociologique des bryophytes en est encore à ses commencements.

IIME PARTIE

Bryogéographie floristique et génétique

(Chorologie)

Eléments de la flore

a) Eléments géographiques

Notre territoire, compris entre 2 degrés de latitude sur 5 degrés de longitude, est trop peu étendu pour qu'il soit possible d'y distinguer des secteurs géographiques à flore différente. Mais, grâce aux différences considérables d'altitude et de climat qu'il présente, les flores des différentes zones et des différentes régions sont bien distinctes.

La répansion des mousses dans l'espace étant plus générale et plus uniforme que celle des phanérogames, les groupes géographiques et leurs subdivisions peuvent être réduits ici aux principaux.

Nous étudierons les mousses de la Flore suisse d'après la répartition actuelle des espèces: 1° en Europe, 2° sur la Terre (répartition mondiale).

I. Répartition européenne des mousses suisses

Nous pouvons répartir les composants de la Flore des Mousses de notre pays dans les groupes suivants:

1° Groupe ubiquiste européen
2° » central-européen
3° » atlantique européen et atlantique-méditerranéen
4° » méditerranéen proprement dit
5° » méridional-européen
6° » boréal et subarctique-alpin
7° » alpin proprement dit
8° » endémique suisse.

1° Le *groupe ubiquiste européen*, comprenant les espèces répandues dans toute l'Europe (à l'exception de l'Europe arctique), est relativement peu nombreux; ce qui correspond au fait que les mousses ont des aires de répansion en général bien délimitées.

Sphagnum cymbifolium
— *papillosum*
— *compactum*
— *squarrosum*
— *medium*
— *cuspidatum*
— *recurvum*
— *acutifolium*
— *fuscum*
— *rubellum*
— *subsecundum*
Phascum cuspidatum
Pleuridium alternifolium
Weisia viridula
Dicranum scoparium
Fissidens bryoides
— *taxifolius*
— *adiantoides*
Pottia lanceolata
— *intermedia*
— *truncata*
— *minutula*
Pterygoneurum cavifolium
Barbula fallax
— *convoluta*
— *inguiculata*
Didymodon rubellus
Tortula muralis
Syntrichia ruralis
Tortella tortuosa
Ceratodon purpureus
Grimmia pulvinata
Schistidium apocarpum
Rhacomitrium canescens
— *lanuginosum*
Hedwigia
Amphidium Mougeoti
Orthotrichum anomalum
— *leiocarpum*
— *pumilum*
— *affine*
Encalypta vulgaris
— *ciliata*
— *rhabdocarpa*
Funaria hygrometrica
Physcomitrium piriforme
Pohlia nutans
— *cruda*
Mniobryum albicans
Leptobryum
Bryum pendulum
— *turbinatum*
— *argenteum*
— *caespiticium*
— *alpinum*
— *capillare*
— *ventricosum*
Mnium rostratum
— *cuspidatum*
Bartramia pomiformis
Philonotis fontana
Aulacomnium palustre
Pogonatum urnigerum
— *nanum*
— *aloides*
Polytrichum commune
— *juniperinum*
— *piliferum*
Fontinalis antipyretica
Leucodon sciuroides
Neckera crispa
— *complanata*
Leskea polycarpa
Anomodon viticulosus
Thuidium abietinum
— *tamariscinum*
Isothecium myurum
Homalothecium sericeum
Camptothecium lutescens
Brachythecium populeum
— *velutinum*
— *salebrosum*
— *rivulare*
— *rutabulum*
Amblystegium serpens
— *irriguum*
— *filicinum*
Hypnum chrysophyllum
— *exannulatum*
— *fluitans*
— *molluscum*
— *cupressiforme*
— *palustre*
— *giganteum*
— *cuspidatum*
Hylocomium Schreberi
— *splendens*
— *squarrosum*
Rhytidium

2° *Groupe central-européen.* Ce groupe, qui représente le gros de la flore de notre pays, comprend les nombreuses espèces répandues dans toute l'Europe moyenne; il embrasse l'élément silvatique de la subdivision central-européenne du territoire nordique, de DRUDE.

Ces espèces, dont beaucoup peuvent être qualifiées de *panboréales*, sont trop nombreuses pour pouvoir être énumérées ici.

3° *Groupe atlantique européen et atlantique-méditerranéen.* Espèces hygrothermiques dont le centre de dispersion se trouve sur les côtés occidentales de l'Europe; elles sont caractéristiques pour le climat océanique.

Avec BRAUN-BLANQUET (P ALLORGE, 1924, p. 1183) on peut distinguer, dans le groupe atlantique européen, des espèces:

a) euatlantiques (Eu.), qui se rencontrent dans tout le domaine atlantique européen, ou dans un de ses secteurs, sans en dépasser les limites ou en restant très rares au delà;

b) subatlantiques, qui, tout en ayant leur maximum de fréquence dans le domaine atlantique, dépassent plus ou moins largement ses limites et s'avancent dans le bassin de la Méditerranée (m), ou dans l'Europe centrale, devenant de plus en plus rares à mesure qu'elles s'éloignent de leur aire principale actuelle;

c) euryatlantique, qui se rencontrent à la fois dans le domaine atlantique européen et dans le domaine atlantique nord-américain *(Orthotrichum rivulare* p. ex.).

Sphagnum auriculatum
Andreaea Huntii
— *molle*
Archidium (m)
Ephemerum sessile
Hymenostomum squarrosum
Oreoweisia Bruntoni
Dicranum strictum
— *viride*
— *fulvum*
— *spurium*
— *Sauteri*
Camplopus turfaceus
— *subulatus*
— *atrovirens* (m)
— *flexuosus*
— *fragilis*
— *polytrichoides* (m)
— *brevipilus* (m)
Leucobryum albidum
Fissidens incurvus
— *rivularis* (Eu)
— *crassipes*
— *rufulus*
— *bryoides*
Fissidens taxifolius
— *adiantoides*
— *cristatus*
Pottia Heimii
Leptodontium flexifolium (Eu)
Trichostomum cylindricum
— *caespitosum* (m)
— *mutabile* (m)
— *litorale* (Eu)
Barbula sinuosa (m)
— *Hornschuchiana*
— *paludosa*
Tortula cuneifolia (m)
— *canescens* (m)
Syntrichia subulata (m)
— *papillosa*
— *laevipila* (m)
— *ruraliformis*
Dialytrichia (m)
Seligeria calcarea (Eu)
— *acutifolia*
— *recurvata*
Brachyodus
Campylosteleum
Ceratodon conicus (m)

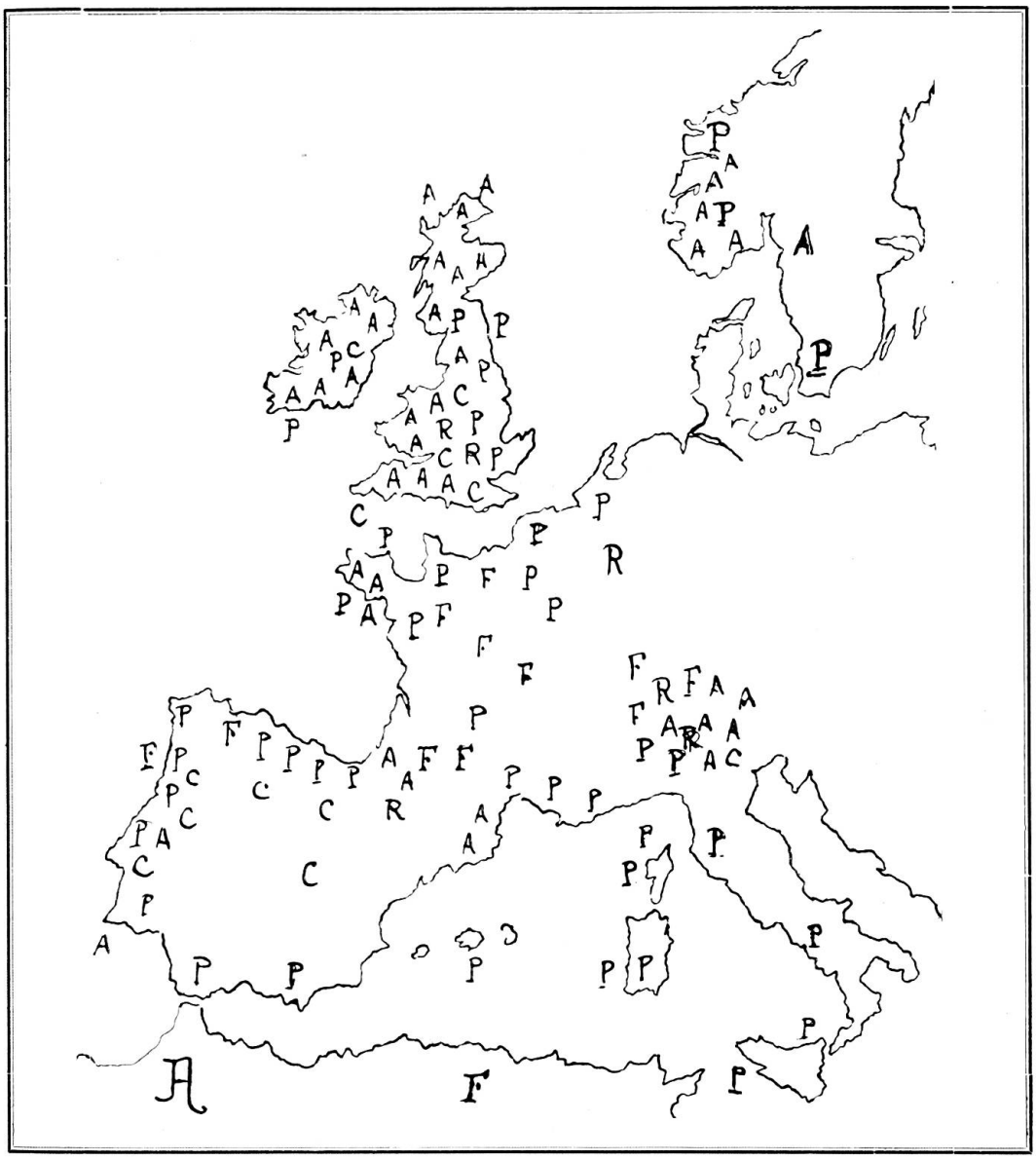


Fig. 3

Répansion d'espèces de l'élément atlantique (I)

A *Campylopus atrovirens:*
Europe: Portugal, Espagne, Pyrénées, Bretagne, Grande-Bretagne, Irlande, Norvège (jusqu'à 65° 6), Suède, Alpes suisses et tyroliennes, Tirol et Tessin insubriens.
Suisse: Alpes, Tessin.
Afrique: Cameroun.

C *Campylopus polytrichoides:*
Europe: occidentale et méridonale, presqu'île ibérique, Angleterre, Irlande, Belgique, Tyrol italien, Tessin.
Suisse: région insubrienne.
Afrique: Madère, Açores, Algérie.
Amérique méridionale: Brésil.

F *Fissidens grandifrons:* **Europe:** Espagne, Pyrénées, France occidentale et centrale, Vallée du Rhin.
Suisse: Rhin et ses affluents jusqu'au lac de Neuchâtel.
Afrique: Algérie, Abyssinie.
Amérique septentrionale.

R *Fissidens rivularis:* **Europe:** Pyrénées, Grande-Bretagne, Argonne, Suisse.
Suisse: Rheinfelden, Tessin.

P *Ptychomitrium polyphyllum:* **Europe:** Portugal, Espagne septentrionale, Baléares, Pyrénées, France occidentale, Grande-Bretagne, Irlande, Norvège (jusqu'à 62°), Suède, Allemagne, Suisse, Tyrol, Italie, Corse, Sardaigne, Sicile.
Suisse: Valais, Berne, Zurich, St-Gall (Vallées à fœhn), région insubrienne.

Grimmia decipiens
— *Mühlenbeckii*
— *montana*
Dryptodon patens
Rhacomitrium protensum
— *affine*
— *heterostichum*
Brachysteleum polyphyllum
Zygodon viridissimus (m)
— *rupestris*
— *gracilis*
— *Forsteri*
Ulota americana
— *Drummondii*
Orthotrichum cupulatum
— *diaphanum*
— *Sturmii*
— *stramineum*
— *tenellum*
— *rivulare*
— *Shawii*
— *Lyellii*
Schistostega
Tetrodontium Brownianum
Funaria dentata (m)
Anomobryum juliforme (m)
Epipteryggium Tozeri (m)
Bryum bicolor (m)
— *versicolor* (m)
— *Klinggraeffii* (m)
— *alpinum* (m)
— *Stirtoni*
Bryum Barnesi
Mnium hornum
— *undulatum*
Aulacomnium androgynum
Breutelia (Eu)
Philonotis rigida (m)
— *caespitosa*
Catharinea tenella
— *crispa*
Pogonatum nanum (m)
Diphyscium
Buxbaumia indusiata
Fontinalis squamosa
Cryphaea (m)
Neckera pumila
— *crispa*
— *Besseri*
Homalia trichomanoides
Pterygophyllum lucens
Pterogonium (m)
Heterocladium heteropterum
Platygyrium
Isothecium myosuroides
Homalothecium Philippeanum (m)
Camptothecium lutescens (m)
Brachythecium laetum (m)
Eurynchium speciosum
— *Stokesii*
— *striatum*
— *striatulum* (m)
— *pallidirostrum* (m)
Rhynchostegiella Teesdalei (m)

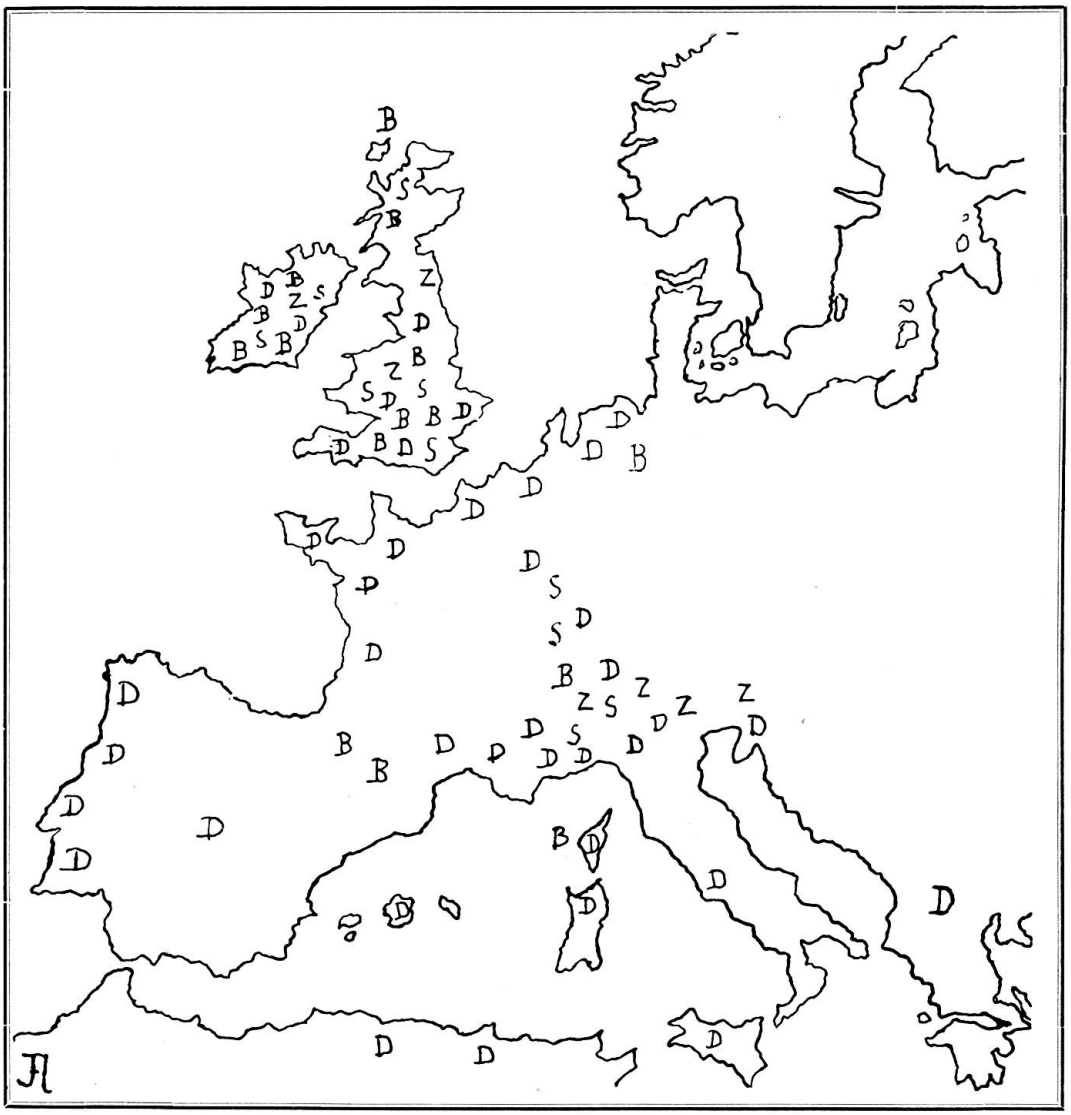


Fig. 4

Répansion d'espèces de l'élément atlantique (II)

D *Dialytrichia Brebissoni:* **Europe** méridionale et centrale: Portugal, Baléares, France occidentale et méridionale, Angleterre, Irlande, Belgique, Hollande, Luxembourg, Province rhénane, Vallée du Rhin, Suisse, Tyrol, Italie, Sardaigne, Sicile, Trieste, Istrie, Macédoine.
Suisse: régions insubrienne, rhodanienne, rhénane.
Afrique: Algérie.

Z *Zygodon gracilis:* **Europe:** Angleterre, Irlande, Suisse, Alpes de Bavière et du Tyrol, Algau.
Suisse: Préalpes (Rigi-Kaltbad).

B *Breutelia arcuata:* **Europe:** Grande-Bretagne, Far Öer, Norvège (jusqu'à 60° 44), Westfalie, Suisse, Pyrénées, Corse.
Suisse: lac des Quatre Cantons, lac de Thoune.

S *Sematophyllum demissum:* **Europe:** Grande-Bretagne, Irlande, Norvège méridionale, Lorraine, Alsace, Vosges, Tessin, Italie supérieure.
Suisse: région insubrienne.

Rhynchostegiella curviseta (m)
Sematophyllum demissum
Thamnium alopecurum
Plagiothecium undulatum
— *latebricola*
Isopterygium elegans
— *silesiacum*
— *depressum*
Hypnum polygamum
— *imponens*
Hypnum ericetorum
— *resupinatum*
— *eugyrium*
— *Haldanianum* (m)
Hylocomium brevirostre
— *loreum*
Plagiochila spinulosa
Calypogeia arguta
Lepidozia pinnata
Scapania compacta

4° *Groupe méditerranéen.* Les espèces ayant leur centre de dispersion européen dans la région méditerranéenne, et qui se retrouvent en Suisse, sont les xérothermiques suivantes, pour la plupart calcicoles-basiphiles ou indifférentes.

La Flore des Mousses de la Suisse ne comprend que deux espèces rentrant dans le groupe des éléments exclusifs de la région méditerranéenne: *Timmiella Barbula* et *Entosthodon Templetoni.*

Acaulon piligerum
Phascum curvicollum
— *rectum*
Aschisma carniolicum
Hymenostomum tortile
Gymnostomum calcareum
Weisia crispata
— *rutilans*
— *Ganderi*
Fissidens Arnoldi
— *cyprius*
Trochobryum
Pottia Starkeana
— *mutica*
Didymodon ligulifolius
Trichostomum pallidisetum
— *cuspidatum*
— *nitidum*
— *Ehrenbergii*
Barbula revolvens
Hyophila riparia
Pleurochaete
Timmiella anomala
— *Barbula*
Crossidium squamiferum
— *griseum*
Syntrichia inermis
Grimmia crinita
— *tergestina*
— *tergestinoides*
— *Lisae*
Orthotrichum microcarpum
Brachysteleum incurvum
Entosthodon Templetoni
Funaria mediterranea
Bryum torquescens
— *gemmiparum*
— *murale*
Bartramia stricta
Neckera turgida
Leucodon morensis
Antitrichia
Habrodon
Leptodon
Fabronia pusilla
— *octoblepharis*
Thuidium pulchellum
Brachythecium Rotae
Rhynchostegiella tenella
Rhynchostegium rotundifolium
Eurynchium meridionale
— *circinatum*

Riella Reuteri
Targionia
Tesselina

Grimaldia fragrans
Sphaerocarpus texanus

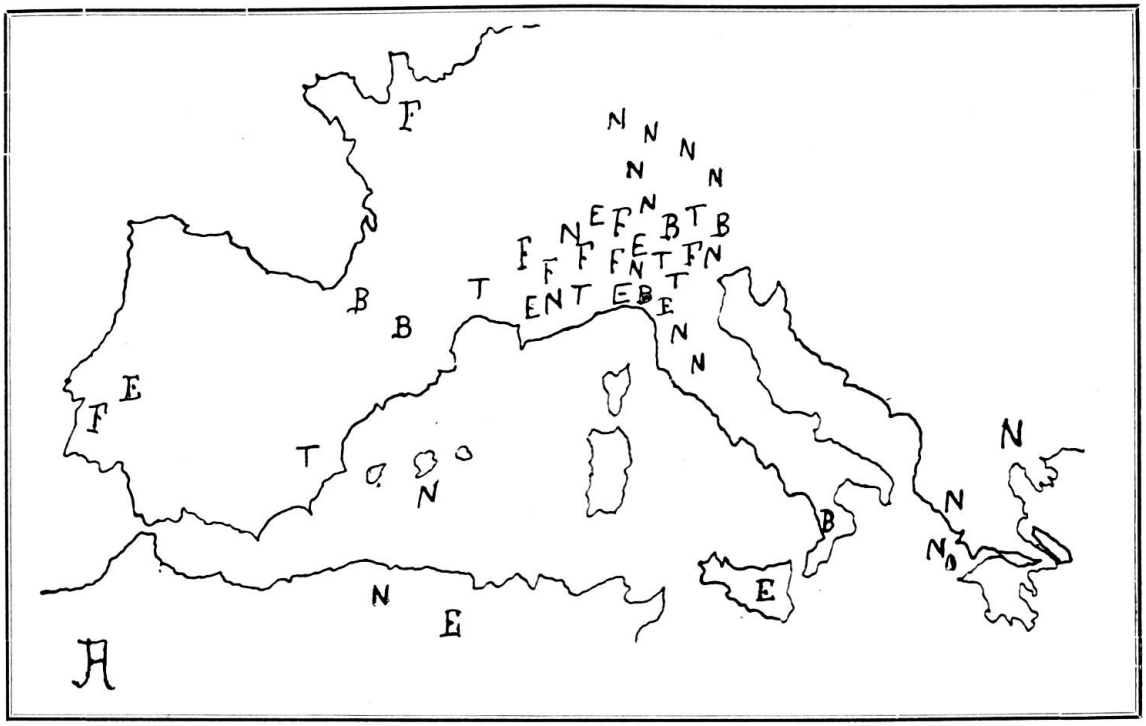


Fig. 5

Répansion d'espèces de l'élément méditerranéen

E *Trichostomum Ehrenbergii:* **Europe** méridionale: Portugal, Provence, Ligurie, Province de Côme, Emilie, Sicile.
Suisse: région des lacs: Léman (Lavaux), région rhénane (Rümlikon).
Afrique méditerranéenne.
Asie mineure.

T *Timmiella anomala:* **Europe:** Espagne, France méridionale, Suisse et Italie (région insubrienne).
Suisse: Tessin et Ilot insubrien de Mazembroz (Valais).
Asie: Himalaya, Penjab.
Amérique septentrionale: Californie, Floride.

B *Braunia alopecura:* **Europe:** Pyrénées, Tessin, Tirol, Italie méridionale.
Suisse: région insubrienne.

F *Fabronia octoblepharis:* **Europe:** Algarve, Alpes maritimes, Var, Calvados, Tessin, Tyrol.
Suisse: région insubrienne.

N *Neckera turgida:* **Europe:** Baléares, Provence, Alpes, Jura, Rhön, Fichtelgebirge, Thuringe, Italie, Macédoine, Céphalonie, Leucate.
Suisse: Jura vaudois et neuchâtelois, Valais (Chaîne des Aiguilles-Rouges et Chaîne helvétique).

5° *Groupe méridional-européen.* Espèces propres à la partie méridionale du continent européen, s'avançant, pour la plupart, jusqu'à la région boréale, mais y devenant rares et souvent stériles.

Acaulon triquetrum
Pleuridium nitidum
— *subulatum*
Dicranoweisia cirrata
Dicranum flagellare
Fissidens pusillus
— *Mildeanus*
— *Bambergeri*
Pachyfissidens grandifrons
Octodiceras
Eucladium verticillatum
Pottia minutula
Pterygoneurum subsessile
— *cavifolium*
— *lamellatum*
Didymodon tophaceus
— *luridus*
— *cordatus*
Trichostomum crispulum
— *viridulum*
— *Bambergeri*
Barbula vinealis
— *gracilis*
— *Hornschuchiana*
— *revoluta*
Aloina aloides
— *ambigua*
Tortella inclinata
— *caespitosa*
Tortula atrovirens
Syntrichia pulvinata
— *montana*
— *alpina*
— *spuria*
— *Fiorii*
Schistidium brunnescens
Grimmia orbicularis
Grimmia trichophylla
— *leucophaea*
Cinclidotus sp.
Orthotrichum Sardagnanum
— *patens*
Braunia
Entosthodon ericetorum
Funaria microstoma
Physcomitrium acuminatum
Mniobryum carneum
Bryum atropurpureum
— *arenarium*
— *Mildeanum*
— *obconicum*
Philonotis marchica
— *laxa*
Fontinalis Kindbergii
— *arvernica*
Anacamptodon
Anomodon rostratus
— *tristis*
Homalothecium sericeum
Cylindrothecium concinnum
— *Schleicheri*
— *cladorrhizans*
Leskea tectorum
Pseudoleskea Artariaei
Thuidium punctulatum
Brachythecium campestre
Rhynchostegium confertum
— *megapolitanum*
Eurynchium Schleicheri
— *Vaucheri*
— *crassinervium*
Amblystegium varium
— *fluviatile*
Drepanium lacunosum

6° *Groupe boréal-alpin et subarctique-alpin.* Espèces communes à la chaîne des Alpes, ainsi qu'aux montagnes de l'Europe boréale: Alpes scandinaves, montagnes britanniques, et aux zones subarctique et arctique.

Les espèces désignées par (A) ont leur centre de répansion européenne dans la chaîne des Alpes; celles désignées par (a), appartiennent à l'élément arctique-alpin.

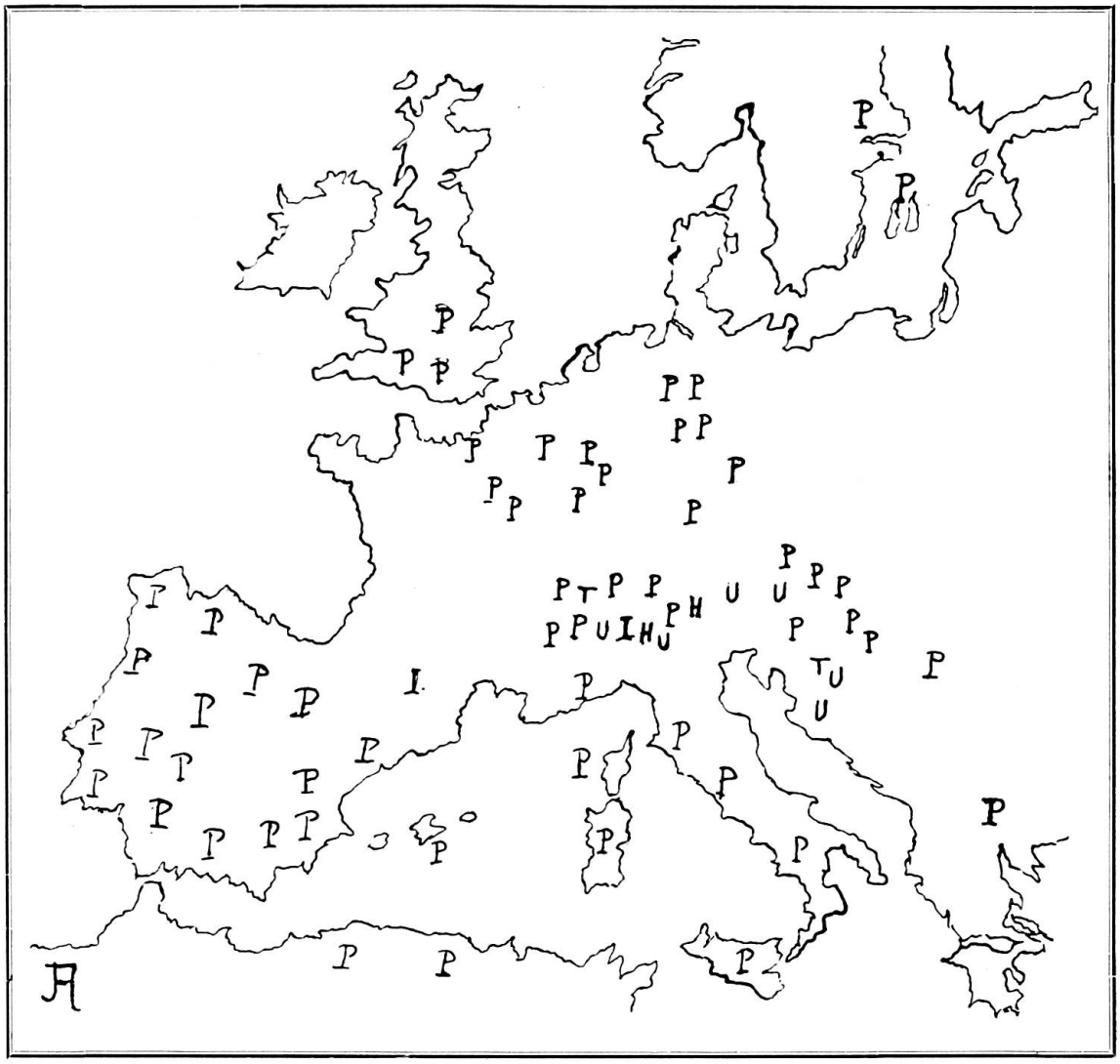


Fig. 6

Répansion d'espèces de l'élément méridional

T *Trochobryum carniolicum:* **Europe**: Carniole, *Suisse* (Stäfa au lac de Zurich).

P *Pleurochaete squarrosa:* **Europe**: fréquent dans l'Europe méridionale, du Portugal en Macédoine, rare et stérile dans l'Europe centrale.
Suisse: régions insubrienne, rhénane, des lacs Léman et Neuchâtel.
Afrique: Açores, Canaries, Algérie.
Asie: Caucase, Perse, Himalaya occidental, Yunnan.
Amérique septentrional: Tenessee et Texas (RR).

H *Haplohymenium triste:* **Europe**: Suisse et Italie; région insubrienne.
Asie: Himalaya, Nepal, Tibet occidental, Chine occidentale.
Amérique septentrionale: Canada.

U *Thuidium pulchellum:* **Europe**: Région insubrienne suisse et italienne, Dalmatie.

Andreaea petrophila
— *Rothii*
— *crassinervia*
— *nivalis* (A)
Stylostegium (A)
Blindia acuta
Anoectangium compactum
Weisia Wimmeriana (a)
Dicranoweisia crispula (a)
— *compacta* (A)
Rhabdoweisia fugax
Aongstroemia (A)
Cynodontium schisti
— *alpestre*
— *gracilescens*
— *torquescens*
— *polycarpum*
Oncophorus virens
— *Wahlenbergii* (a)
Diobelon
Trematodon brevicollis (A)
Dicranella Grevilleana
Dicranum fulvellum (a)
— *Starkei* (A)
— *falcatum* (A)
— *Blyttii*
— *Muehlenbeckii*
— *brevifolium*
— *groenlandicum*
— *neglectum* (a)
— *elongatum* (a)
— *Bergeri*
— *congestum*
— *fuscescens*
— *longifolium*
— *albicans* (A)
Campylopus Schwarzii (A)
— *Schimperi* (A)
— *alpinus*
Dicranodontium aristatum
— *circinatum*
Metzleria
Ditrichum glaucescens
— *nivale*
Pottia latifolia (a)
Didymodon alpigenus (a)
— *giganteus*
Desmatodon latifolius (a)
— *systilius* (a)
— *obliquus* (a)
Lesmatodon Laureri
Aloina brevirostris (a)
Barbula icmadophila (A)
Tortula obtusifolia (A)
Syntrichia mucronifolia (a)
Schistidium lineare
— *alpicola* (A)
— *gracile* (a)
Grimmia Doniana
— *unicolor*
— *apiculata* (A)
— *contorta*
— *elongata*
— *funalis* (A)
— *torquata* (a)
— *caespiticia*
— *sessitana* (A)
— *subsulcata* (A)
— *alpestris* (A)
— *mollis* (a)
Dryptodon atratus
Rhacomitrium sudeticum
— *fasciculare*
— *affine*
— *microcarpum*
Amphidium lapponicum
Ulota curvifolia
Orthotrichum Schubartianum
— *perforatum*
— *alpestre* (a)
— *Arnellii* (a)
— *Killiasii* (a)
Encalypta commutata
— *ciliata*
— *rhabdocarpa* (a)
— *apophysata* (A)
Dissodon Froehlichianus (a)
— *splachnoides* (a)
Tayloria splachnoides
— *acuminata*
— *tenuis*
Tetraplodon urceolatus (a)
— *mnioides* (a)
Mielichhoferia nitida
— *elongata*
Anomobryum filiforme
Plagiobryum Zierii
— *demissum*
Pohlia acuminata
— *commutata*

Pohlia polymorpha
— *elongata*
— *longicolla*
— *cucullata* (a)
— *Ludwigii*
— *sphagnicola* (a)
— *pulchella* (a)
Mniobryum vexans (A)
Bryum arcticum
— *inflatum*
— *Kindbergii*
— *archangelicum*
— *Graefianum*
— *Kaurinianum*
— *mamillatum*
— *cernuum*
— *fallax*
— *sagittaefolium*
— *oeneum*
— *versisporum*
— *acutum*
— *claviger*
— *Dixoni*
— *limosum*
— *Blindii* (A)
— *oblongum*
— *pycnodermum*
— *microstegium*
— *arctogaeum*
— *cirratum*
— *clathratum*
— *Culmannii* (A)
— *Lindbergii*
— *arduum*
— *pseudo-Kunzei* (A)
— *Jackii* (A)
— *pallescens*
— *subrotundum*
— *Sauteri* (A)
— *Muehlenbeckii*
— *elegans*
— *obtusifolium*
— *Duvalii*
— *Schleicheri* (A)
Mnium lycopodioides
— *orthorrhynchum*
— *hymenophylloides*
— *subglobosum* (a)
Cinclidium stygium (a)
Paludella (a)
Amblyodon
Meesea triquetra (a)
— *trichodes* (a)
Catoscopium (a)
Bartramia ithyphylla (a)
Plagiopus
Conostomum (a)
Philonotis seriata (A)
— *alpicola* (a)
Timmia bavarica
— *austriaca* (a)
— *norvegica* (a)
— *comata*
Oligotrichum
Polytrichum sexangulare (a)
— *alpinum*
Myurella julacea (a)
— *apiculata* (a)
Leskea catenulata
Pseudoleskea patens
— *filamentosa*
— *radicosa*
— *tectorum*
Heterocladium squarrosulum
Helodium Blandowii (a)
Lesquereuxia saxicola
— *striata*
Orthothecium intricatum
— *chryseum* (a)
— *strictum* (a)
Ptychodium spp. (A)
Camptothecium Geheebii (a)
Brachythecium turgidum (a)
— *collinum* (a)
— *plumosum*
— *trachypodium*
— *Starkii*
— *glaciale* (a)
— *gelidum* (a)
— *reflexum*
— *Thedenii*
— *erythrorhizon*
— *latifolium* (a)
Eurynchium diversifolium
— *cirrosum* (a)
Isopterygium pulchellum
— *Muelleri*
Plagiothecium striatellum
Amblystegium Sprucei
Cratoneurum curvicaule

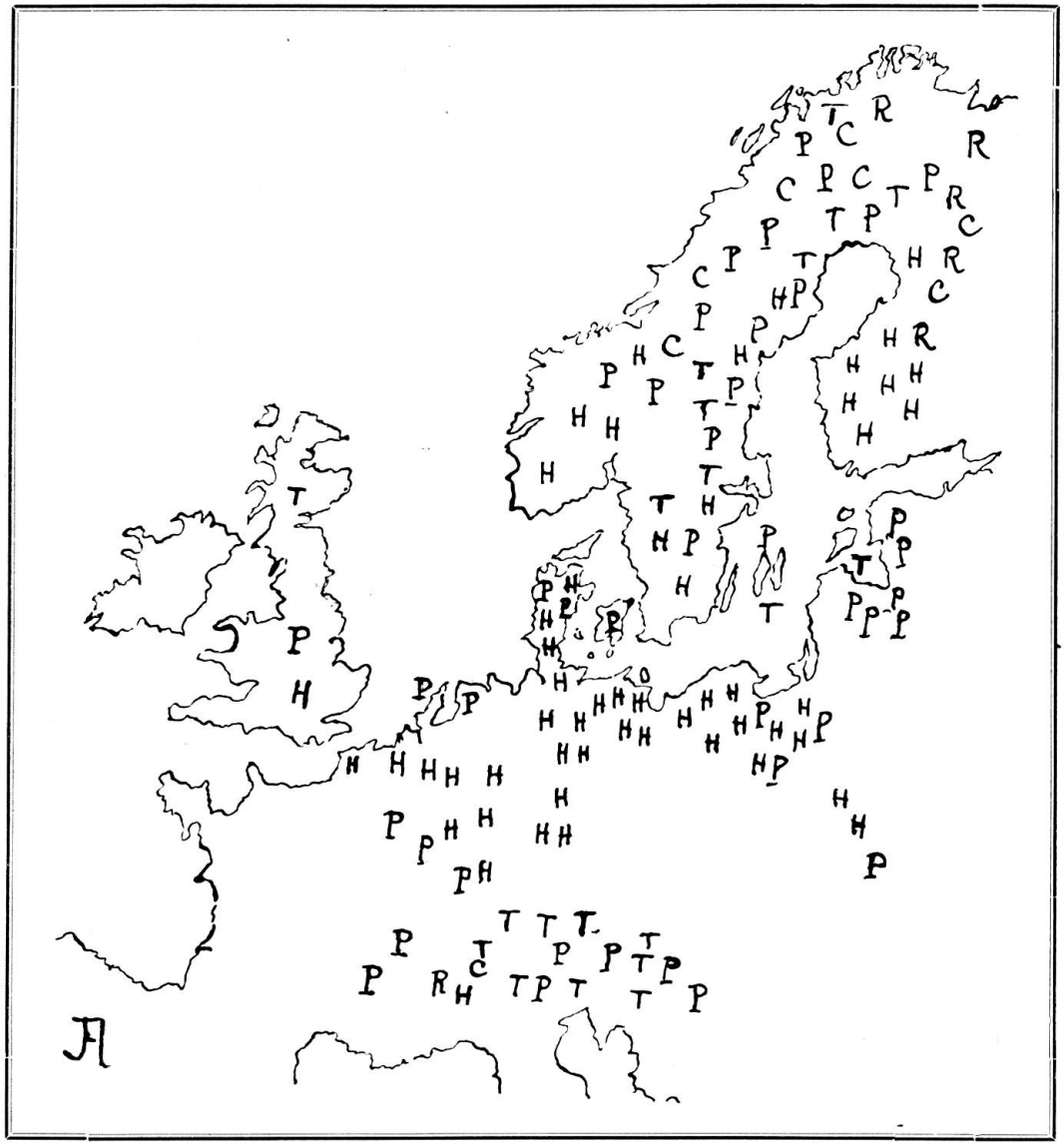


Fig. 7

Répansion d'espèces de l'élément boréal (reliquats glaciaires)

C *Timmia comata:*
Europe: Scandinavie, Lapponie, Suisse.
Suisse: Jura vaudois.
Asie: Jenissei.

P *Paludella squarrosa:*
Europe: Grande-Bretagne, Scandinavie, Iles des Ours, Spitzberg, Russie septentrionale, Suisse, Italie, Chaîne des Alpes.
Suisse: Jura, Plateau, Alpes.
Asie: Péninsule Tschutschica, Jenissei moyen et inférieur, Ochotsk.
Afrique: Cap de Bonne-Espérance.
Amérique septentrional: du Groenland à l'Etat de New-York.

H *Helodium Blandowii:* **Europe**: Angleterre, Scandinavie (jusqu'a 70° 30), Russie orientale, Danemark, Hollande, Allemagne septentrionale, Suisse.
Suisse: Saas-Fee.
Amérique septentrionale: du Groenland au Colorado.

T *Hypnum (Scorpidium) turgescens:* **Europe**: Spitzberg, Iles des Ours, Lapponie, Suède (fr. Oland!), Ecosse, Baden, Bavière, Suisse, Tyrol, Salzburg, Styrie, Carinthie.
Suisse: Tourbières du Jura et du Plateau.
Asie: Terski-Alatau, Sibérie arctique.
Amérique arctique.

R *Hypnum (Drepanium) recurvatum:* **Europe**: Norvège, Finlande, Lapponie.
Suisse: Saas-Fee.
Asie: Jenissei.

Cratoneurum sulcatum
Chrysohypnum Halleri
Drepanocladus uncinatus
— *revolvens* (a)
— *purpurascens*
Drepanium fastigiatum
— *hamulosum* (a)
— *recurvatum*
— *Sauteri* (A)
— *procerrimum* (a)
— *Bambergeri* (a)
— *Vaucheri* (a)
— *revolutum* (a)
Drepanium callichroum (a)
— *pallescens*
Calliergon Richardsoni (a)
— *sarmentosum* (a)
Hygrohypnum arcticum
— *cochlearifolium*
— *alpinum*
— *molle* (a)
— *dilatatum*
— *norvegicum*
— *ochraceum*
Hylocomium Oakesii
— *umbratum*

7° *Groupe alpin:* espèces alpines proprement dites (oréophytes): (Alpes, Pyrénées, Carpathes, Caucase, etc.), et qui font défaut aux Alpes scandinaves.

Andreaea angustata
— *frigida*
Voitia nivalis
Pleuroweisia
Molendoa Hornschuchiana
— *Sendtneriana*
— *tenuinervis*
Oreoweisia serrulata
Oreas Martiana
Dicranum pumilum
Ditrichum zonatum
Didymodon ruber
— *rufus*
Leptodontium styriacum
Barbula bicolor
— *flavipes*
Schistidium atrofuscum
— *papillosum*
— *tarentasiense*
— *teretinerve*
Grimmia triformis
— *Holleri*
— *andreaeoides*
— *Limprichtii*
Dryptodon anomalus
Orthotrichum paradoxum
Encalypta longicolla
Merceya ligulata

Tayloria Rudolphiana
Pohlia ambigua
Bryum helveticum
— *subglobosum*
— *pseudo-Kunzei*
— *Harrimani*
— *confertum*
— *Pfefferi*
Bartramia subulata
Plagiothecium neckeroideum
Brachythecium Payotianum
— *tauriscorum*
Drepanium contiguum
— *dolomiticum*
— *aemulans*

Il est probable que bon nombre des nouvelles espèces de *Bryum* des Alpes, décrites dans ces dernières années, représentent des formes endémiques alpines.

9° *Groupe endémique suisse.* L'endémisme s'observe pour des régions relativement étendues: empires floraux, provinces, îles, etc. Chez les mousses européennes, l'endémisme est un fait exceptionnel en tant qu'il se rapporte à un territoire réduit, tel que celui de notre petit pays.

Je ne puis citer, comme probablement endémique, que *Orthotrichum callistomum* v. Fischer-Ooster (zone montane des environs de Thun et de la vallée de Lauterbrunnen), connu depuis longtemps et non retrouvé ailleurs.[1]

Puis *Bryum Geheebii* et *B. Gerwigii* qui, jusqu'ici, paraissent être exclusifs aux rives du Rhin et de ses affluents.[2]

D'autres exemples d'endémismes probables sont ceux de la région insubrienne suisse et tyrolienne: *Eucladium verbanum* et *Campylopus Mildei.*

Des espèces nouvellement décrites des Alpes suisses, et qui rentrent dans le groupe des espèces alpines, quelques-unes représentent peut-être des endémismes alpins; telles sont, par exemple:

Hymenostomum Meylani Amann
Dicranoweisia intermedia Am.
Fissidens Sanctae Crucis Meylan
Dicranum latifolium Am.
Ceratodon mollis Am.
— *crassinervis* Am.
Barbula Kneuckeri Loeske et Ost.
Barbula poenina Am.
Desmatodon spelaeus Am.
— *Wilczekii* Meylan
Trichostomum Fleischeri Bauer
Syntrichia gelida Am.
Orthotrichum juranum Meylan
Pohlia Berninae Herzog

[1] Apparenté à un type de la Chine Sud-Orientale *O. callistomoides* Broth. (N. Malta 1928).

Le *Thamnium Lemani* Schnetzler, que l'on pouvait croire endémique, a été retrouvé dans un lac du Japon. (Okamura Sh., Botan. Magazin, Tokyo 1914, p. 407, d'après Hedwigia 1921, p. 31). *Bryum Haistii* Schimp a été indiqué en Portugal (Algarve) par Dixon et Nicholson.

[2] J'ai vu, dans l'herbier du prof. R. Naveau, à Anvers, un expl. étiqueté: «*Bryum Gerwigii* C. M., Giessen, Hessen-Darmstadt. Felsblöcken am unteren Felsrande der Lumda, leg. F. Hespe». Mais, à la vérification, cet expl. s'est montré appartenir au *B. argenteum* L.

Bryum opsicarpum Am.
— *stygium* Am.
— *appendiculatum* Am.
— *callicarpum* Am.
— *deciduum* Am.
— *Colombi* Meylan
— *Killiasii* Am.
— *albulanum* Am.
— *languardicum* Winter et Janzen
— *bernense* Hagen
— *pseudo-Graefianum* Am.
— *Baurii* Am.
— *Ruedianum* Am.
— *juranum* Am.
— *microlacustre* Am.
— *microcaespiticium* Am.
— *valesiacum* Am.
Bryum oxycarpum Am.
— *percomatum* Am.
— *pallidecuspidatum* Am.
— *Britanniae* Am.
— *perlimbatum* Am.
Mnium nivale Am.
— *amblystegium* Am.
Diphyscium alpinum Am. *(pro var.)*
Neckera jurassica Am.
Pseudoleskeella ambigua Am.
Lesquereuxia glacialis Am.
Ptychodium trisulcatum Am.
— *pallescens* Am.
Brachythecium Rübelii Herzog
Eurynchium nivium Am.
Serpoleskea ursorum Am.
Drepanium orthocarpum Am.

Bon nombre de ces espèces doivent être considérées comme des oréomorphoses, néoendémismes alpins, dérivés de types plus ou moins répandus. En ce qui concerne le genre *Bryum*, dont les mutations sont fréquentes et variées, on peut considérer un certain nombre de ces nouveautés comme des espèces ou races alpines vicariantes de types boréaux-subarctiques et arctiques.

Comme le remarque Herzog (1926, p. 223), les conditions qui rendent possible la persistance de ces mutations et leur fixation, sont particulièrement favorables dans la haute zone alpine, comme dans la région arctique et sur le littoral maritime, du fait que, grâce aux conditions climatiques, la concurrence vitale est diminuée et les surfaces de terrain libre sont plus fréquentes.

En fait d'espèces adventices, je ne puis citer qu'une hépatique, le *Lunularia cruciata* (L), espèce méditerranéenne introduite dans les serres et les jardins avec des plantes étrangères, et qui s'y maintient à l'état stérile.

Le *Hypopterygium Ballantii* C. M., croissant sur le tronc des fougères arborescentes dans les jardins botaniques de Charlottenburg et de Paris, n'a pas été constaté chez nous. Il est accompagné, à Charlottenburg, par l'*Hepaticina Ballantii* K. Müller, espèce exotique elle aussi.

Statistique

(Chiffres approximatifs)

Groupe ubiquiste européen, environ	100	esp.	11 %
central-européen	»	252	28
atlantique	»	112	12,5
méditerranéen	»	54	6
méridional	»	70	7,5
boréal-alpin	»	222	25
alpin	»	90	10

Les espèces des groupes ubiquiste et central-européen représentent ensemble le 39 % environ des mousses suisses.

Celles des groupes atlantique, méditerranéen et méridional, le 26 % environ.

Les groupes boréal-alpin et alpin, le 35 % environ.

Cette répartition peut être considérée comme caractéristique pour la Suisse.

A titre de comparaison, voici les chiffres donnés par C. Meylan pour les hépatiques suisses:

Ubiquistes	37 %
Central-européennes et européennes	6
Boréales et boréales-orientales	17
Atlantiques et boréales-atlantiques	22
Méditerranéennes	2
Méridionales	4
Boréales-alpines	6
Alpines	2

Il est intéressant de constater que la composition des Flores bryologique et hépaticologique, en Suisse, diffère notablement. L'élément ubiquiste européen est plus fortement représenté, chez les hépatiques, ainsi que l'élément atlantique. Par contre, les proportions des éléments méditerranéen, boréal-alpin et alpin sont plus fortes chez les mousses que chez les hépatiques.

La discussion de ces résultats serait intéressante au point de vue biologique; mais elle nous entraînerait trop loin. Il parait probable *a priori* qu'il faut chercher la raison de ces différences dans la prédominance, chez les hépatiques, des espèces hygrophiles et calcifuges, et la rareté des xérophiles.

II. Répartition mondiale des mousses suisses

Nous pouvons, à cet égard, distinguer les groupes suivants:

1° Groupe cosmopolite mondial (ou à aire s'étendant aux deux hémisphères)
2° » holoarctique (eurosibérien-américain) et panboréal
3° » européen-nordaméricain
4° » eurosibérien
5° » européen-oriental
6° » européen-africain
7° » européen proprement dit.

1° *Groupe cosmopolite mondial:* Ce groupe comprend les espèces suivantes:

Sphagnum cymbifolium
— *magellanicum*
— *cuspidatum*
— *recurvum*
Sphagnum fimbriatum
Phascum cuspidatum
Hymenostomum tortile
Gymnostomum rupestre

Gymnostomum calcareum
Anoectangium compactum
Weisia viridula
Dicranoweisia crispula
Eucladium verticillatum
Dicranella Schreberi
Dicranum scoparium
Fissidens bryoides
— *incurvus*
— *adiantoides*
*Ceratodon purpureus**
*Distichium capillaceum**
Didymodon tophaceus
Trichostomum mutabile
Tortella caespitosa
Tortula atrovirens
— *muralis*
Syntrichia papillosa
— *montana*
— *ruralis*
Schistidium apocarpum
Grimmia leucophaea
— *pulvinata*
— *trichophylla*
— *funalis*
— *Doniana**
Rhacomitrium protensum
— *heterostichum*
— *lanuginosum*
Hedwigia
Ulota crispa
Encalypta vulgaris
— *ciliata*
Physcomitrium piriforme
Funaria hygrometrica
*Leptobryum**
Pohlia elongata
— *cruda**
— *nutans**
*Mniobryum albicans**
Bryum bimum
— *intermedium*
— *Schleicheri**
Bryum caespiticium
— *argenteum **
— *bicolor*
— *alpinum*
— *torquescens*
— *capillare*
Mnium undulatum
— *rostratum*
Paludella
Bartramia Halleriana
Pogonatum urnigerum
*Aulacomnium palustre**
*Polytrichum alpinum**
— *gracile**
— *piliferum**
— *juniperinum*
— *strictum**
— *commune*
Leptodon
Neckera pennata
— *crispa*
Antitrichia curtipendula
Brachythecium campestre
— *rutabulum*
— *plumosum*
— *populeum*
— *salebrosum*
— *rivulare**
Eurynchium praelongum
Plagiothecium denticulatum
Isopterygium pulchellum
— *Muellerianum*
Amblystegium serpens
— *riparium**
*Hygroamblystegium filicinum**
Chrysohypnum polygamum
Drepanocladus revolvens
— *uncinatus**
— *fluitans*
*Drepanium cupressiforme**
*Calliergon sarmentosum**
*Acrocladium cuspidatum**
*Hylocomium Schreberi**

(Les espèces * ont été observées dans la zone antarctique (Cardot J. Rev. bryol. 1911, p. 124, Mousses de l'expédition Charcot).

Le 2me groupe embrasse les espèces pouvant être désignées comme holoarctiques ou panboréales, c.-à-d., dont l'aire de dispersion se trouve dans les contrées septentrionales et moyennes de l'hémis-

phère nord: Eurosibérie, et Amérique septentrionale. Elles sont trop nombreuses (265 env.) pour pouvoir être énumérées ici. Je me contenterai d'indiquer comme exemples:

Sphagnum fimbriatum
— *imbricatum*
— *Aongstroemii*
— *plumulosum*
Oncophorus
Dicranum fulvellum
— *elongatum*
— *neglectum*
Distichium inclinatum
Pottia latifolia
Desmatodon latifolius
— *systylius*
— *suberectus*
Aloina brevirostris
Syntrichia mucronifolia
Grimmia anodon
Ulota spp.
Orthotrichum obtusifolium
Catharinea undulata
Pogonatum aloides
Diphyscium
Buxbaumia aphylla
Neckera pumila
— *complanata*
Leskeella sp.
Pseudoleskeella tectorum
Thuidium abietinum
Platygyrium
Pterygynandrum
Orthothecium rufescens
— *intricatum*
Isothecium myurum
Lesquereuxia
Scleropodium purum
Cirriphyllum spp.
Isopterygium pulchellum
— *elegans*
— *silesiacum*
Plagiothecium latebricola
— *piliferum*
— *silvaticum*
— *denticulatum*
— *Roeseanum*
Amblystegiella spp.
Amblystegium sp.
Leptodyction sp.
Chrysohypnum Halleri
— *elodes*
Drepanocladus sp.
Cratoneurum sp.
Drepanium arcuatum
— *pratense*
— *pallescens*
— *reptile*
Ctenidium molluscum
Homomallium
Hygrohypnum sp.
Hylocomium loreum
— *calvescens*
— *umbratum*
Rhytidium etc.

Il en est de même des espèces du 3me groupe, dont l'aire de dispersion est européenne et nord-américaine, mais qui, jusqu'ici, paraissent faire défaut à l'Asie septentrionale.

Parmi ces espèces, un nombre restreint, que l'on pourrait appeler orientales-pacifiques, telles p. ex. que: *Tortella caespitosa*, *Hyophila riparia*, *Brachysteleum pusillum*, *Neckera turgida*, *Anomodon tristis*, *A. rostratus*, présentent, dans leur aire géographique, une disjonction caractéristique et remarquable: Nord-Amérique (Etats pacifiques)-Japon-territoire méditerranéen, qui peut être mise en relation avec la théorie de WEGENER de la formation des continents actuels par disjonction à l'époque tertiaire: ce sont des reliques arcto-tertiaires.

Dans le 4me groupe eurosibérien (eurasien-silvestre) se trouvent les espèces répandues en Europe et en Asie septentrionale, telles que:

Phascum piliferum
Cynodontium torquescens
Dicranum undulatum
— *majus*
— *congestum*
— *flagellare*
— *montanum*
— *longifolium*
Pottia lanceolata
Didymodon alpigenus
Trichostomum crispulum
Physcomitrium crispulum
Bryum Funckii
Rhodobryum
Mnium punctatum
— *affine*
Tetraphis
Timmia comata
Pogonatum nanum
— *aloides*
Polytrichum formosum
Homalia
Anomodon longifolius
Thuidium delicatulum
— *recognitum*
Pseudoleskeella catenulata
Lesquereuxia saxicola
Brachythecium velutinum
— *Mildeanum*
— *curtum*
Rhynchostegium megapolitanum
— *rotundifolium*
Eurynchium velutinoides
Plagiothecium silesiacum
Chrysohypnum elodes
Drepanocladus uncinatus
— *purpurascens*
Ptilium
Drepanium recurvatum
Hylocomium proliferum
— *triquetrum*
— *squarrosum*
— *Schreberi*

Le 5me groupe européen-oriental (pontique et sarmatique) comprend les espèces dont l'aire de dispersion se trouve en Europe et dans les parties adjacentes de l'Asie occidentale et centrale: Caucase, Asie mineure, Turkestan, et *pro parte* jusque dans l'Himalaya et le Tibet:

Molendoa Sendtneriana
Pleurowеisia
Weisia Wimmeriana
Dicranum spurium
Campylopus turfaceus
— *fragilis*
Fissidens grandifrons
Trichostomum Ehrenbergii
Timmiella Barbula
Barbula gigantea
— *revoluta*
Crossidium griseum
Grimmia tergestina
— *orbicularis*
Epipterygium Tozeri
Mielichhoferia nitida
— *elongata*
Mnium lycopodioides
Bartramia subulata
Neckera Besseri
Cylindrothecium Schleicheri
Eurynchium crassinervium
— *Vaucheri*
— *relutinoides*
— *striatulum*
Ctenidium procerrimum
Drepanium revolutum

Le 6me groupe est formé par les espèces répandues en Europe et dans l'Afrique méditerranéenne, les Iles du Cap-vert, Madère, Canaries, Açores, etc.

Ephemerella
Astomum crispum
Pleuridium nitidum
Weisia rutilans
Gyroweisia tenuis
Campylopus atrovirens
— *polytrichoides*
— *brevipilus*
Fissidens crassipes
Leptodontium flexifolium
Trichostomum triumphans
Barbula Hornschuchiana
Grimmia decipiens
Brachysteleum polyphyllum
Anomobryum juliforme
Bryum murale
— *gemmiparum*
Philonotis rigida
Fontinalis squamosa
Cryphaea
Neckera turgida
— *pumila*
Lesquereuxia striata
Isothecium myurum
Homalothecium Philippeanum
Eurynchium speciosum
— *striatum*
— *meridionale*
Rhynchostegiella tenella
— *curviseta*
— *pallidirostris*
Rhynchostegium confertum
— *murale*
— *neckeroideum*

Le 7me groupe, enfin, européen proprement dit, comprend les espèces dont l'aire de dispersion paraît ne pas dépasser les limites de l'Europe. Au nombre d'environ 240, ces espèces ne peuvent être énumérées ici.

Statistique

(Chiffres approximatifs)

Groupe 1.	Cosmopolite mondial	environ	84	10 %
2.	Holoarctique	»	269	30
3.	Européen-nordaméricain	»	203	23
4.	Eurosibérien	»	23	3
5.	Européen oriental	»	25	3
6.	Européen-africain	»	34	4
7.	Européen	»	236	27

Espèces manquant à la flore suisse

Les principales espèces européennes qui manquent jusqu'ici à la Flore suisse, peuvent être classées comme suit:

(Celles dont la présence ne paraît pas improbable sont désignées par *. Là encore l'étude plus complète de notre flore nous réserve sans doute des surprises pour l'avenir.)

1° Espèces méridionales-méditerranéennes:

Astomum Levieri
Acaulon pellucidum
Gyroweisia reflexa
Ceratodon chloropus
— *corsicus*
Fissidens serrulatus
— *tamarindifolius*
Leptobarbula
Trichostomum flavovirens
Barbula Vahliana

*Tortula marginata**
Crossidium chloronotos
Syntrichia Muelleri
*Orthotrichum acuminatum**
Entosthodon curvisetus
— *pallescens*
Anacolia
Bartramia stricta
Homalia lusitanica
*Antitrichia californica**
Homalothecium aureum
*Eurynchium circinatum**
*Scleropodium illecebrum**
— *caespitosum*
*Thuidium minutulum**

2° Espèces atlantiques et pyrénéennes:

Astomum Mittenii
Systegium multicapsulare
Hymenostomum rostellatum
— *crispatum*
Dicranum scottianum
Fissidens polyphyllus
Campylostelum strictum
Schistidium pruinosum
Orthotrichum pulchellum
— *Sprucei*
— *Winieri*
Ptychomitrium nigricans
Hedwigidium
Discelium
Dryptodon ellipticus
Ulota calvescens
Catharinea crispa
Orthodontium
Bartramidula
Hookeria
Daltonia
Claopodium lusitanicum
Myurum
*Hyocomium**
*Sphagnum Gravetii**
— *Pylaisei*, etc.

3° Espèces maritimes:

Schistidium maritimum
Ulota maritima
Glyphomitrium
Bryum spp.

4° Espèces du système cambrien et espèces atlantiques du horst hercynien-rhénan:

Bruchia vogesiaca
Rhabdoweisia crenulata
Oedipodium
*Hygrohypnum eugyrium**
— *Mackayi**
— *micans**

5° Espèces américaines sporadiques en Europe:

Bryoxiphium
Timmiella flexipes
Orthotrichum pulchellum
Mnium Drummondii
Clasmatodon parvulus
Trematodon longicollis

6° Espèces de l'Europe centrale:

*Bruchia trobasiana**
Cynodontium laxirete
Zygodon conoidens
*Orthotrichum gymnostomum**
Meesea Albertini
Timmia megapolitana
*Brotherella Lorentziana**

7° Espèces boréales et arctiques:

Andreaea sp.
Cynodontium suecicum
Oncophorus riparius
Dicranum hyperboreum
— *elatum*
— *fragilifolium*

Orthotrichum Blyttii
— *laevigatum*
— *microblephare*
— *Sommerfeltii*
Encalypta brevicolla
— *procera*
Pohlia erecta
— *crassidens*
— *Schimperi*
Bryum spp.
Mnium ciliare
*Aulacomnium turgidum**
Pogonatum capillare
Psilopilum
Dichelyma
Thedenia
*Myrinia**
Thuidium pallens
Plagiothecium turfaceum
Hypnum badium, etc.

ainsi que les Sphaignes suivants appartenant à l'élément boréal et central-européen:

S. imbricatum
— *affine*
— *Aongstroemii*
— *Wulfianum*
— *Lindbergii**
— *Torreyanum**
— *fallax*
— *Jensenii*
S. propinquum
— *obtusum*
— *molle**
— *rufescens*
— *turgidulum*
— *crassicladum*

b) Eléments génétiques

Nous avons maintenant à étudier la Flore des Mousses suisse au point de vue génétique et historique; c'est-à-dire en cherchant à déterminer l'origine des éléments divers dont elle est composée, leurs voies d'immigration, leur histoire dans les temps géologiques, préhistoriques et historiques: l'histoire de la flore se confondant naturellement avec l'histoire géologique et climatologique.

Les données sur lesquelles doit s'appuyer cette étude, sont de trois ordres: 1° documents paléontologiques relatifs aux flores des âges géologiques antérieurs; 2° documents historiques; 3° données tirées par induction, ou déduction, de la répartition actuelle des genres et des espèces.

Pour être complète, cette étude devrait comprendre aussi la philogenèse des espèces, c.-à-d. l'histoire de leur évolution dans le temps, à partir des types ancestraux.

Il suffit de dresser ce programme pour se rendre compte que, dans l'état actuel de nos connaissances, l'étude projetée ne peut être que rudimentaire: ses résultats seront imparfaits et, pour la plupart, incertains.

Les documents paléontologiques dont nous disposons sont fort peu nombreux: dans beaucoup de cas, l'état de ces mousses fossiles n'a permis qu'une détermination douteuse.

Les documents historiques utiles relatifs aux Mousses, sont, de même, en petit nombre. Les conclusions tirées de l'état actuel — du reste imparfaitement connu — envisagé comme la résultante des périodes antérieures, ne peuvent être qu'hypothétiques, ne présentant qu'un certain degré de probabilité.

Mousses fossiles

La récapitulation de nos connaissances relatives aux mousses fossiles européennes peut se faire brièvement.[1]

Les plus anciennes mousses fossiles connues sont les *Muscites Bertrandii* Lignier et *M. polytrichaceus* Ren. et Zeill. du stéphanien. Le *Sporogonites* du dévonien inférieur, que l'on a rapproché des Andreaea, paraît être plutôt un type ancestral dont l'attribution aux Mousses reste discutable. (Revue bryol. 1928, p. 72.)

Des mousses de l'époque jurassique, nous ne connaissons pour ainsi dire rien. Oswald Heer (Urwelt der Schweiz, p. 89) donne cette indication: «Im Lias der Schambellen finden sich vier Arten Käfer aus der Familie der *Byrrhidae* und lassen vermuten, dass der Waldboden und die Baumrinden stellenweise von Moosen überzogen waren, obwohl keine aus so früher Zeit uns bekannt geworden sind, wir uns daher keine Rechenschaft über das Aussehen dieser uralten Moose geben können.»

Les Najadites du lias rhétien des environs de Bristol, que l'on a condidérées comme des végétaux monocotylédonés, sont en réalité, suivant Gardner (Report to the British Association, The Nature 16.9.86, p. 479), des cryptogames du groupe des mousses, et apparentés aux Fontinalis.

Il faut arriver au tertiaire pour trouver des Mousses fossiles un peu nombreuses.

De l'éocène supérieur (ou miocène?) nordaméricain, je ne connais que le *Rhynchostegium Knoltownii* E. G. Brit. Les mousses fossiles de l'oligocène, du miocène et du pliocène, par contre, sont relativement nombreuses. De l'oligocène, nous connaissons surtout les mousses du succin appartenant aux genres *Phascum*, *Weisia*, *Dicranum*, *Dicranella*, *Dichodontium*, *Barbula*, *Trichostomum*, *Grimmia*, *Brachysteleum*, *Atrichum*, *Pogonatum*, *Polytrichum*, etc. dont *Phascum cuspidatum* et *Dicranum fuscescens* actuellement encore vivants.[2]

---

[1] Voir à ce sujet les travaux de Unger, Heer, de Saporta, Ettingshausen, Ludwig, Weber, Geheeb, etc., résumés pour la plupart dans le Traité de Paléontologie végétale (vol. I) de Schimper, dans la Paléophytologie de Schimper et Schenk, et dans le Traité de Paléontologie (1891) de Zittel; plus récemment H. N. Dixon: Fossilium Catalogus II, Berlin 1927.

[2] Goeppert «Ueber die Bernsteinflora», p. 10 (W. P. Schimper, Traité de Paléontologie végétale 1869, Tome I, p. 232—254), Gottsche «Ueber die im Bernstein eingeschlossenen Lebermoose» (Botan. Centralblatt XXV 1886, pp. 95 et 121), Caspary «Einige neue Pflanzenreste aus dem samländischen Bernstein» (Schriften der kgl. physik.-ökon. Ges. zu Königsberg XXVI 1886), Dixon l. c. 1927.

Dans les diverses couches du tertiaire[1], nous connaissons d'assez nombreuses mousses fossiles des genres *Sphagnum*, *Glyphomitrium*, *Fontinalis* (?), *Thuidium*, *Rhynchostegiella* (?), *Hygroamblystegium*, *Drepanocladus*, *Hypnum*, etc.

Du pliocène inférieur, nous connaissons encore: *Mnium antiquorum* Card. et Dixon de la côte danoise-prussiennne.[2]

Du pleistocène:

1° Les mousses fossiles des couches argileuses de Tegelen (Belgique) et du nord de la Campine anversoise (déterminées par Dixon). Selon Massard (1910), nous aurions affaire ici à la végétation de la toundra de la première glaciation du Guenz et de l'époque interglaciaire Guenz-mindelienne, contemporaine de l'*Elephas meridionalis*. Ce sont toutes des espèces actuelles: *Ditrichum tortile*, *Philonotis fontana*, *Homalothecium sericeum*, *Leskea polycarpa*, *Pseudoleskea patens*, *Eurhynchium speciosum*, *Hygroamblystegium filicinum*, *Hypnum capillifolium*.

2° *Hypnum Weberianum* Schimp. des lignites de Rott et d'Orsberg.

3° Les fossiles des dépôts quaternaires préglaciaires (pliocène ?) de Lombardie:[3]

Sphagnum cymbifolium, *Neckera crispa*, *N. spec.* (type tropical), *Hypnum cuspidatum*.

4° De l'interglaciaire mindélien-rissien: *Marchantia polymorpha* dans le dépôt de la Perle près Fismes (Aisne).

5° De l'interglaciaire rissien-wuermien des tufs de Pont-à-Mousson et Resson près Nogent: *Bryum bimum* et *Pellia epiphylla*.

6° Le tuf calcaire de Flurlingen, contemporain des *Rhinoceros Merckii*, *Acer pseudoplatanus*, *Buxus sempervirens*, etc. a sans doute été formé par l'action de mousses tufigènes, probablement identiques à celles que nous connaissons actuellement: *Didymodon tophaceus*, *Eucladium*, *Hygroamblystegium filicinum*, *Cratoneurum commutatum*, etc. (J. Weber 1915).

7° Dans les phyllites quaternaires de Pianico-Sellere (Lac d'Iseo), j'ai reconnu:

Tortella inclinata	*Antitrichia curtipendula*
Hedwigidium spec. (an *imberbe?)*	*Thuidium tamariscinum*
Leucodon sciuroides	*Brachythecium velutinum*
Neckera crispa	*Eurynchium praelongum*
— *complanata*	

8° Les lignites de Dürnten, Uznach, Mönchwyl ont fourni: *Sphagnum cymbifolium*, *Thuidium antiquum* Schimp. (voisin du *T. delicatulum)*, *Chrysohypnum polygamum*, *Hygrohypnum ochraceum*, *H. lignitorum* Schimp. (le plus commun; tient le milieu entre *H. ochraceum et H. palustre)*, *Calliergon giganteum*, *C. sarmentosum*, *C. trifarium* (?), *Hypnum priscum* Schimp. (peut-être forme particu-

---

[1] Dernsbach-Nassau, Armissan, St-Daman, Oeningen, Aix-en-Provence, Marseille, Haering, Salzhausen i. d. Wetterau, Hohe-Rohne, Radoboj, Parschlug-Stirie, etc.

Saporta et Marion: «L'évolution du règne végétal», Paris 1881; Van Tieghem: «Traité de Botanique», Paris 1884, etc.

[2] Dixon: Bryologist XIX, p. 51.

[3] F. Sordelli: Flora fossilis insubrica ... (cité d'après Béguinot 1903, p. 106).

lière du *H. stramineum*, se rapprochant de *H. sarmentosum*, et qui se rencontre aujourd'hui encore au Groenland).

9° Dans les schistes carbonifères (lignites et craie lacustre) du Signal de Bougy (Vaud), MORLOT a indiqué: *Hypnum (Calliergon) diluvii* Schimp. (rappelant les *H. sarmentosum* et *H. giganteum)* avec quelques fruits de *Pinus abies.*

Moi-même ai déterminé, dans le lignite feuilleté de Bougy:

Hypnum fluitans
— *exanulatum*
— *revolvens*
Hypnum cuspidatum
— *turgescens*
— *trifarium*

et dans la craie lacustre de la même localité:

Bryum pallens
Philonotis fontana fo. glacialis
Meesea tristicha
Amblystegium spec.
Brachythecium spec.

10° Dans les lignites de Ricken-Guntenstall, C. MEYLAN a reconnu:

Gymnostomum calcareum
Dichodontium pellucidum
Tortella tortuosa
Neckera complanata
Anomodon viticulosus
Homalothecium sericeum
Thuidium tamariscinum
Eurynchium Swartzii
— *striatum*
— *striatulum*
Hygroamblystegium filicinum
Ctenidium molluscum
Hygrohypnum palustre
Drepanium cupressiforme

11° MEYLAN et AMANN ont indiqué dans les lignites de Niederweningen (sous 5,20 m. de tourbe et de moraine), de Zell, de Wildhaus, de Wetzikon:

Sphagnum recurvum
Paludella squarrosa
Meesea tristicha
— *Albertini*
Philonotis caespitosa
Camptothecium nitens
Chrysohypnum stellatum
Drepanocladus Sendtneri
— *fluitans*
— *intermedium*
Calliergon trifarium
— *giganteum*
— *sarmentosum*
— *turgescens*
Lophozia incisa

12° De l'interglaciaire Mindel-Riss à Wangen près Uznach: *Scorpidium turgescens*, et de l'interglaciaire, à Gondiswil *Sphagnum subbicolor* (Rytz), à Wangen im Gaster *Antitrichia* (Gams).

A ces données, relatives à notre pays, il faut joindre celles résultant des travaux nombreux sur les plantes fossiles des périodes glaciaires et interglaciaires, d'autres contrées européennes (HEER, NATHORST, ANDERSON, GUNNAR, etc.), qu'il serait trop long d'énumérer ici.[1]

Les mousses indiquées appartiennent, presque sans exceptions, à des espèces actuellement répandues dans l'Europe septentrionale et moyenne. Je citerai, cependant, comme particulièrement intéressantes, les espèces actuellement alpines: *Timmia norvegica*, *Hypnum ochraceum*, *H. callichroum*, *H. revolutum*, indiquées par NATHORST dans l'argile d'eau douce glaciaire d'Aenarpe Schonen (Suède méridionale).

[1] Voir aussi SCHRÖTER C.: Die Flora der Eiszeit, Zürich 1882.

Des mousses subfossiles de l'époque néolithique (étage palafittien) de Robenhausen, Burgäschi, Thayngen, Wauwil, Schussenried, etc., je me bornerai à indiquer les suivantes:

Meesea tristicha
Neckera crispa
Homalia trichomanoides
Anomodon viticulosus
— *attenuatus*
— *longifolius*
Isothecium myurum
Thuidium delicatulum
— *tamariscinum*
— *Philiberti*
Thamnium alopecurum
Eurynchium praelongum
Brachythecium rutabulum
Drepanocladus Sendtneri
— *Cossoni*
— *aduncum*
— *exannulatum*
— *fluitans*
Calliergon giganteum
— *sarmentosum*
Drepanium cupressiforme
Hylocomium brevirostre

Il ne paraît pas nécessaire de reproduire ici les données sur les mousses subfossiles de la tourbe (Früh et Schröter, 1904): elles ne concernent, du reste, que des espèces actuellement présentes dans nos tourbières.

Répartition géographique actuelle. La deuxième catégorie de documents (chorologiques) dont la discussion peut, dans une certaine mesure, nous éclairer sur l'histoire géologique des mousses de notre pays, est représentée par les données que nous possédons sur la répartition géographique actuelle de ces végétaux, soit en Europe, soit sur la Terre. Quoiqu'elle soit encore très imparfaitement connue — surtout en ce qui concerne les chaînes de montagnes de l'Asie centrale et orientale, centres d'émigration très importants pour d'autres végétaux: fougères et phanérogames — il paraît possible de tirer de cet ordre de considérations quelques indications utiles, quoique de nature spéculative, touchant l'origine présumée et les voies d'immigration probables d'un certain nombre d'espèces.

Il importe tout d'abord de faire quelques remarques d'ordre général relatives à l'archaïsme probable de certains genres et de certaines espèces, auxquels on est porté à attribuer une antiquité géologique plus reculée que ce n'est le cas pour d'autres genres et d'autres espèces (types paléogéniques, «fossiles vivants» [Briquet], par opposition aux types néogéniques d'origine récente).

Ceci est le cas, en premier lieu, pour les genres monotypiques, et probablement aussi pour les oligotypiques, dont on peut dire, en général, qu'ils ont une histoire géologique intéressante, et qu'ils sont probablement plus anciens que les genres polytypiques. Les espèces à aire mondiale très disjointe et très étendue des genres monotypiques et oligotypiques peuvent être considérées comme très anciennes (tertiaires). Telles sont p. ex. *Hedwigia ciliata*, *Anoectangium compactum*, *Leptobryum piriforme*, *Leptodon Smithii*, *Antitrichia curtipendula*, etc.

Si nous passons en revue les genres monotypiques européens représentés dans la flore suisse, nous trouvons les suivants: *Mildeella*, *Pleurozweisia*, *Trochobryum*, *Schistostega*, *Voitia*, *Geheebia*, *Pyramidula*, *Catoscopium*, *Oreas*, *Paludella*, *Habrodon*, *Ptilium*, *Scorpidium*, *Acrocladium*, *Rhytidium;* les genres *Leptobarbula*,

Discelium, *Haplodon*, *Oedipodium*, *Clasmatodon*, *Thedenia*, *Myurium*, *Hyocomium*, *Brotherella* n'étant pas représentés en Suisse jusqu'ici.

En outre de ces genres monotypiques proprement dits, pour lesquels la probabilité d'une âge géologique reculé paraît assez considérable, nous pouvons encore envisager les genres plus nombreux (une cinquantaine environ) qui sont représentés par une seule espèce dans la Flore européenne, et, pour la plupart aussi, dans celle eurosibérienne. Pour ces espèces aussi, qui, comme les précédentes, donnent l'impression de stéréotypes fixés peu variables et très stables, la probabilité d'archaïsme paraît notablement plus élevée que pour les types polymorphes des genres polytypiques: *Orthotrichum*, *Bryum*, etc., qui, avec leurs nombreuses «petites espèces», représentent des souches relativement jeunes et susceptibles de variations et mutations actives et étendues.[1]

Alors que les types isolés des genres monotypiques et oligotypiques peuvent être considérés comme archaïques, ces mêmes types isolés, dans les genres polymorphes, sembient produits par mutation brusque: ils peuvent avoir, du reste, une aire de dispersion plus ou moins étendue. On doit se souvenir, à ce sujet, que les espèces isolées, transplantées, dans des contrées éloignées, ne produisent jamais de nouvelles formes; et que les différentes formes du même type paraissent rayonner toujours d'un foyer commun.

En ce qui concerna les formes réduites ou rudimentaires (*Cleistocarpes* p. ex), Löske (1910) a fait remarquer qu'elles ne doivent pas nécessairement être considérées comme des types ancestraux, desquels seraient dérivées les formes plus parfaites et plus compliquées: dans beaucoup de cas, au contraire, ces formes réduites peuvent être dérivées, par régression ou réduction, de formes plus parfaites et plus anciennes. Telle p. ex. *Aloina brevirostris*, race haut-alpine et arctique réduite et synoïque du *A. rigida*.

Exotisme et archaïsme

Si, comme l'a dit Wallace, la discontinuité de l'aire de répansion d'une espèce est une indication d'antiquité, si bien que nous pouvons présumer d'autant plus anciens ses parents, que les fragments de cette aire sont dispersés à de plus grandes distances, il faut remarquer, d'autre part, que certaines espèces ubiquistes et cosmopolites, à répartition mondiale (comme *Ceratodon purpureus*, *Rhacomitrium lanuginosum*, *Funaria hygrometrica*, *Bryum argenteum*, etc.) sont des types bien fixés et, en général, peu variables, donnant l'impression d'espèces anciennes.

D'autre mousses encore paraissent intéressantes au point de vue qui nous occupe: ce sont celles des genres oligotypiques et polytypiques représentés, en Europe, par un nombre très restreint d'espèces (2 à 5 p. ex.). Comme pour les genres monotypiques en Europe, il me paraît que la probabilité d'exotisme de ces

[1] A propos de ces mousses archaïques, on peut remarquer qu'un certain nombre d'entr'elles sont constamment et souvent totalement stériles et sans propagules: elles présentent parfois un tissu cellulaire très épaissi (*Geheebia*, *Rhytydium* p. ex.).

Il est remarquable aussi que ces espèces stéréotypiques sont en majorité des calcifuges. Généralement parlant, les calciphiles-basiphiles font l'impression de représenter des types moins anciens. D'autre part, il faut remarquer que les espèces très polymorphes, relativement jeunes probablement, sont plutôt indifférentes sous le rapport de l'édaphisme chimique.

types peut être admise, en général, comme augmentant et diminuant avec la valeur du rapport entre le nombre total des espèces que comprend le genre et le nombre de ses représentants européens.[1]

Il me paraît vraisemblable aussi que ce rapport, que l'on pourrait appeler l'*indice d'exotisme*, puisse représenter, en général, une mesure approximative de l'éloignement de l'aire de dispersion de ces espèces à facies exotique, au centre de gravité idéal de leur aire de dispersion générique (aire de dispersion du genre).

Pour une seule espèce de la flore bryologique européenne: *Hypopterygium Ballantii* C. M., introduite dans les Jardins botaniques de Charlottenburg et de Paris, avec des fougères arborescentes antarctiques (Dicksonia), la probabilité d'exotisme élevée (61:1) correspond à une immigration récente et accidentelle.

Pour d'autres espèces européennes, à facies exotique prononcé: *Helicodontium Sematophyllum*, *Distichophyllum*, etc., la probabilité d'exotisme paraît être, en même temps, une *probabilité d'archaïsme*, si l'on suppose que l'immigration, en Europe, de ces types, a dû se faire à une époque géologique où le climat de ce continent était semblable aux climats subtropical et tropical actuels, et si l'on admet que ces types sont des reliquats des flores des époques géologiques antérieures, ayant persisté jusqu'à l'époque actuelle.[2]

A ce point de vue, il paraît intéressant de considérer ici le rapport du nombre total des espèces composant le genre, à celui des espèces par lesquelles il est représenté en Europe, ceci, au moins, pour les genres monotypiques et oligotypiques (1 à 5 espèces européennes p. ex.) et en se bornant à ceux pour qui ce rapport présente une valeur supérieure à 10.

(Les valeurs du rapport sont arrondies en entiers; les genres non représentés en Suisse sont entre parenthèses.)

	Indice	Rapport		Indice	Rapport
Bruchia	11	22 : 2	*Eu-Fabronia*	19	88 : 3
(Triquetrella)	11	11 : 1	*Eu-Ptychomitrium*	20	62 : 3
Oligotrichum	13	13 : 1	*Entodon (Erythropus)*	20	60 : 3
Leptodontium	13	78 : 5	*Braunia*	22	22 : 1
Epipterygium	13	13 : 1	*Haplohymenium*	22	22 : 1
Aongstroemia	15	15 : 1	*Hymenostylium*	24	24 : 1
Physcomitrium	16	64 : 4	*Hyophila*	27	80 : 3
(Bartramidula)	16	16 : 1	*Eu-Mielichhoferia*	27	82 : 3
Neckera	16	127 : 8	*Cryphaea*	27	55 : 2
Eu-Blindia	16	16 : 1	*(Claopodium)*	29	29 : 1
Octodiceras	17	17 : 1	*Pterygophyllum*	32	32 : 1
Eu-Trematodon	18	53 : 3	*(Barbella)*	36	36 : 1
Eu-Archidium	19	19 : 1	*Rhodobryum*	43	43 : 1
(Helicodontium)	19	19 : 1	*Eu-Breutelia*	47	47 : 1

[1] Il va de soi que la valeur numérique de ce rapport dépend de la manière dont on comprend les genres et les espèces. On peut, du reste, appliquer les considérations que j'expose ici, non seulement aux genres proprement dits, mais aussi à certains groupes, sous-genres, etc.

Les chiffres donnés ici sont tirés de l'ouvrage classique de *Brotherus* (Engler et Prantl: Pflanzenfamilien, Ed. II).

[2] Pour les types *(Calymperes, Barbella)* dont l'aire européenne est limitée aux îles de la Méditerranée, on peut admettre, par contre, une immigration relativement récente.

	Indice	Rapport		Indice	Rapport
Thuidiella	50	99 : 2	*(Distichophyllum)*	93	93 : 1
Leucobryum	50	100 : 2	*(Cyclodictyon)*	99	99 : 1
Entosthodon	55	111 : 2	*(Philonotula)*	114	114 : 1
Sematophyllum	53	106 : 2	*(Brachymenium)*	129	129 : 1
Anoectangium	60	60 : 1	*(Calymperes)*	200	200 : 1
(Daltonia)	63	63 : 1			

A l'examen de ce tableau il paraît nettement que la probabilité d'exotisme — et celle aussi d'archaïsme — augmente avec l'indice en question.[1]

Au point de vue statistique, il est intéressant de constater que la flore des Mousses européennes ne comprend pas moins d'une quarantaine de genres monotypiques et oligotypiques en Europe, ayant un indice supérieur à 10. Ces genres sont représentés par 96 espèces, soit environ le 10 % du nombre total des espèces de la flore.

Essayons maintenant d'exposer brièvement comment nous pouvons nous représenter la succession, sur notre territoire, des différentes flores dans les âges géologiques: vu le défaut des documents, nous ne pouvons pas remonter au delà du géogène inférieur mollasse).[2]

Epoque tertiaire

De la flore bryologique de l'éocène, nous ne pouvons rien dire, les mousses fossiles de cette époque faisant entièrement défaut. Cette flore devait avoir le même caractère subtropical-tropical que les Palmiers, Aralias, Lauriers, et Chênes tropicaux de cette époque.

Il est probable que les éléments méditerranéens proprement dits, à caractère xérophytique accusé, existaient déjà sous nos latitudes. Ces éléments ont migré du N. au S. par le refroidissement sur-

---

[1] Il ne paraît guère possible, pour le moment, d'étendre ces considérations aux genres polytypiques, pour lesquels ce rapport peut cependant présenter des valeurs relativement élevées: p. ex.:*Thuidium* 18 (240 : 13), *Rhynchostegium* 23 (182 : 8), *Campylopus* 28 (442 : 16), etc.

Les espèces cosmopolites mondiales des genres oligotypiques *(Argyrobryum* p. ex.) peuvent, de même, être considérées comme archaïques.

Le rapport du nombre des espèces du même genre en Europe à celui sur tout le globe (exprimé en %) est notablement plus élevé pour les espèces holoarctiques que pour les espèces subtropicales.

La fréquence de ces dernières diminue rapidement vers le nord; et cela même pour les espèces très communes de l'Europe moyenne. Les éléments subtropicaux européens sont différents de ceux de l'Amérique septentrionale, alors que les éléments holoarctiques sont les mêmes que ceux de l'Amérique du N.

[2] Je tiens ici un large compte des excellents exposés de Béguinot (1903, pp. 100 et seq.), de GRADMANN (1900), ainsi que de SCHARFF (1897).

venu à l'époque miocénique, et ont pu persister dans la région méditeranéenne.

Grâce aux communications intercontinentales, bien différentes des actuelles, elles ont pu se répandre sur des parties du globe séparées aujourd'hui par les océans: Europe, Asie, Amérique boréale, Océanie, Antarctique. Certaines de ces espèces présentent du reste, en Europe et en Amérique boréale, des aires continues, ne devenant disjointes que vers le Sud.

Ces éléments tropicaux de la flore européenne, relique d'une flore archaïque, se rattachent aux deux groupes: paléotropical et néotropical. Ce dernier paraît être représenté actuellement, en Europe, par les éléments endémiques de la côte occidentale de la Grande-Bretagne, surtout en Irlande, avec des espèces identiques ou voisines dans les Indes occidentales et les régions tropicales de l'Amérique du Sud: *(Bartramidula, Daltonia, Cyclodictyon)* et les types des montagnes des tropiques: *Merceya* et *Anacolia.*

Le faible refroidissement, survenu à l'époque oligocénique, se traduit par l'apparition, dans nos contrées, des aunes, bouleaux, hêtres, chênes, ormes, tilleuls, érables, peupliers, saules, noisetiers, soit presque tous les genres des arbres feuillus actuels, mais représentés par d'autres espèces et mélangés avec les nombreux palmiers: Sabal, Chamaerops, Phoenix, etc. Il est certain que ces essences furent accompagnées des mousses correspondantes.

A l'époque du miocène, au climat subtropical, probablement analogue à celui de Madère, des Canaries et des Açores, la flore des mousses devait présenter des analogies avec celle de ces îles *(Sciaromium prolixum, Myurium hebridarum, Brachymenium Notarisii, Bryum canariense, Funaria convexa, Hypnum canariense, Leucodon canariensis, Timmiella Barbula,* etc.). Ces mousses, contemporaines des *Sequoia, Taxodium, Thuya, Sabal, Smilax, Liquidambar, Pinus palaeostrobus, Ficus, Sassafras, Laurinées, Protéacées, Mimosées,* etc. sont encore représentées, en Amérique boréale, par les types spéciaux des Etats du Sud: *Hypopterygium, Syrrhopodon, Calymperes, Hookeria, Polytrichadelphus, Raphidostegium, Schlotheimia* spec., etc. En Europe, ce sont les types méditerranéens, habitant aujourd'hui entre les isothermes 15 et 25°, qui représentent cette flore, correspondant à un climat probablement humide, analogue à celui de la Caroline et de la Louisiane, avec beaucoup d'espèces des marais et des grandes tourbières *(Sphagnum* probablement déjà).

Durant le miocène se termine le plissement des Alpes qui se poursuit depuis la fin de l'éocène; l'abaissement des plateaux jurassiques avait déjà eu lieu, ainsi que l'affaissement de la vallée du

Rhin et la formation des Vosges et de la Forêt-Noire. Les plis méridionaux plus anciens ont dû isoler notre territoire de la région méditerranéenne. Dans les contrées arctiques, Spitzberg, Groenland, Alaska, apparaissent des espèces nordiques.[1]

La flore bryologique de l'Europe tertiaire comprenait certainement beaucoup des espèces qui, actuellement, sont largement répandues, soit en Europe, soit au dehors: ubiquistes et cosmopolites plus ou moins indifférents au climat, types d'ailleurs fixés et peu variables.

Comme exemple de néoendémismes du tertiaire, HERZOG (1926, p. 220) indique le *Leptodontium styriacum*, dont les prédécesseurs arcto-tertiaires habitaient la plaine, et se sont réfugiés, lors du plissement des Alpes, dans des refuges sud-orientaux (Styrie méridionale, Alpes dinariques). *Trochobryum* paraît être dans le même cas, ainsi que *Campylopus Mildei*, *Didymodon giganteus*, *Merceya*, *Schisma Sendtneri*.

Ces éléments floraux, à facies tropical et subtropical, communs à l'Europe et à l'Amérique boréale, persistèrent durant la période du pliocène pendant laquelle le climat chaud et tempéré favorisait la faune et la flore méridionales. Après cette première période surviennent des changements considérables: les Alpes atteignent leur élévation maximale; le climat continue à se refroidir; les plantes tropicales (palmiers, etc.) disparaissent peu à peu de l'Europe.

Alors apparaissent la plupart des espèces vivant encore actuellement chez nous: les unes ayant persisté de l'époque miocénique, d'autres résultant de la transformation d'anciennes formes autochtones des périodes précédentes.[2]

Une partie de ces reliques paléotertiaires, non modifiées, ont disparu aujourd'hui; d'autres n'ont persisté que sur d'autres continents: Amérique du Nord, Afrique boréale, Asie orientale.

La flore alpine tertiaire devait certainement comprendre un nombre assez considérable d'espèces des montagnes subtropicales (*Anacolia* p. ex.). Un petit nombre de ces espèces tertiaires-alpines (non arctiques), qui furent chassées de nos Alpes par l'époque glaciaire, purent y pénétrer de nouveau, plus tard, à la faveur du retrait des glaciers: *Bartramia Halleriana*, *Neckera turgida*, *Pterogonium*, *Leptodon*, etc.

---

[1] Selon PENCK et BRÜCKNER (1909) à l'époque inframiocénique, la Suisse avait une moyenne annuelle de 20,5° C., soit 9° de plus qu'actuellement; et à l'époque supramiocénique, 18,5°.

[2] Flore des sables jaunes de l'amphithéâtre morainique du Lac de Côme, très riche en formes méditerranéennes et subtropicales (couche supérieure du miocène ou pléistocène).

Cette flore alpine tertiaire (préglaciaire) devait avoir beaucoup de ressemblance avec celle actuelle du Japon. *Didymodon giganteus, Leptodontium, Trochobryum, Merceya,* etc. peuvent être regardés comme des types alpins tertiaires.

Herzog (l. c.) considère de même comme reliquats arctotertiaires certains endémismes alpins qui ont pu persister non loin de leurs stations actuelles: *Pterygophyllum, Sematophyllum demissum, Brotherella Lorentziana, Distichophyllum carinatum, Tayloria Rudolphiana, Schisma Sendtneri.*

Le *Brotherella* paraît s'être réfugié dans le Schwarzwald, peut-être aussi, avec le hêtre, dans la Schwaebische Alb; puis, dans une période postglaciaire chaude et humide (Gams), elle a regagné le versant N. des Alpes.

A la fin du miocène, la mer mollassique disparaît et est remplacée, dans les fjords du Jura, et localement sur le Plateau, par les nappes d'eau douce: le climat tropical et subtropical comportait une faune et une flore très riches.

D'une manière générale, les espèces communes à l'Europe et à l'Amérique septentrionale peuvent être considérées comme des reliquats de la flore arctotertiaire; mais la masse principale de ces espèces paraît avoir une origine nord-orientale. L'Asie centrale, à cette époque, était baignée au N. et NE. par la mer, et n'avait pas le caractère désertique et steppique actuel. Elle servit de voie d'émigration pour l'échange réciproque des flores tertiaires européenne et asiatique-orientale.

Comme exemples d'espèces alpines d'immigration probable boréale-orientale, on peut citer entr'autres:

Sphagnum Girgensohnii
— *quinquefarium*
Andreaea alpestris
Rhabdoweisia fugax
Cynodontium alpestre
— *Wahlenbergii*
Aongstroemia
Dicranum albicans
Trematodon brevicollis
Desmatodon systylius
Grimmia torquata
— *caespiticia*
— *mollis*
Rhacomitrium fasciculare
Amphidium lapponicum
Ulota americana
Dissodon Froelichianus
Dissodon splachnoides
Tetraplodon spec.
Pohlia elongata
— *longicolla*
Bryum microstegium
— *acutum*
— *Muehlenbeckii*
— *Blindii*
— *subrotundum*
Mnium hymenophylloides
— *orthorrhynchum*
— *cinclidioides*
Bartramia subulata
Philonotis seriata
Oligotrichum
Myurella Careyana
Orthothecium chryseum

Brachythecium latifolium
Plagiothecium silesiacum
— *neckeroideum*
Drepanium arcuatum
Hygrohypnum arcticum
— *Goulardi*, etc.

A cet élément reliquat vinrent s'ajouter, grâce au refroidissement graduel, des espèces nordiques en grand nombre, immigrées des contrées arctiques, et qui représentent l'élément arctotertiaire de la flore actuelle.

Un nombre restreint de ces espèces nordiques (*Corylus* p. ex.) paraissent avoir suivi la voie directe N-S., et être parvenues en Europe du Groenland, par l'Islande et les Shetland, où existait probablement une communication terrestre. La présence d'un certain nombre d'espèces des hautes Montagnes Rocheuses, qui manquent dans les régions intermédiaires (Sibérie, etc.), mais se retrouvent dans nos Alpes, ne peut s'expliquer que par leur origine arctique avec immigration N-S. (*Desmatodon Laureri*, *Dissodon Hornschuchii*, etc.). Il se peut, d'autre part, que certaines espèces manquant actuellement à l'Arctis, aient immigré en Europe (Alpes), et n'aient pu regagner leur territoire primitif.

On peut attribuer, du reste, cette origine et cette voie d'immigration à un nombre assez considérable des espèces arctiques-alpines de nos montagnes, telles p. ex. que:

Voitia
Oreoweisia serrulata
Dicranum fulvellum
— *Blyttii*
— *Starkii*
— *elongatum*
Pottia latifolia
Desmatodon latifolius
Grimmia incurva
Orthotrichum Killiasii
Encalypta commutata
Pohlia cucullata
— *Ludwigii*
Bryum arcticum
— *archangelicum*
— *onenum*
Conostomum
Polytrichum sexangulare
Orthothecium chryseum
— *rubellum*
Brachythecium glaciale
Hypnum curvicaule
— *revolutum*
— *Bambergeri*
— *ochraceum*
— *sarmentosum*, etc.

Une autre catégorie d'espèces nordaméricaines, ayant passé le pont du détroit de Behring à l'époque tertiaire (avec le cheval monodactyle américain) et étant répandues dans l'Eurasie septentrionale, à climat plus chaud que l'actuel, ont persisté, en petite quantité et en stations rares et isolées, sur quelques points de l'Europe centrale et septentrionale, alors qu'elles sont restées répandues ou même communes dans l'Amérique du nord et *pro parte* au Japon.

Sphagnum Pylaisi
— *molluscum*
Bruchia Trobasiana
Dicranum viride
— *majus*
Hyophila
Trematodon longicollis
Bryoxiphium norvegicum
Phascum carniolicum
Tortella caespitosa
Brachysteleum pusillum
Braunia
Bryum Harrimani
Mnium Drumondii
— *spinulosum*
Catharinea Hausknechtii
Dichelyma capillaceum
Clasmatodon parvulus
Antitrichia californica
Anomodon rostratus
— *abbreviatus*
— *apiculatus*
Haplohymenium triste
Thuidium punctulatum
— *pallens*
— *pulchellum*
— *delicatulum*
Camptothecium aureum
Entodon compressus
— *cladorrhizans*
Sematophyllum demissum
Bryhnia
Isopterygium latebricola
Plagiothecium silvaticum
Campylium hispidulum
Drepanium reptile
— *imponens*
— *circinale*
— *Haldanianum*, etc.

Selon Scharff (l. c.), longtemps avant que la migration arcto-tertiaire atteignit l'Europe occidentale, une autre migration avança par le sud, premièrement du SO. de l'Europe, puis, lorsque le climat devint plus froid, de l'Europe méridionale et centrale. Cette migration du S. au N. s'est produite sans interruption durant toute la période tertiaire.

En ce qui concerne notre territoire, il est probable que cette migration d'éléments méridionaux, à l'époque miocénique et pliocénique, ne fut pas aussi considérable que dans l'Europe occidentale, étant donné que le soulèvement alpin formait déjà un obstacle et une barrière.

A cet élément d'immigration méridionale appartiennent les *Campylopus* irlandais et britanniques, peut-être aussi le *Breutelia* et le *Dialytrichia*, ainsi que les *Fissidens polyphyllus* et *serrulatus*, les *Ptychomitrium*, *Glyphomitrium*, *Myurium*, *Colura*, *Mastigophora*, *Marchesina* et *Pleuropus* (Herzog l. c., p. 283).

La flore du Pliocène, avec ses forêts de *Picea excelsa*, *Albies alba*, *Pinus silvestris*, *Fagus silvatica*, *Betula alba*, *Quercus pedunculata*, *Populus tremula*, *Acer campestris*, *Alnus glutinosa*, *Corylus Avellana*, etc., devait présenter une composition assez semblable à celle de la flore actuelle du Plateau suisse; cette flore devait cependant être beaucoup plus riche et plus variée que l'actuelle, car il est probable que beaucoup d'espèces ont disparu et ne sont pas arrivées jusqu'à nous.

D'autres n'ont pu persister que dans des contrées plus méridionales (*Isopterygium Bottinii*, *Distichophyllum carinatum*, *Calymperes*, *Barbella*). La flore pliocénique européenne devait comprendre bon nombre des types subtropicaux encore représentés actuellement dans les Etats-Unis du Sud: Caroline, Louisane, Floride, etc.

Au commencement de la deuxième moitié du pliocène, l'Atlantique était fermé au N. par une connexion continentale de terre ferme entre la Scandinavie septentrionale et le nord arctique de l'Amérique, voie par laquelle l'immigration d'éléments nordiques eut lieu sur une grande échelle. Le Pacifique était, lui aussi, séparé de l'Océan arctique par une barrière de terre entre l'Alaska et le Kamtschatka, réunissant l'Asie à l'Amérique du Nord. C'est par ces voies que la flore arctique put s'étendre dans le nord de l'Europe et de l'Amérique.

D'autre part, l'Angleterre était réunie avec la France et l'Irlande, la Scandinavie avec l'Ecosse et l'Irlande.

La partie septentrionale des trois continents avait alors la même flore, qui forme la base de la végétation actuelle de l'hémisphère boréale. Cette flore n'avait pas de caractère arctique, mais plutôt subtropical (*Ptychomitrium*, *Braunia*, *Hedwigidium*, *Leptodon*, etc.). Ce n'est que plus tard que ces éléments subtropicaux furent remplacés par l'élément holoarctique.

D'autre part, une expansion de la Mer Blanche s'étendait alors à travers la Russie septentrionale et les plaines de l'Europe septentrionale; cette Mer Nordeuropéenne, comme l'appelle Scharff, joignait ainsi les bassins réunis aralo-caspien et la Mer Noire. La flore sibérienne ne pouvait ainsi pénétrer en Europe; alors que celle plus méridionale de l'Asie centrale continuait à immigrer dans l'Europe méridionale, ainsi que pendant le miocène, par une connexion terrestre qui joignait l'Asie mineure et la Grèce.

Par cette voie sont parvenus dans la presqu'île des Balkans, les *Mielichhoferia paradoxa* et *M. Copeyi*, et, dans l'Europe méridionale, le *Dialytrichia*.

La retraite graduelle, vers le nord, de la Mer Glaciale nordeuropéenne, ouvrit un passage à l'Orient de l'Europe, par lequel la flore sibérienne envahit la Russie centrale, la Germanie, la France et l'Angleterre (*Mnium Drummondii*, etc.). Pendant ce temps, les plantes de l'Asie centrale et méridionale, immigrées en Europe méridionale, s'étendaient le long des rives de la Méditerranée, au N. de l'Afrique et à l'Occident de l'Europe. Beaucoup de ces plantes passèrent ensuite dans l'Europe centrale.

Comme exemples de l'élément boréal eurasien-silvestre immigré de l'Asie orientale, Herzog (l. c., p. 261 et 267) indique: *Weisia*

viridula, *Molendoa*, *Oncophorus Wahlenbergii*, *Ditrichum flexicaule*, *Distichium inclinatum*, *Dicranodontium*, *Didymodon rubellus*, *Desmatodon latifolius*, *Tortella tortuosa*, *Grimmia ovata*, *Tetraplodon urceolatus*, *Pohlia elongata*, *Mnium* spec., *Rhodobryum*, *Bartramia Halleri*, *Timmia austriaca*, *bavarica*, *Pogonatum urnigerum*, *alpinum*, *Homalia*, *Myurella julacea*, *Thuidium delicatulum*, *Abietinella*, *Rhynchostegium rusciforme*, etc.

De même origine sont les *Hymenostylium*, *Barbula vinealis*, *Pleurochaete*, *Hedwigia*, *Timmiella*. Le centre de formation pour nos *Entodon*, *Leucodon*, *Anomodon*, *Brotherella*, *Hylocomium*, *Rhytidium*, *Mnium lycopodioides*, etc. se trouve au Japon et dans l'Indo-Himalaya.

En ce qui concerne la flore des Alpes, la richesse de la flore bryologique en éléments alpins proprement dits, allant en décroissant de l'Est à l'Ouest de l'Europe, amène à supposer que l'immigration des types alpins (et peut-être des arctiques-alpins) s'est faite par l'Orient (Asie centrale).

On peut considérer comme éléments haut-alpins antérieurs à la première glaciation les endémismes alpins actuels, espèces qui ont été refoulées sur les hauteurs sud-orientales non glaciées (mais non pas dans la plaine): *Pleuroweisia*, *Molendoa Hornschuchiana*, *Didymodon giganteus*, *Grimmia andreaeoides*, *Oreas*, etc. Ceci expliquerait la richesse des Alpes sud-orientales.

Les éléments purement arctiques avaient atteint l'Europe centrale et occidentale avant l'arrivée des sibériens. La migration du nord eut lieu principalement dans les derniers temps du pliocène. Les espèces les plus arctiques de l'invasion sibérienne purent s'établir alors dans les Alpes; une partie y persistèrent sans doute pendant l'époque glaciaire à la faveur de conditions locales favorables (parties découvertes en été, nunataker, etc.).

Ce n'est du reste pas seulement le changement de climat, mais aussi l'invasion secondaire d'un puissant rival par la voie sibérienne, qui confina la faune et la flore arctiques dans les Alpes de l'Europe centrale, c.-à-d. dans une région où ces éléments arctiques ont persisté jusqu'à maintenant, grâce à leur adaptation au climat, analogue, sous quelques rapports, au climat arctique.

A la fin de l'époque tertiaire, le climat de l'Europe centrale ne devait pas différer beaucoup du climat actuel; il est ainsi très probable que la plus grande partie de notre flore actuelle — au moins en ce qui concerne les groupes nordique et central-européen — a déjà vécu dans l'Europe centrale avant l'époque glaciaire.

Nous résumerons ce que nous avons dit de la flore des Mousses

européennes de l'époque tertiaire, en récapitulant les éléments suivants:

1° élément tropical relique d'une flore archaïque,
2° élément subtropical, néoendémisme du tertiaire,
3° élément méridional immigré des contrées méditerranéennes,
4° élément arctotertiaire immigré de l'Arctis du N. au S.,
5° élément boréal-oriental immigré de l'Asie et de l'Amérique septentrionales par la Sibérie,
6° élément oriental immigré par l'Asie centrale des hautes chaînes de l'Indo-Himalaya.

Quaternaire

Cette époque géologique est caractérisée par des variations considérables du climat, dont nous ignorons les causes. Les rives des mers européennes éprouvent des déplacements considérables; la distribution des mers et de la terre ferme change à plusieurs reprises: ce qui représente, sans doute, l'une des causes probables de ces variations du climat.

Vers la fin du pliocène, le climat de l'Europe moyenne n'était guère plus chaud qu'actuellement; mais il prit un caractère océanique accusé: les étés étaient frais et nébuleux, les hivers peut-être pas très froids, mais avec beaucoup de neige.

Ce n'est pas ici le lieu de discuter les opinons diverses émises relativement aux conditions climatériques de l'époque glaciaire. Je rappellerai cependant qu'il existe deux théories à ce sujet: celle classique d'Agassiz, Lyell, Darwin, Heer, etc., d'après laquelle ce climat, sous nos latitudes, aurait correspondu à la température actuelle du Spitzberg, du Groenland, de la Sibérie boréale, etc., c.-à-d. avec une température annuelle comprise entre 0 et 5°. La flore aurait été celle actuelle des hautes altitudes alpines, au voisinage des glaces et des neiges éternelles, et de la toundra arctique. Tandis que la théorie moderne de Tyndall, Saporta, Stoppani, etc. attribue comme cause aux phénomènes glaciaires plutôt une quantité majeure d'humidité atmosphérique produisant d'abondantes précipitations, qu'un abaissement de la température. Le climat de la période glaciaire très humide, aurait été moyen et tempéré, sinon plus chaud que le climat actuel.

La théorie de Tyndall est confirmée par les pays où, actuellement, le développement des glaciers est déterminé seulement par une distribution uniforme de la chaleur ou par une grande précipitation atmosphérique. Ainsi à la Nouvelle Zélande, avec une température annuelle de 10° environ, où les neiges persistantes se trouvent à l'altitude de 1800 m., beaucoup de glaciers descendent jusqu'a 200 m. env. s. m. Le climat, très humide, mais très tempéré, permet aux *Aralias*, aux *Dracaena*, *Fuchsia*, et aux fougères arborescentes de vivre dans le voisinage des glaciers.

Dans les Andes chiliennes de la Patagonie et de la Terre de Feu, les glaciers descendent jusqu'à la mer, quoique le climat soit assez doux pour que les forêts puissent monter jusqu'à la limite des neiges, à 2000 m. env.

Mais, comme le remarque BÉGUINOT (1903), il paraît indubitable que la cause immédiate de l'extension des glaciers, dans nos latitudes, ne dépend pas seulement d'une augmentation des précipitations nivales dans les bassins collecteurs, mais aussi d'une diminution de la fonte sur les fronts d'ablation. Ceci s'oppose à l'admission d'une température égale ou supérieure à l'actuelle, parce que l'ablation croissant plus rapidement que la congélation, le glacier se réduirait rapidement aux conditions actuelles.

D'autre part, comme plusieurs auteurs l'ont fait remarquer, il n'est pas nécessaire d'abaisser beaucoup la température pour obtenir un abaissement sensible correspondant de la limite des neiges persistantes et des masses glaciaires. Un abaissement de la température moyenne annuelle de 3 à 4° suffit. Pour Genève, p. ex., dont la température m. a. est de 9°, 25, à l'altitude de 400 m. environ, les glaciers de Chamonix descendent jusqu'à 1500 m., la neige persistante, dans le massif du Mont-Blanc, se trouve à 2700 m.: on calcule que, si la température m. a. à Genève, s'abaissait de 4°, soit à 5°, 25, la neige persistante se trouverait à 1700 m., et les glaciers du Mont-Blanc pourraient descendre jusqu'à 500 m., c.-à-d. tout près du Léman. (BÉGUINOT l. c.)

Il est certain que la présence d'une grande masse réfrigérante de glace et d'eau glacée dégorgeant du front glaciaire est une cause évidente de refroidissement de la température générale. Au voisinage d'un glacier, la flore doit ressentir à un haut degré l'inclémence du climat; mais, pour ce qui concerne les mousses, cette influence est notablement moindre que pour les plantes supérieures, car, même au voisinage immédiat du glacier, il peut se trouver des stations d'étendue réduite avec un climat local qui permette la vie d'autres espèces que les arctiques et subarctiques.

L'opinion que, lors des dernières époques glaciaires, le climat, dans l'Europe centrale, était plutôt froid et continental, est partagée actuellement par un certain nombre de botanistes.[1]

L'adaptation de certaines races ou espèces xéromorphes, d'origine pliocénique, à l'habitat aquatique ou amphibie, qui a eu lieu probablement durant les glaciations, a pu permettre à ces formes de traverser l'époque glaciaire. C'est le cas, selon GAMS (1926), pour *Fissidens grandifrons* (et peut-être pour *F. crassipes*, *F. Mildeanus*, *F. rivularis)* qui, réfugié en France méridionale, est immigré, en Suisse, à la période postglaciaire, par la vallée du Rhône.

Il en est de même pour le *Hyophila riparia*, immigré probablement du bassin de la Saône par la porte burgonde, déjà avant la première glaciation, alors que le Rhin supérieur coulait dans le Rhône. Cette mousse aurait persisté entre les glaciers nordiques et les alpins, à travers toutes les glaciations. Sa migration dans les lacs du Plateau suisse a eu lieu certainement à partir de l'époque postglaciaire.

La température moyenne annuelle finit par s'abaisser: dans les Alpes s'accumulèrent de grandes masses de glace, que les étés trop

[1] Voir p. ex. H. GAMS: Beiträge zur Kenntnis der Vegetation schwedischer Seen, p. 74 (Bern 1927).

frais ne pouvaient fondre, si bien que les glaciers s'avancèrent successivement dans les vallées, et enfin débordèrent dans les plaines.

Cette avance des glaciers alpins s'est produite à quatre reprises au moins, en même temps qu'avançait aussi l'inlandsis scandinave.

Lors de la deuxième glaciation, qui fut la plus considérable, presque toute la plaine allemande septentrionale, ainsi que la plus grande partie des contrées préalpines, étaient couvertes de glace. Une grande partie de la flore européenne fut détruite par l'inclémence du climat et disparut pour toujours: ces espèces pliocéniques disparues se retrouvent en petite partie à l'état fossile.

Une autre partie trouva des abris dans les stations et localités les plus chaudes, éloignées des grandes masses glaciaires: France méridionale, Bohême, pied S. des Carpathes, etc. (Buxegia).

Mais la plus grande partie de l'Europe centrale s'était transformée en toundra avec sa végétation de mousses très développée.

Sur les rives des glaciers s'établit une flore alpine-arctique analogue à celle que nous observons actuellement dans les mêmes conditions. La flore subarctique des marais bombés qui, à la fin du pliocène et au commencement du pléistocène, existaient dans l'Europe centrale, entre les périodes des grandes extensions glaciaires, comprenait de nombreuses mousses des régions arctiques. C'est probablement alors qu'eurent lieu les échanges des plantes glaciaires entre les Alpes européennes d'une part et les montagnes de l'Asie centrale, et, d'autre part, entre les Alpes et les contrées arctiques. Ces mousses se sont ensuite réfugiées dans les tourbières actuelles ou sont remontées vers le nord; la sagne permet en effet la conservation d'espèces relictuelles. Dans cette catégorie rentrent p. ex. les mousses fossiles interglaciaires: *Sphagnum* spec., *Dicranum Bergeri*, *Paludella*, *Meesea* spec., *Drepanocladus revolvens*, *Calliergon trifarium*, *C. giganteum*, *C. stramineum*, *Scorpidium turgescens* etc.

Comme l'a fait remarquer déjà Oswald Heer, un certain nombre de plantes des Hautes-Alpes, parmi les plus résistantes, qui habitaient les îlots de terrain restés libres au milieu de la carapace de glaces, ont sans doute survécu aux périodes glaciaires. Ceci est certainement le cas pour nombre des mousses alpines du pliocène. La glaciation n'était du reste pas générale: il y avait, dans la zone nivale, comme aujourd'hui, des parties de rochers et de terrain libres où les plantes, et surtout les mousses, ont pu vivre, même pendant les époques de glaciation maximale. La société que j'ai notée à l'altitude de 3600 m. au Combin de Corbassières (Amann 1916) est une preuve de cette possibilité. Avec Jos. Braun et Brockmann-Jerosch, il faut admettre une persistance des plantes alpines pendant le glaciaire dans ces sta-

tions abritées et favorables. Les mousses haut-alpines ayant des exigences climatiques très modestes, le nombre des espèces qui ont pu persister est probablement considérable.

Les Alpes du Valais et de l'Engadine supérieure, dont le climat actuel présente un caractère continental accusé, à précipitations faibles, étés relativement chauds, forte insolation, qui dépend du reste de l'orographie de ces contrées, devaient présenter, selon BROCKMANN-JEROSCH (l. c.), un climat de même caractère pendant les glaciations du Riss et du Würm.

Les mousses aquatiques mésothermophiles, protégées par l'eau contre le froid, ont pu vivre dans l'Europe septentrionale et aux hautes altitudes pendant la période glaciaire.

Les flores alpine et glaciaire-arctique ont pu se mettre en communication grâce à l'abaissement de température qui permettait aux espèces nivales de descendre dans les plaines de l'Allemagne moyenne. Selon NATHORST, toute la région intermédiaire entre le drift du nord et les glaciers alpins (300 km. environ) était à peine couvert par place par *Betula odorata*, tandis que la majeure partie du terrain était occupée par la flore glaciaire. La répartition des mêmes espèces dans les régions arctiques et les hautes montagnes des régions tempérées doit être attribuée en majeure partie à l'échange qui a pu se faire pendant l'époque glaciaire.

Le fait, relevé par BROCKMANN-JEROSCH (1906), que la zone alpine est plus pauvre en espèces rares dans la partie méridionale que dans les parties moyenne et septentrionale des Alpes, se vérifie aussi pour les muscinées. Les parties les plus riches se trouvent au centre et au nord du territoire alpin; les Alpes méridionales (Tessin) sont notablement plus pauvres que les centrales et septentrionales. Cela peut faire supposer que ces espèces rares sont arrivées du nord et non point du sud, comme le suppose CHODAT (massifs de refuge au sud des Alpes).[1]

Ce sont plutôt les Alpes moyennes (Haute-Engadine) qui sont riches en espèces de mousses rares, tandis que les massifs septentrionaux (Säntis p. ex.) le sont beaucoup moins. Pour ces mousses rares de la Haute-Engadie, on doit admettre une immigration des Alpes orientales (Alpes de Salzburg, etc.) à la suite du recul du glacier de l'Inn.

D'autre part, il faut remarquer que le climat continental extrême de la Basse-Engadine a dû favoriser l'immigration des éléments oriental et pontique. C'est à ce fait, probablement, qu'il faut attribuer la présence du *Pleurowcisia* dans cette région.

D'une manière générale, la richesse en espèces rares paraît diminuer gra-

[1] Il faut cependant remarquer, à ce sujet, que la pauvreté relative des Alpes du Tessin tient d'une part à l'uniformité de leur constitution pétrographique, et d'autre part au fait qu'elles sont encore mal connues sous le rapport bryologique.

duellement, pour les muscinées, de l'est à l'ouest dans la chaîne des Alpes: cet appauvrissement se poursuit jusqu'aux Pyrénées.

Cette richesse des Alpes orientales en espèces de l'élément alpin s'explique naturellement par le fait que, dans cette partie des Alpes, la glaciation a été beaucoup moins considérable que dans les Alpes centrales et occidentales; ce qui a permis aux espèces préglaciaires, et à celles immigrées du NE., d'y persister.

Pour les mousses, la différence de richesse en espèces alpines rares entre l'Engadine-Valais et les autres territoires, est du reste beaucoup moins accusée que pour les phanérogames. Cela tient fort probablement à ce que les mousses ont pu persister un peu partout dans les Alpes durant l'époque glaciaire. A côté des deux grands massifs de refuge Engadine et Valais, il y en a eu, sans doute en Suisse, d'autres petits où ont pu persister certaines espèces rares à aire réduite.

En gros, l'effet de la dernière glaciation, selon BROCKMANN-JEROSCH, a été un appauvrissement inégal de la flore alpine dans les chaînes intérieures et septentrionales, qui persiste encore aujourd'hui.

La persistance des mousses pendant la période d'extension des glaciers a eu lieu aussi pour la chaîne du Jura, dont la flore devait être composée d'espèces alpines et d'espèces arctiques, avec quelques types plus frileux dans les stations abritées. Seules les parois et les pentes bien exposées au midi pouvaient offrir à une flore pauvre en espèces quelques stations convenables à son développement.

On peut admettre, avec C. MEYLAN (1905), que quelques-uns des types nordiques ont pu se fixer, dès le commencement de la période de glaciation, au pied du versant est du Jura, à climat humide correspondant au climat actuel de la Scandinavie boréale. Plus tard, ce flanc est disparaissait presqu'entièrement sous le glacier du Rhône et, sur le flanc ouest, au-dessous de 1000 m., les étés courts permettaient le développement de la flore alpine composée d'éléments nordiques et alpins.

Quant aux parties du Plateau suisse laissées à découvert par les glaciers, la zone forestière ayant dû être abaissée, pendant les périodes glaciaires, de 1000 à 1200 m. environ en moyenne, par rapport à ses limites actuelles, ces parties devaient appartenir en entier à la zone alpine avec la flore de la toundra.[1]

Les quatre époques glaciaires principales ont été interrompues et séparées par les trois époques interglaciaires: Günz-Mindel, Mindel-Riss et Riss-Würm. Durant la deuxième glaciation mindélienne, qui fut celle maximale au nord des Alpes, la forêt fût refoulée plus loin encore. Elle fut suivie d'une période interglaciaire avec un climat continental chaud et sec, qui permit à la steppe de s'étendre sur une

[1] Je rappellerai que le grand glacier du Rhône s'étendait sur 150 km. de longueur dans la vallée du Rhône, où son épaisseur verticale était de 1200 à 1680 m.; il envoyait des matériaux morainiques depuis le Haut-Valais jusqu'à Lyon (460 km.).

grande partie de l'Europe moyenne. Ce n'est qu'une faible partie de notre flore qui put survivre sur place à ces variations extrêmes du climat de la toundra et de la steppe. Nous pouvons admettre cette persistance pour les espèces du groupe nordique qui, aujourd'hui encore, occupent l'espace compris entre la steppe et la toundra.[1]

Il est probable que certaines espèces méridionales, qui ont pu s'avancer vers le nord à la faveur d'une période interglaciaire, se sont trouvées séparées de leur centre principal de dispersion par le fait de la période glaciaire suivante *Campylopus Schwarzii*, *Brachysteleum polyphyllum*, etc. analogues au *Carex baldensis* du Val Nuglia cité par S. Brunies (1906).

Comme le climat s'adoucit vers la fin de la 2me période interglaciaire, la forêt pénétra dans la steppe.[2] Le climat de cette époque devait être même plus doux que celui actuel; la flore du Plateau devait être à peu près celle actuelle.

Les témoins de la glaciation du Riss furent les éléments boréaux-alpins de la flore accompagnant le mélèze, *Pinus montana*, *Loiseleuria*, *Elyna*, etc. A cette époque eut lieu un échange actif des flores des montagnes de l'Europe moyenne entr'elles et avec le nord. (Jos. Braun).

Après cette troisième glaciation Rissienne, qui ne s'étendit que sur une partie du pays préalpin, un climat plus sec détermina le recul des glaciers et fournit à la végétation steppique la possibilité de se répandre sur de vastes espaces de l'Europe moyenne. Le passage immédiat et le mélange des faunes de la toundra et de la steppe, que l'on a observées à Schweizersbild, portent à admettre que cette nouvelle période steppique succéda brusquement à la période de la toundra, sans intercalation d'un développement de la forêt, tandis qu'actuellement, la suite naturelle est celle de la toundra à la forêt et de celle-ci à la steppe. Ce sont sans doute les reliquats de cette végétation steppique qui composent la formation actuelle de la garide.

Les voies de migration de cette formation furent selon Gradmann (l. c.):

1° la dépression du Danube (voie suivie plus tard par les Celtes),
2° le bord septentrional des Carpathes (voie suivie plus tard par les Germains),
3° le territoire rhodanien sud-occidental par le Jura.

---

[1] Le climat des époques interglaciaires n'a probablement pas été notablement plus chaud que celui des glaciaires; mais il a été certainement beaucoup plus sec; ce qui causa le retrait des glaciers.

[2] *Acer*, *Fraxinus*, *Abies*, *Buxus*, dans l'interglaciaire de Flurlingen, Dürnten, Wetzikon, Mörschwil, Uznach, Bougy, etc.

Lors de la dernière époque interglaciaire Riss-Würm eut lieu une avance vers l'est de la flore atlantique hygrophile: certaines de ces espèces atlantiques arrivèrent jusque dans le bassin méditerranéen oriental, où elles se sont maintenues. A cette époque règnait, aussi dans le bassin méditerranéen, un climat océanique humide avec des forêts de Lauriers (Jos. Braun).

Pendant cette dernière période interglaciaire, la limite des neiges persistantes, dans les Alpes, était de 400—500 m. plus élevée qu'aujourd'hui (Penck). Le Säntis et d'autres sommets étaient complètement découverts en été, et la flore pouvait s'y développer comme actuellement. La flore des *nunataker* (récifs rocheux découverts dans le glacier) devait être à peu près la même qu'actuellement.

Selon Josias Braun, aux forêts de tilleuls et d'érables du dernier interglaciaire, correspondait un climat océanique humide et tempéré. Dans les Alpes, il n'y avait que des forêt de conifères.

La flore subalpine n'a pu se fixer dans le pays préalpin qu'après la troisième glaciation, lors de la période postglaciaire Riss-Würmienne; la zone subalpine atteignait le pied des montagnes, et même un peu plus loin (Gradmann).

A l'époque du Würm, il n'y a pas eu d'échange floral notable avec l'Arctis (Brockmann, l. c.).

La richesse de la Haute-Engadine et du Valais en espèces arctiques-alpines, qui manquent ou sont rares dans les chaînes septentrionales, indique que celles-ci doivent avoir existé à l'intérieur des Alpes *avant* la plus grande extension de la dernière glaciation. Car si elles y avaient pénétré *après* le Würm, par migration du nord au sud, ensuite du retrait des glaciers, les chaînes septentrionales des Alpes devraient être plutôt plus riches que plus pauvres en espèces arctiques-alpines.

Pendant la dernière glaciation, il n'y avait, selon Brückner, dans les Alpes suisses, pas de territoires libres de neige par leur climat. La limite des neiges persistantes devait se trouver à 1150 m. au dessous de l'actuelle, soit, en moyenne, à 1550 m. (Penck et Brückner). La température moyenne annuelle était de 4° plus basse que l'actuelle.

Il paraît donc exclu que les espèces dont le territoire d'extension se trouve actuellement dans les zones inférieures aient pu persister à l'intérieur des Alpes durant cette dernière période glaciaire. Mais cette persistance doit être admise pour ce qui concerne les espèces habitant actuellement la zone alpine. A la fin de cette glaciation, qui avait anéanti, dans les Alpes intérieures et septentrionales, la végétation des zones inférieures, la partie de la flore alpine qui a pu persister put s'étendre: quelques-unes de ces plantes restèrent en arrière dans la concurrence avec les nouvelles venues qui peuplèrent les terrains devenus libres de glace: ce sont les espèces rares actuelles. Pour les mousses aussi, généralement parlant, les parties des Alpes riches en espèces rares sont celles à climat continental; les pauvres, celles à climat océanique. Les districts riches représentent des

reliques de la flore alpine de la dernière période interglaciaire, qui a dû persister grâce aux conditions orographiques et climatiques: les Alpes moyennes et septentrionales, plus fortement glaciaires, ont une flore plus pauvre. La flore subalpine a été refoulée et a dû remonter ensuite à partir des parties périphériques; mais les conditions orographiques défavorables ont empêché le repeuplement dans certaines vallées.

La quatrième glaciation a été limitée aux chaînes plus élevées; les Alpes méridionales en furent les mieux préservées: là ont pu persister des espèces des zones inférieures et subalpines, à côté d'espèces considérées aujourd'hui comme alpines (BROCKMANN).

D'après TARAMELLI (1910), voici quelques données relatives à la glaciation wurmienne dans les Alpes méridionales:

Secteurs alpins	Niveau des neiges persistantes	Altitude des fronts glaciaires	Limite probable de la végétation arborescente
Alpes maritimes, versant N	1900 m	684—1050 m	1100—1200 m
cottiennes	2200	325—667	1400—1500
graies	2000	323—500	1200—1300
pennines	1900	405—850	1100—1200
insubriennes	1700	250—300	900—1000

L'appauvrissement en espèces alpines (oréophytes) de la chaîne des Alpes, de l'orient à l'occident, s'explique par le fait que les Alpes orientales ont été moins glaciées que les occidentales: les espèces alpines immigrées du NE. durant le tertiaire, ont pu y persister plus facilement pendant les époques glaciaires.

D'après le Tableau synoptique donné par Jos. BRAUN (1919): c'est lors de la première période (Gunzienne) de glaciation qu'a eu lieu la première immigration d'espèces nordiques.

Pendant l'interglaciaire Gunz-Mindélien, à climat chaud et humide, les forêts de lauriers et d'autres feuillus présentaient encore quelques éléments pliocéniques.

Lors de la glaciation Mindélienne eut lieu l'immigration maximale des espèces nordiques.

L'interglaciaire Mindel-Rissien, à climat océanique humide et chaud, avait des forêts d'essences feuillues de caractère méditerranéen-atlantique.

Pendant la glaciation du Riss, à climat froid et localement sec et extrême, dominait la forêt de conifères avec des colonies boréales-alpines, des buissons d'arbustes et des marais.

Au climat modéré, humide et océanique de la dernière époque interglaciaire Riss-Würmienne, correspondait la forêt de feuillus de caractère médioeuropéen-océanique (Pianico Sellere, Pont à Mousson, Hötting, Flurlingen, etc.).

Enfin, pendant la glaciation du Würm, le climat était froid et

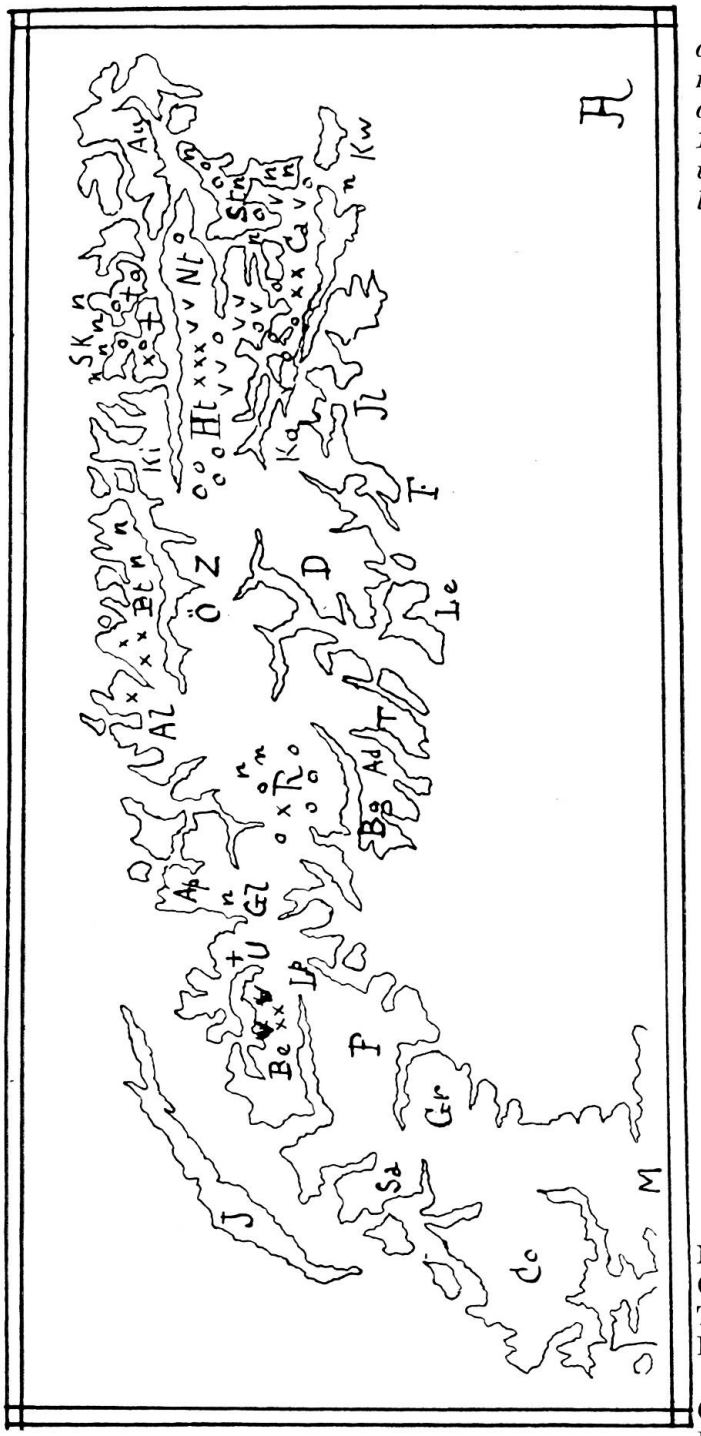


Fig. 8

Répansion (schématique) *de quelques espèces de l'élément alpin dans la Chaîne des Alpes (relief au-dessus de 1000 m.), montrant l'appauvrissement en espèces rares de l'orient à l'occident.*

M	Alpes maritimes
Co	cottiennes
Sa	savoisiennes
Gr	graies
P	pennines
Lp	lépontiques
Be	bernoises
U	uranaises
Gl	glaronnaises
Ap	appenzelloises
Bg	bergamasques
Ad	d'Adamello
R	rhétiennes
T	du Trentin
Le	leissiniennes
Al	algoviennes
O	d'Ötztal
Bt	bavaroises et du Tyrol septentr.
Z	du Zillertal
D	Dolomites
F	du Frioul
Ki	de Kitzbüchler
Ht	Hohe Tauern
Ka	Karniennes
Sk	Salzkammergut
Nt	Niedere Tauern
Jl	juliennes
Au	autrichiennes
St	stiriennes
Ca	carinthiennes
Kw	Karawankes
J	Jura suisse

Molendoa Hornschuchiana (×)
Carinthie (2), Salzburg (1), Tyrol (3), Algäu (1), Bavière (3), Rhétie (1), Berne (2).

Voitia nivalis (V)
Carinthie (7), Tyrol (8), Berne (2).

Merceya ligulata (+)
Salzburg (2), Uri (1)

Oreas Martiana (○)
Tyrol (15), Steiermark (10), Salzburg (4), Carinthie (7), Rhétie (5).

Plagiothecium neckeroideum *(n)*
Bavière (2), Salzburg (4), Steiermark (4), Carinthie (2), Rhétie (2), Glaris (1).

(Entre parenthèses le nombre de localités indiquées par LIMPRICHT in RABENHORST, complétées.)

extrême, la forêt de conifères avec des éléments boréaux-subalpins, des buissons d'arbustes nains, des marais.[1]

En résumé, avec GRADMANN (l. c.), on peut dire qu'à l'exception de celles des forêts de conifères et des tourbières, il n'est pas possible de fixer, même approximativement, l'époque à laquelle les associations de nos forêts, de nos marais et de nos cours d'eau ont conquis leurs territoires actuels. Mais il est certain qu'à côté des restes de la végétation pliocénique, qui, peu à peu, regagnèrent leur ancien territoire, après des combats et des alternatives nombreuses d'avance et de recul, il s'établit, chez nous, au cours de la période quaternaire, maintes espèces nouvelles venues de l'Est et du Nord: ceci par la voie de la Sibérie occidentale, alors émergée.

Postglaciaire

Pendant la période de recul définitif des glaces, il s'établit, sur les espaces fraîchement découverts, une végétation d'arbrisseaux nains analogue à celle des toundras arctiques actuelles. La forêt de conifères et les marais occupaient le nord de la Suisse (St. Jakob, Birs). C'est l'époque du Renne, du Mammouth, du Rhinocéros à toison, de l'Ours arctique, du Bœuf musqué et de la Marmotte.

A l'homme chelléen et acheuléen, apparu lors de la dernière période interglaciaire Riss-Würmienne et contemporain de l'Ours et de la Hyène des cavernes, avait succédé celui de l'Aurignacien, du Solutréen et du Magdalénien. Il utilisa fort probablement la mousse de la toundra comme le font encore les lappons et les esquimaux, pour calfeutrer les interstices de leurs huttes, préparer leur couche et se servir des longues tiges feutrées du *Dicranum elongatum* en guise de mèches de lampe.

Il paraît certain, du reste, que l'adoucissement graduel du climat qui survint après la dernière glaciation, fut interrompue par des périodes secondaires de refroidissement, qui forcèrent les espèces délicates de la flore à se réfugier sur certains points privilégiés d'où elles purent s'étendre de nouveau lorsque les conditions de climat

---

[1] En se basant sur la dispersion actuelle, en Europe, du *Hypnum (Scorpidium) turgescens*, H. GAMS (1926), conclut que cette mousse est une relique de la période Rissienne.

Selon le même auteur (1927), quelques-unes des espèces de la Barme de la Vardette sur Fully (Valais), 2030 m., si riche en espèces rares (*Andreaea Rothii*, *Grimmia arenaria*, *Gymnomitrium coralloides*, etc.), peuvent fort bien avoir traversé la dernière époque glaciaire dans cette localité et d'autres analogues.

devinrent ensuite plus favorables. Cette réoccupation secondaire du terrain n'eut lieu que sur de faibles distances.

La caractéristique de ces espèces est qu'elles sont répandues sur des territoires restreints, mais que, là, elles sont dispersées sans préférences accusées pour les stations.

Ensuite des recherches d'Axel Blytt et de Sernander, on admet, aujourd'hui, qu'après le retrait définitif des glaciers, se succédèrent les périodes postglaciaires suivantes:

1° période arctique ou du *Dryas* (*Dryas*, *Salix polaris*, *S. reticulata*, *Betula nana*),
2° période subglaciale ou du Tremble, à climat humide (*Populus tremula*, *Betula odorata*, *Salix* spec.),
3° période subarctique à climat sec (immigration du Pin silvestre),
4° période infraboréale, à climat humide, avec un développement considérable des forêts de Pin,
5° période boréale à climat sec (*Quercus sessiliflora*, *Fraxinus excelsa*, *Corylus Avellana*),
6° période atlantique ou période du Chêne, à climat humide,
7° période subboréale, ou de l'Epicéa, à climat sec,
8° période subatlantique, ou du Hêtre, à climat humide.

Suivant Gams (1924), nous devons admettre, pour l'avant-pays alpin, la succession des périodes suivantes après la retraite définitive des glaciers:

1° période subarctique xérothermique,
2° période atlantique humide,
3° période boréale sèche,
4° période atlantique humide,
5° période subboréale chaude et sèche,
6° période subatlantique à climat relativement humide et froid (mer de brouillard, sans doute fréquente),
7° période actuelle relativement sèche, mais moins sèche et chaude que la subboréale.[1]

---

[1] Selon Gams et Nordhagen (1923), la concordance des périodes postglaciaires avec les époques préhistoriques serait la suivante:

Période préboréale (arctique et subarctique): Solutréen et Magdalénien.
Période boréale: époque épipaléolithique (Azilien, Tardenoisien).
Période atlantique: époque protonéolithique (Campigien) (environ 5000 à 3000 A. C.).
Période subboréale: époque néolithique, du bronze, première époque de Hallstatt (environ 3500 à 850 A. C.).

Il faut donc admettre deux périodes xérothermiques postglaciaires: l'époque subarctique ou magdalénienne et l'époque subboréale (celle-ci correspondant à l'âge de la pierre polie et du bronze, entre les années 2500 et 500 avant J.-C.). La période subatlantique, interrompue peut-être au temps des Romains, a duré jusqu'au 8me siècle de l'ère chrétienne.

Durant la période glaciaire, les parties non glacées de l'Europe moyenne étaient occupées par la toundra subarctique et arctique: ce sont certainement les mousses de cette formation qui ont immigré les premières lors du retrait des glaciers et qui ont succédé aux associations des mares glaciaires.

La flore glaciaire, après la survenance d'un climat plus chaud, n'a pas disparu tout à coup: elle a été repoussée peu à peu par les formes méridionales immigrées. Cette flore glaciaire persista encore jusqu'à la fin de la période des conifères (infraboréale), et ne fut anéantie complètement, dans les zones inférieures, que par le climat tempéré de la période boréale.

Relativement à la première période postglaciaire, BROCKMANN (1920, p. 58) a fait remarquer que la flore des argiles à Dryas est celle du voisinage immédiat des glaciers en retrait, comprenant plutôt des espèces subalpines-alpines avec très peu d'alpines proprement dites et d'arctiques-alpines.

Les mousses de ces associations (*Philonotis* spec., *Pohlia commutata*, *P. Ludwigii*, *P. cucullata*, *Drepanocladus* spec., etc.) sont bien, en effet, celles des mares d'eau glaciaire. Cette flore comprenait, en outre, des espèces aquatiques du climat actuel: *Calliergon stramineum*, *C. trifarium*, *C. sarmentosum*, *C. giganteum*, *Climacium*, etc., qui, actuellement, ne se mélangent plus avec les précédentes. La plupart de ces mousses alpines et arctiques alpines étaient dues au voisinage de la glace, mais non pas à un climat arctique-alpin.

BROCKMANN tire la conclusion que le climat, à la fin du Würm, n'a pas dû être arctique. L'hypothèse de la toundra à arbustes postglaciaire (avec une température annuelle de 3—4°) n'est, selon lui, pas admissible: le climat devait être relativement doux, avec des précipitations abondantes.

Période subatlantique: époques moyenne et ultime de Hallstatt, de La Tène, commencement de l'époque historique (850 A. C. jusqu'à nos jours).

D'autre part, la nouvelle méthode d'analyse pollénique a permis à E. FURRER (1928) et à P. KELLER (1928) d'établir la succession, dans les marais du Plateau, des Préalpes et du Jura, des essences forestières suivantes:

Période subarctique: Bouleau, puis Pin silvestre (maximum de la sécheresse).
Période boréale: Noisetier (maximum du climat continental).
Période atlantique: Epicéa, Chêne, Sapin (climat chaud).
Période subboréale: Hêtre (augmentation de la sécheresse).
Période subatlantique: Sapin (augmentation de l'humidité).
Période actuelle: Epicéa (diminution de l'humidité).

Ces alternatives de périodes relativement sèches et chaudes et d'autres humides et froides, qui suivirent le retrait des glaciers, entraînèrent des changements considérables et réitérés dans la flore et la faune de notre pays. Pendant les périodes xérothermiques, l'avant-pays alpin a été envahi par la steppe et la garide.[1] Celles-ci ont fait place à la forêt dans les périodes plus humides.

A la première époque steppique succéda une période de refroidissement postglaciaire, qui fit reculer la région des arbustes jusqu'au pied des Alpes, du Jura et de la Forêt-Noire. La végétation steppique fut alors repoussée et ne se maintint que dans certaines stations privilégiées, pour se répandre, plus tard, en rayonnant de ces foyers secondaires, aux environs peu éloignés.

Aux phases de la toundra et de la steppe, succéda une phase essentiellement propice au développement des essences forestières, qui, avant l'apparition de l'homme et durant les premiers stades de civilisation, couvrit de forêts une grande partie de l'Europe. Cela permit aux espèces hygrophiles qui ont besoin de stations couvertes et bien tempérées, de se mélanger aux éléments de la période xérothermique.

A la faveur d'époques à température plus élevée, des espèces thermophiles ont pu s'étendre au N. et aussi s'élever dans les montagnes. Par un refroidissement subséquent, ces colonies ont pu être détruites: les espèces ont ainsi reculé du N. au S. et sont redescendues; mais elles ont pu parfois persister dans certaines stations privilégiées où elles ont trouvé un abri suffisant. Telles sont p. ex. les mousses de l'îlot insubrien en Valais: *Timmiella*, *Fabronia pusilla*, *Sphaerocarpus texanus* (avec *Gymnogramme*).

Quant aux éléments occidentaux et méridionaux, qui ont immigré chez nous lors des périodes xérothermiques postglaciaires, il faut remarquer que ces espèces exigent un climat océanique et surtout un hiver doux, car elles sont sensibles au gel(*Breutelia*, *Brachysteleum*).

---

[1] Parmi les mousses de ces formations, les calcicoles et xérophiles sont relativement nombreuses: ce qui s'explique par leur origine: le sol de la steppe est en général sec, moins délavé et moins décalcifié que les sols sous un climat pluvieux. Les mousses steppiques ont dû s'adapter à ces conditions. En outre, les éléments floraux de la steppe sont tous photophiles et donnent l'impression d'appartenir à une ancienne flore robuste.

Dans la steppe, la forêt s'est établie sur les terrains sablonneux à sol imperméable; ce qui a causé la disparition des espèces steppiques calcifuges, alors que sur les terrains calcaires à sol perméable, purent s'établir les espèces tolérantes, même lorsqu'elles n'étaient pas calciphiles ni xérophiles. Sur ces terrains, la forêt a pu se maintenir et la flore de la lande n'a pu s'établir.

L'élément atlantique comprend beaucoup d'espèces calcifuges. Cette sensibilité à l'élément calcaire est due certainement à la nature du sol dans la patrie d'origine de ces plantes, à laquelle elles sont adaptées: au voisinage de la côte atlantique, les sols pauvres en calcaire (par lixiviation) prédominent.

La répartition géographique de ces mousses, dans notre pays, a été déterminée avant tout par le facteur édaphique d'ordre chimique, tandis que, pour les éléments méridionaux, ce sont surtout les facteurs climatiques qui ont été efficients. Lors des immigrations postglaciaires, les espèces calcifuges venant du nord, et aussi de l'ouest, n'ont pas trouvé, au Nord des Alpes, de stations achaliciques convenables et manquent à notre flore: *Dicranum scottianum*, *Leptodontium flexifolium*, *Hedwigidium*, *Hygrophypnum eugyrium*, *H. micans*, *H. Mackayi*. D'autres n'ont pu se fixer que dans des stations exceptionnelles et sont restées rares ou très rares: *Oreoweisia Bruntoni*, *Campylopus subulatus*, *C. brevipilus*, *Dicranum spurium*, *Brachysteleum polyphyllum*, *Zygoden gracilis*, *Ulota americana* (sur l'erratique achalicique), *Schistostega*, *Tetrodontium*, *Mnium hornum*, *Aulacomnium androgynum*, *Catharinea tenella*, *C. crispa*, *Pterygophyllum*, *Pterogonium*, *Heterocladium heteropterum*, *Isothecium myosuroides*.

Un certain nombre, enfin, n'ont trouvé de stations favorables, dans notre pays, qu'au sud des Alpes, sur les terrains achaliciques de la région insubrienne: *Dicranoweisia cirrata*, *Leucobryum albidum*, *Braunia*, *Brachysteleum incurvum*, *Cryphaea*, *Raphidostegium demissum*, *Drepanium resupinatum*, *D. Haldanianum*.

Pour le peuplement des terrains morainiques, ce facteur édaphique chimique a joué un rôle important. C'est ainsi que, selon Ugolini et Lorenzi (cité d'après Béguinot l. c.), dans les amphithéâtres morainiques des lacs de Garde, d'Iseo, de Rivoli, du Tagliamento, du Frioul, etc., les cercles les plus internes c.-à-d. les plus récents, et par conséquent les moins décomposés, présentent une flore calcicole, tandis que les cercles les plus externes, les plus anciens et les plus décomposés et décalcifiés, ont une flore plus spécialement silicicoles.

Quelques types de la flore du pliocène, après avoir abandonné nos montagnes pendant les temps glaciaires, et s'être retirés sur les rives de la Méditerranée, ont pu réintégrer leurs anciennes stations, après le retrait des glaciers, à la faveur du climat de périodes plus chaudes *(Pterogonium, Leptodon, Neckera turgida)*. D'autre part la flore alpine des chaînes relativement peu élevées (Jura, Vosges, Forêt-Noire) s'est réfugiée dans les parois et les stations froides des sommets, et en partie aussi dans les tourbières.

Immigration postglaciaire orientale. Selon Christ (1910), les hauts massifs de l'Asie septentrionale tempérée (Altaï), qui ne présentent aucune trace de glaciation étendue, ont dû être le centre d'origine d'un courant des plantes alpines, qui a dû peupler, d'une part le territoire arctique, et d'autre part a dû atteindre, par l'Oural et le rivage de la mer aralo-caspienne, le Caucase, les Carpathes et les Alpes de l'Europe centrale. La chaîne des Alpes serait redevable à cette colonisation nordasiatique d'un quart environ de sa flore actuelle.

Pour les mousses aussi, cette migration, très active déjà durant le pliocène, a continué aux époques interglaciaires et postglaciaires, et il faut attribuer cette origine à une forte proportion de notre flore bryologique actuelle. (Ex.: *Pterygoneurum* sp., *Pleurochaete*, *Riccia Bischoffii*, *Grimmaldia fragrans*, *Fimbriaria fragrans*, etc.)

Comme exemple des mousses de nos Alpes auxquelles on doit, vraisemblablement, attribuer cette origine asiatique centrale et orientale, on peut citer entr'autres les suivantes:

Andreaea angustata, *petrophila*, *crassinervia*,
Pleuroweisia, *Hymenostylium*, *Molendoa*,
Weisia Wimmeriana, *Eucladium*, *Rhabdoweisia*, *Oreas*, *Oreoweisia*,
Cynodotium, *Dichodontium*, *Dicranella squarrosa*, *Grevilleana*, *subulata*,
Dicranum majus, *Mühlenbeckii*, *congestum*, *fuscescens*, *strictum*, *longifolium*, *Sauteri*,
Campylopus Schimperi, *Dicranodontium*, *Metzleria*, *Leucobryum*,
Stylostegium, *Blindia*, *Trichodon*, *Leptotrichum zonatum*, *nivale*, *Distichium*,
Pottia latifolia, *Didymodon ruber*, *Leptodontium styriacum*,
Geheebia, *Desmatodon*, *Tortula obtusifolia*,
Syntrichia inermis, *alpina*, *montana*, *aciphylla*, *ruralis*,
Fissidens osmundoides, *grandifrons*, *Cinclidotus*, *Schistidium*, *Coscinodon*,
Grimmia commutata, *ovata*, *apiculata*, *contorta*, *elongata*, *elatior*, *funalis*, *torquata*, *andreaeoides*, *sulcata*, *subsulcata*, *alpestris*, *Doniana*, *mollis*,
Dryptodon Hartmani, *patens*, *Amphoridium*,
Orthotrichum cupulatum, *urnigerum*, *perforatum*, *leucomitrium*, *pallens*, *alpestre*, *rupestre*, *callistomum*,
Encalypta commutata, *ciliata*, *rhabdocarpa*, *apophysata*, *longicolla*, *Scopelophila*,
Dissodon spec., *Tayloria* spec., *Tetraplodon* spec., *Physcomitrium*,
Mielichhoferia, *Anomobryum*, *Plagiobryum*, *Pohlia* espèces alpines, *Bryum* spec.
Rhodobryum, *Mnium orthorrhynchum*, *lycopodioides*, *serratum*, *spinulosum*, *spinosum*, *medium*, *punctatum*, *subglobosum*,
Paludella, *Amblyodon*, *Meesea* spec., *Bartramia ithyphylla*, *Halleriana*, *pomifera*,
Plagiopus, *Philonotis fontana*, *seriata*, *calcarea*,
Timmia spec., *Catharinea* spec., *Oligotrichum*, *Polytrichum alpinum*, *Diphyscium*,
Fontinalis antipyretica, *seriata*, *Neckera* spec., *Entodon* spec., *Climacium*,
Orthothecium rufescens, *intricatum*, *Isothecium*, *Homalothecium*, *Camptothecium*,
Ptychodium, *Brachythecium Mildeanum*, *salebrosum*, *collinum*, *plumosum*, *populeum*, *trachypodium*, *Starkii*, *curtum*, *rutabulum*, *glareosum*, *albicans*, *rivulare*, *Geheebii*,
Eurynchium strigosum, *crassinervium*, *Vaucheri*, *cirrosum*, *piliferum*, *praelongum*,
Plagiothecium undulatum, *neckeroideum*, *Roeseanum*, *denticulatum*, *Ruthei*, *striatellum*, *silesiacum*,
Cratoneurum spec., *Campylium* spec., *Drepanocladus* spec.,
Drepanium incurvatum, *fertile*, *pallescens*, *reptile*, *fastigatum*, *recurvatum Sauteri*,
Bambergeri, *Vaucheri*, *revolutum*, *dolomiticum*, *cupressiforme*, *hamulosum*, *callichroum*, *Lindbergii*, *pratense*.
Ctenidium, *Ptilium*, *Hygrohypnum palustre*, *alpinum*, *molle*, *dilatatum*, *ochraceum*,
Hylocomium spec.

En ce qui concerne les espèces erratiques méridionales et méditerranéennes, à facies xérophile, il faut noter qu'elles ne se trouvent qu'en colonies réduites dans les régions tempérées froides, alors qu'elles sont largement et densément distribuées dans les régions tempérées chaudes (*Braunia, Fabronia, Rhaphidostegium, Leptodon, Pterogonium*, etc.). Ces colonies sont actuellement séparées par des espaces plus ou moins considérables et souvent par des obstacles paraissant infranchissables. Leur discontinuité, leur sporadicité, et leur isolement indiquent qu'elles sont les reliques d'un domaine floristique qui a eu une extension et une continuité plus grandes antérieurement, dans des conditions de climat plus favorables. Ces éléments ont immigré lors des périodes xérothermiques postglaciaires; les éléments silvatiques modernes et les hygrothermiques atlantiques *après* ces périodes xérothermiques.[1]

Reliquats nordiques des marais

Un nombre assez considérable d'espèces de mousses nordiques et subarctiques ont persisté, chez nous, jusqu'à nos jours, dans les marais, particulièrement dans les sagnes, grâce aux conditions écologiques qu'elles y trouvent et qu'elles se sont créées elles-mêmes. Parmi ces espèces on peut citer comme les plus importantes:

Dicranum Schraderi
— *Bonjeani*
Fissidens osmundoides
Geheebia
Pohlia sphagnicola
Bryum Duvalii
— *neodamense*
Mnium Seligeri
— *rugicum*
— *subglobosum*
Cinclidium stygium
Paludella
Meesea triquetra
— *longiseta*
Catoscopium
Aulacomnium palustre
Philonotis caespitosa
— *marchica*
— *fontana*
Catharinea tenella
Polytrichum strictum
— *gracile*
Climacium
Camptothecium nitens
Campylium polygamum
— *elodes*
Drepanocladus spec.
Scorpidium
Calliergon turgescens
— *trifarium*
— *stramineum*
— *giganteum*

[1] H. Gams (1927) considère comme reliques de l'époque atlantique la *Gymnogrammaie* valaisanne avec *Targionia* et *Sphaerocarpus*, vivant dans un air à humidité constante et température 8—13°, conditions qui sont celles de la végétation des contrées subtropicales à pluies hivernales. *Thamnium*, ainsi que *Madotheca Cordaeana*, ont été, sans doute, très répandus à l'époque atlantique. Le *Ctenidium*, ainsi que le *Dentaria*, qui forment des enclaves dans la région du hêtre dans la Gorge de la Salantze, en Valais, sont de même des reliquats de l'époque atlantique-subatlantique.

ainsi que la plupart de nos Sphaignes. — D'autres espèces des marais de la première époque postglaciaire se sont réfugiées dans les Alpes:

Oncophorus
Dicranella squarrosa
Dicranum elongatum
Dissodon splachnoides
Conostomum
Bryum campylocarpum
Mnium cinclidioides
Philonotis seriata
Oligotrichum
Helodium
Calliergon sarmentosum
— *Richardsoni*

D'autres espèces, enfin, ont disparu de notre pays, mais se trouvent encore plus ou moins répandues dans les marais du nord de l'Europe, telles p. ex.:

Bryum cyclophyllum
— *longisetum*
— *lacustre*
Mnium cinclidioides
Aulacomnium turgidum
Drepanocladus capillifolius
Calliergon badium

Les documents paléontologiques prouvent qu'un certain nombre de ces mousses formaient, dans les marais du Plateau suisse, une végétation très abondante déjà lors de la dernière époque interglaciaire Riss-Würm, ainsi qu'à l'époque postglaciaire; telles sont p. ex.: *Calliergon trifarium*, *C. stramineum*, *C. giganteum*, *Drepanocladus revolvens*, *D. fluitans*, *Meesea triquetra*, *M. longiseta*, *Sphagnum* spec., etc., qui ont formé des couches de tourbe et de lignite d'épaisseur parfois considérable.[1]

Particulièrement intéressant est le *Calliergon trifarium*, dont la présence en quantité plus ou moins considérable dans la tourbe peut fournir des indications sur les variations du climat (E. Messikommer 1927, p. 152). Tandis que cette mousse forme des couches entières dans la tourbe, elle ne se trouve plus que sporadiquement et en faible quantité à la surface. Selon P. Stark,[2] c'est dans la flore à Dryas du postglaciaire que cette espèce a présenté son maximum.

[1] Ces mousses glaciaires des marais correspondent aux phanérogames *Scheuchzeria*, *Carex chordorrhiza*, *C. heleonaster*, *Jancus stygius*, *Betula nana*, *Saxifraga Hirculus*, *Trientalis europaea*, *Lysimachia thyrsiflora*, *Trichophora alpina*, *Eriophorum gracile*, *Rhynchospora*, *Malaxis*, *Drosera*, *Viola palustris*, *Hierochloa odorata*, *Andromeda*, *Oxycoccus*, *Vaccinium uliginosum*, etc. dont un certain nombre sont en voie de disparition ou ont disparu, tandis qu'elles sont encore fréquentes dans les marais de l'Europe septentrionale.

Heliodium des marécages de Saas-Fee, est l'analogue du *Juncus squarrosus* qui a sauté tout le pays moyen pour se fixer dans une localité au pied nord du Gothard (W. Höhn l. c.).

[2] Die Moore des Badischen Bodenseegebietes. (Ber. d. Naturf. Ges. zu Freiburg i. B., 1925, cité d'après Messikommer.)

L'époque des conditions climatiques optimales de développement était déjà passée pour elle, dans nos tourbières, lorsque a commencé la formation de la tourbe sur la craie lacustre.

C'est pendant les périodes postglaciaires à climat humide (subglaciale, infraboréale, atlantique et subatlantique) que, dans les basfonds, se sont formées les tourbières du Plateau suisse et du Jura. Les marais de Robenhausen, Thayngen, Schussenried se sont formés après la période subboréale sèche.

Le dessèchement des marais de notre pays, par l'intervention humaine, durant l'époque historique, a déterminé la disparition de bon nombre de ces mousses glaciaires.[1]

On peut dire, en résumé, qu'après le retrait définitif des glaciers, le développement des muscinées a subi des alternatives correspondant à celles du climat, sec des périodes xérothermiques, humide des périodes atlantique et subatlantique. Durant la période boréale, ce sont surtout les Hypnacées qui ont prédominé dans les marais, et contribué à la formation de la tourbe, tandis qu'aux périodes subatlantique et atlantique, les sphaignes ont pris un développement très considérable dans leurs stations; c'est ce qu'indique nettement l'alternance des couches de tourbe que l'on constate dans un certain nombre de marais. Au développement maximum des sphaignes correspond la diminution et la disparition des forêts de conifères et des sociétés de mousses qui l'habitaient.

L'épaisse forêt néolithique où chassait l'habitant des palaffites, abritait certainement une abondante végétation muscinale. Les mousses que nous connaissons des palaffites appartiennent sans exception aux espèces actuelles.

C'est à l'époque néolithique que commença l'agriculture. Les associations accompagnant les plantes cultivées: millet, blé, orge, lin, etc. proviennent de l'Asie sudorientale, ainsi que les plantes qui les accompagnent (*Papaver rhoeas*, *Delphinium*, *Centaurea cyanus*, etc.). Comme le remarque GRADMANN, nos champs de céréales sont des steppes artificielles. Les sociétés de mousses messicoles et praticoles ont certainement la même origine; elles sont composées, pour la plupart, d'espèces calciphiles ou indifférentes.

Avec l'élevage du bétail sont apparues, dans les montagnes, les splachnacées fimicoles: *Voitia*, *Splachnum sphaericum*, *S. ampullaceum*, *Tayloria serrata*, *T. tenuis*, *T. acuminata*, *T. splachnoides*. *Tetraplodon urceolatus* existait déjà peut être sur le crotin des marmottes,

[1] Selon W. HÖHN (1917—18), l'intervention humaine a causé la disparition de plus de 300 tourbières en Suisse durant les temps historiques.

ainsi que *Splachnum vasculosum*, *S. luteum*, *S. rubrum* sur celui du renne.

La florule muscinale des murs (qui diffère notablement de celle des rochers) s'est fixée dans le cours de la période actuelle: beaucoup de stations se sont conservées depuis le moyen âge.

Résumé du postglaciaire

1° Flore glaciale alpine-arctique sur le front des glaciers en retraite. Flore hydrophile aquatique microthermique des mares devant les glaciers. Flore de la toundra avec éléments immigrés du nord surtout.

2° Flore xérophile immigrée de l'orient et du sud: Asie et Méditerranée.

3° Flore hygrophile dominante, mousses des forêts. La sphagnaie succède à la forêt.

4° Diminution de la flore hygrophile par l'action de l'homme, le desséchement des marais, le défrichement des forêts, etc. Immigration des mousses des cultures, des murs, etc.

La flore actuelle représente le reste des facies précédents.

Les époques géologiques antérieures, qui ont précédé l'ère glaciaire, ont fourni le stock fondamental de la flore de nos forêts. L'époque glaciaire nous a apporté des éléments nordiques et alpins-arctiques; les périodes xérothermiques, des associations de mousses méridionales, occidentales et orientales.

Rôle de l'édaphisme chimique pour le peuplement et l'immigration

Pour les espèces à la fois circumpolaires et alpines qui peuvent descendre jusque dans la plaine, et qui sont les vrais ubiquistes des régions tempérées, la distribution peut être dérivée d'une simple migration pendant l'époque actuelle ou la période de l'époque précédente qui a eu le plus de ressemblance avec elle. Aucune de ces espèces qui habitent à la fois la zone alpine, les zones intermédiaire et inférieure et la zone circumpolaire, n'est éclectique au point de vue du sol (indifférence édaphique).

Les types paléogéniques sont en majorité des calcifuges acidophiles ou neutrophiles: d'une manière générale, on peut dire que les types calcifuges sont plus anciens que les calciphiles basiphiles. Quelques-uns peuvent être considérés comme des reliquats des époques géologiques antérieures aux dépôts sédimentaires alcalins (périodes hercynienne, cambrienne, algonquine).

Les éléments méridionaux et méditerranéens sont, en général, indifférents ou calciphiles, les éléments orientaux sont calcicoles, les atlantiques calcifuges.

Les éléments paléoarctiques calcifuges se sont fixés et maintenus sur les territoires non envahis par les sédiments et alluvions calcaires: Vosges, Forêt-Noire, quelques îlots au nord des Alpes et dans la région insubrienne.

Les contrées où les différents terrains sont le mieux représentés au point de vue chimique, sont celles où l'immigration a été la plus nombreuse et qui ont actuellement la flore bryologique la plus riche.

Origine de la florule des blocs erratiques

On a voulu voir, dans certaines mousses habitant les blocs erratiques, des reliquats de la flore de l'époque glaciaire, qui se seraient fixés sur ces blocs peu après leur arrivée aux emplacements qu'ils occupent aujourd'hui.

Dans mon petit travail (AMANN 1894), j'ai examiné la question controversée de l'origine glaciaire des mousses des blocs erratiques. Les conclusions principales que j'ai tirées de cette étude, sont les suivantes:

1° Les mousses de ces blocs (siliceux), sont principalement des saxicoles calcifuges.

2° Parmi ces espèces, il ne s'en trouve aucune qui soit caractéristique pour la zone alpine de notre pays.

3° Un petit nombre d'entr'elles sont des espèces subalpines, qui se retrouvent dans les zones inférieures sur des substrats achaliciques appropriés.

Les mousses des blocs erratiques de la Suisse ne peuvent nullement servir de preuve d'un transport, dans la plaine, de plantes alpines, par les glaciers de l'époque glaciaire. Il est beaucoup plus probable que ces mousses ont colonisé ces blocs dans le cours de l'époque actuelle.

Dans son travail (1912), C. MEYLAN confirme ces conclusions: «... la presque totalité des muscinées des blocs erratiques du Jura, s'y sont établies au cours des conditions physiques actuelles, c.-à-d. après le retrait des glaciers, et même, pour la plupart, depuis la constitution du tapis forestier. Il est même possible d'affirmer que les mousses croissant actuellement sur le 60 % des blocs, ne s'y sont développées que depuis les changements survenus dans les conditions physiques à la suite de l'intervention de l'homme: déboisement, reboisement, etc.» (loc. cit., p. 65, 66).

Meylan envisage cependant la possibilité que quelques-unes des espèces de caractère alpin ou subalpin qui se fixèrent sur les blocs erratiques déposés au voisinage des glaciers «se soient maintenues jusqu'à nos jours en s'acclimatant peu à peu aux nouvelles conditions créées par l'éloignement toujours plus grand du glacier». Ce pourrait être le cas, selon lui, pour les mousses suivantes: *Grimmia alpestris*,[1] *Schistidium confertum*, *Grimmia elatior*, *Dicranoweisia crispula*, *Blindia acuta*, *Dryptodon patens*, *Andreaea petrophila*, *Pleuroschisma implexum*, qu'il a observées sur les blocs erratiques du Jura.

Selon moi, ces mousses des blocs erratiques achaliciques de caractère subalpin et alpin, peuvent être assimilées, quant à leur origine, aux colonies erratiques mentionnées à p. 175. Il n'est guère possible d'indiquer de quelles époques datent ces colonies, mais elles peuvent être relativement récentes, comme le démontre le fait que certaines de ces mousses (*Dicranoweisia* p. ex.) se trouvent dans la zone moyenne, non seulement sur les blocs erratiques, mais aussi sur les murs, dont la construction ne remonte certainement pas au delà de l'époque actuelle.

Il faut, d'autre part, faire remarquer que les peuplements de mousses vivant sur les blocs erratiques présentent, comme ceux des murs, des modifications et des successions au fur et à mesure que les conditions écologiques changent (accumulation d'humus, développement de phanérogames et d'autres cryptogames, changements des conditions de lumière ensuite de croissance ou de disparution de la forêt, etc., etc.).

Ces faits rendent peu probable la persistance, depuis l'époque glaciaire, des mêmes mousses sur les mêmes blocs.

La constatation que la florule bryologique des blocs erratiques achaliciques ombragés, dans les forêts des zones inférieures, comprend surtout des espèces de l'élément atlantique sciaphiles et calcifuges, qui font défaut aux blocs découverts et secs, indique que ces peuplements sont contemporains à l'établissement de la forêt.

Considérations générales et phylogénétiques

On peut appliquer aux mousses, en grande partie, les considérations que Christ, dans sa «Geographie der Farne» (Florengeschichtlicher Ueberblick) développe à propos des Fougères. Comme c'est le cas pour celles-ci, les mousses ne donnent pas l'impression d'une classe composée de reliques et d'espèces séniles: au contraire,

[1] *Grimmia alpestris*, observé par Meylan dans le Jura à l'altitude de 700 m., descend, dans la vallée de la Reuss, jusqu'à 800 m. sur le roc en place.

certains genres très polymorphes (*Sphagnum*, *Drepanocladus*, *Bryum*) font l'impression de types en plein développement, avec un pouvoir d'adaptation et de variation aussi considérable que celui des genres polymorphes *Rosa*, *Rubus*, *Hieracium*, etc.

A côté de ces types, d'autres, appartenant aux genres monotypiques surtout, apparaissent comme des archaïques provenant d'époques géologiques reculées. Les Hépatiques sont sans doute plus anciennes que les Mousses proprement dites.

L'indépendance des mousses, comme celle des fougères, repose, d'une part, sur leur descendance et leur différentiation systématique qui remontent très loin dans le passé de l'histoire terrestre, et résulte d'autre part, de leur nature mésothermique et hygrophytique qu'elles doivent à leur adaptation aux conditions climatiques des ères géologiques antérieures.

Comme pour les fougères, le grand domaine des mousses tertiaires est aujourd'hui la flore de la forêt paléo- et néotropicale. C'est là qu'ont persisté les types tertiaires ainsi même que ceux d'époques antérieures; quoiqu'ils aient été, dans le cours des âges, modifiés par variation, mutation et hybridation.

Il paraît probable que, pour les Mousses aussi, l'Asie orientale a représenté un territoire de réserve qui a servi de refuge à la flore tertiaire de l'hémisphère boréale, lors de son refoulement par l'époque glaciaire. C'est de là, probablement, que, plus tard, est parti le courant principal de repeuplement de cette hémisphère.

Même en l'absence de documents paléontologiques, il paraît non douteux qu'à l'époque tertiaire, les contrées boréales possédaient les mousses correspondant au climat mésothermique humide et aux forêts dont elles étaient couvertes. Ces mousses devaient être les analogues de celles qui, actuellement, peuplent les forêts du Japon, de l'Indochine et du Mexique.

Cette forêt tertiaire, avec ses mousses, a été détruite par la glaciation; mais elle a dû réintégrer partiellement son territoire par migration du sud au nord. Ce retour a dû être possible, pour les mousses comme pour les fougères, dans une mesure plus large que pour les phanérogames; ceci grâce à l'éclectisme que montrent la plupart de ces cryptogames relativement aux stations abritées qui leur sont nécessaires. Les espèces topogéniques se trouvent certainement, chez les mousses, en proportion plus considérable que chez les phanérogames.

Comme on admet aujourd'hui que l'époque glaciaire a dû épargner certains éléments de la forêt, il paraît à peu près certain que cette protection s'est étendue aussi à certaines de ces mousses; ceci

est le cas surtout pour celles endémiques pour les latitudes septentrionales.

Comme relique de l'époque glaciaire et produit endémique des Hautes-Alpes, on trouve un groupe de mousses arctiques-alpines qui correspondent exactement à l'élément arctique-alpin de la flore phanérogamique et des fougères.

Les contrées — plateaux élevés principalement — qui, après, et peut-être déjà pendant l'époque tertiaire, ont été desséchées et steppiques, ont été habitées par les mousses propres aujourd'hui à la flore méditerranéenne, nordafricaine, mexicaine, californienne.

Comme espèces vraisemblablement d'origine tertiaire, on peut indiquer entr'autres: *Leucobryum*, *Geheebia*, *Hedwigia*, *Braunia*, *Brachysteleum*, *Scopelophila*, *Leptodontium*, *Breutelia*, *Bartramia Halleri*, *Mielichhoferia*, *Rhodobryum*, *Tetraphis*, *Tetrodontium*, *Polytrichum* spec., *Diphyscium*, *Buxbaumia*, *Leptodon*, *Neckera crispa*, *Homalia*, *Antitrichia*, *Pylaisia*, *Leucodon*, *Fabronia*, *Thuidium* spec., *Homalothecium*, *Entodon*, *Pterigophyllum*, *Thamnium*, *Climacium*, *Sematophyllum*, *Ptilium*, *Ctenidium*, *Hylocomium* spec., *Rhytidium*, etc.

Formation des espèces à partir des types ancestraux

Pour les muscinées aussi, il faut distinguer, avec DE VRIES, deux sortes de variations capables de modifier les caractères spécifiques d'un type:

1° la variabilité de ce type sous l'influence des conditions extérieures, qui est la cause de petites variations, passant graduellement de l'une à l'autre. Ces variations peuvent être héréditaires et donner lieu, par sélection naturelle, à la formation de races, de variétés, et de formes plus ou moins fixées de l'espèce, tandis que celles qui ne sont pas héréditaires, donnent lieu à la formation de biomorphoses, avec des formes intermédiaires pouvant faire retour au type lorsque les conditions écologiques s'y prêtent;

2° la mutabilité du type, cause de variations ordinairement plus étendues, brusques, sans formes intermédiaires, héréditaires, donnant lieu à la formation d'espèces nouvelles.[1]

Cette formation par mutation de types spécifiques nouveaux n'a pas encore été observée expérimentalement chez les muscinées; mais sa réalité ne peut être mise en doute.[2]

---

[1] La variation par mutation de DE VRIES rappelle les *quanta* de la physique moderne.

[2] COPPEY considère son *Syntrichia papillosissima* comme une mutation du *S. ruralis;* LOESKE (Zur Moosflora der Zillertaler Alpen, *Hedwigia XLIX*, p. 43)

La variation par mutation peut donner lieu à la formation de néoendémismes (HERZOG 1926); elle s'observe, par exemple, dans des stations qui ont été modifiées artificiellement: talus, fossés, etc.; ces mutations peuvent, le cas échéant, disparaître avec ces stations *(Bryum saxonicum)*. Beaucoup de *Bryum* arctiques, des Hautes-Alpes et ceux des sables maritimes, habitant des stations exposées à se modifier plus ou moins rapidement, présentent sans doute, selon HERZOG, le même caractère. On peut du reste considérer comme néoendémismes alpins les oréomorphoses mentionnées précédemment (p. 171).

La faculté de varier des différents types spécifiques est très différente; cette plasticité est une propriété de leur protoplasme.

Comme l'a remarqué R. CHODAT pour certaines phanérogames, il semble, pour les mousses aussi, que la variation de l'espèce, aussi bien par mutation que par sélection darwinienne, ne se fasse jamais que par degrés très rapprochés et peu accentués.

En outre de ces modes de variation spécifique, il faut admettre aussi, mais certainement comme très exceptionnel chez les mousses, la formation des types spécifiques nouveaux par hybridation. Il est cependant fort douteux que ces mousses hybrides se reproduisent.[1]

Comme exemples pouvant être cités à l'appui de la théorie de MORITZ WAGNER, concernant la formation de races locales d'un type spécifique par adaptation à des conditions spéciales, à la périphérie de son aire de dispersion, sous l'influence de nouveaux facteurs climatiques différents de ceux au centre de cette aire, lorsque celle-ci est très étendue, j'indiquerai les races du *Bryum Schleicheri (B. Wilczekii* Broth. des Andes p. ex.) et, en général, celles des espèces holoarctiques qui se retrouvent jusqu'en Fuègie, en Tasmanie, à la N^lle^-Zélande et dans l'Antarctique. Ces espèces qui ont migré du nord au sud le long des Cordillères, sont probablement des reliques d'une flore jadis très répandue (ENGLER, SOLMS-LAUBACH). Les races alpines des espèces arctiques du genre *Bryum* sont d'autres exemples de cette théorie.

Touchant la formation des espèces actuelles à partir des types ancestraux, on peut imaginer que les conditions climatiques et édaphiques ont été, dans certaines périodes géologiques antérieures, plus uniformes et plus constantes que dans d'autres périodes postérieures.

---

regarde comme des mutations les *Bryum luridum* Ruthe, *Catharinea longemitrata* Krieg., *Philonotis Osterwaldi* Warnst., *Pohlia marchica* Osterw. Il est probable qu'il faut attribuer la même qualité à bon nombre d'espèces modernes du genre *Bryum*, chez lequel la mutabilité paraît très développée.

[1] L'opinion de SANIO, qui attribuait la variabilité des *Drépanoclades* à une hybridation hypothétique, doit être regardée comme une curiosité historique.

Il est probable que cela a été le cas p. ex. durant la période tertiaire miocène pour l'Europe centrale. Les types ancestraux qui vivaient durant cette période, se sont trouvés plus tard, après la période glaciaire, en présence de conditions écologiques (climatiques, édaphiques et biotiques) beaucoup plus diverses. De cette diversité a dû résulter une différentiation de races, par adaptation graduelle et héréditaire à ces conditions variées, qui a pu aboutir à la formation de nouvelles espèces. Cette différentiation par adaptation aux conditions extérieures s'est produite d'une manière plus ou moins active et plus ou moins complète chez les types ancestraux, suivant leur aptitude et leur tendance à varier. La diversité des conditions extérieures a dû aller en augmentant aux époques pliocène et quaternaire, ce qui a pu donner lieu à la formation d'espèces et de races relativement jeunes à tendance à varier prononcée.

Il est à remarquer que, pendant les périodes de glaciation, les mousses qui ont pu persister dans nos montagnes dans des stations particulières (nunatakker, etc.), se sont trouvées, par le fait de leur isolement et de leur ségrégation prolongée, dans des conditions particulièrement favorables à la formation de races et d'espèces plus ou moins différentes de celles originales. Cette théorie de MORITZ WAGNER et de D. S. JORDAN, de la formation des espèces par isolement et ségrégation expliquerait, p. ex., la formation des nombreuses espèces alpines du genre très polymorphe *Bryum*. Il en est de même pour certaines espèces propres à la zone alpine, telles que, p. ex. *Barbula poenina, Desmatodon spelaeus, D. Wilczekii, Syntrichia gelida, Amblystegiella ursorum*, etc.

LOESKE a insisté à plusieurs reprises sur ce fait que les types de mousses dont le sporophyte ou le gamétophyte présentent des formes réduites, ne doivent pas être, en général, considérés comme des types ancestraux ou plus anciens que ceux à formes plus développées, car ces types réduits peuvent fort bien être regardés comme regressifs. C'est ainsi que les types cleistocarpes peuvent être considérés comme regressifs à partir des stégocarpes. On peut être porté de même à considérer les espèces et races (du genre *Bryum* p. ex.) chez lesquelles l'inflorescence est synoïque, comme plus anciennes que les dioïques; mais ces races peuvent fort bien s'être formées par voie de régression à partir des races monoïques.

Les espèces constamment ou habituellement stériles doivent être moins variables que celles toujours ou habituellement fertiles, puisque, selon WEISSMANN, les qualités acquises ne sont transmissibles par voie héréditaire que lorsqu'elles intéressent l'appareil blastogène (de reproduction sexuée), celles qui n'intéressent que l'appareil somatique de la plante n'étant pas héréditaires. D'autre part, les genres monotypes sont exclus de toute variation héréditaire et doivent par conséquent être moins variables que les polytypes. Cela se vérifie fort bien pour les muscinées, chez lesquelles les espèces de genres monotypes sont, dans la règle, stéréotypiques (*Rhodobryum, Ptilium, Catoscopium, Amblyodon, Paludella*, etc.).

Répartition régionale (horizontale) des mousses, en Suisse

Considérations générales. La Suisse est probablement le pays de l'Europe qui, relativement à sa superficie, possède la flore bryologique la plus riche en espèces et la plus variée. Sous le rapport de la fréquence et de la masse de la végétation des mousses, également, la Suisse est un pays privilégié.

Cette richesse tient à différents facteurs, dont les principaux sont:

1° les conditions de climat favorables, principalement en ce qui concerne la chaleur et l'humidité,

2° la diversité très grande des conditions topographiques, le relief du sol très accidenté, les altitudes allant de 197 m., à plus de 4000 m. s. m., l'altitude moyenne étant de 1350 m. (MESSERSCHMID),

3° la diversité des conditions édaphiques: variété considérable des terrains, des roches, des formations géologiques,

4° la superficie relativement très étendue des terrains favorables à la végétation des mousses. Sur les 41,324 km² du territoire suisse, nous trouvons, après déduction de la surface des glaciers (2000 km²), et des lacs (2000 km²), 6500 km² de terrains incultes, 9000 km² de forêts et 500 km² de marécages, soit au total 16,000 km² (ce qui représente près de 40 % de la superficie totale) particulièrement favorables aux mousses.

En réalité, cette surface favorable est considérablement plus grande si l'on tient compte des fortes déclivités et des surfaces verticales très étendues, dans les zones supérieures principalement.

Il faut remarquer, en outre, que le territoire suisse (les Alpes surtout) a été, de tout temps, un champ favori d'études et d'herborisations pour les bryologistes de tous pays.

Cette richesse persistera longtemps malgré l'appauvrissement graduel de la flore muscinale, que l'on observe dans notre pays, comme dans tous ceux du continent, par suite du défrichement des terrains, de l'extension des cultures et des habitations, de la réduction des forêts, du desséchement des marais. Pour les mousses aussi, l'homme est un mauvais voisin! La surface des terrains improductifs où les mousses sont plus ou moins à l'abri de l'intervention humaine, est presqu'égale, en Suisse, à celle des cultures de la plaine et de la montagne.

Un relevé fait d'après la «Flore des Mousses de la Suisse» et ses suppléments, a donné les chiffres suivants:

Sphaignes	31
Andreaea	9
Acrocarpes	594
Pleurocarpes	250
Musci	884 espèces appartenant à 184 genres.

Le *coefficient générique* (P. JACCARD) est donc 100 (184 : 884) = 20,7 % (21,2 sans les sphaignes); 100 espèces représentent en moyenne 20,7 genres.

Pour les plantes phanérogames de la Suisse, ce coefficient est de 26,4: il est intéressant de constater cette valeur plus faible pour les mousses, correspondant à une diversité générale des conditions écologiques plus grande pour ces végétaux que pour les phanérogames.

Le coefficient générique pour les Hépatiques suisses, calculé au moyen des données de C. MEYLAN (Flore des Hépatiques de la Suisse), 238 espèces appartenant à 69 genres, est de 29 %. Ce coefficient notablement plus élevé que pour les Mousses proprement dites, indique nettement une diversité générale moindre des conditions écologiques pour les Hépatiques; ce qui correspond bien aux faits d'observation.

Pour la flore des mousses européennes (d'après ROTH, 1904), nous trouvons 1328 espèces appartenant à 196 genres (sans les sphaignes); le coefficient générique se calcule donc à 14,8 %.

Et pour les mousses de la Fennoscandie (Brotherus), dont le territoire est près de vingt fois plus étendu que celui de la Suisse: 826 espèces et 172 genres, soit 20,8 %, valeur sensiblement égale à celle pour la Suisse, lors même qu'il manque à notre pays les conditions écologiques spéciales aux stations maritimes.

Le coefficient générique original de P. JACCARD, quotient du nombre des genres par celui des espèces, calculé en %, représente donc le nombre de genres auxquels appartiennent en moyenne 100 espèces.

A mesure que les conditions écologiques se diversifient, la diversité florale augmente, et le coefficient générique s'abaisse. La diversité florale est donc *inversément proportionnelle* au c. g., mesure de l'*uniformité* de ces conditions.[1]

Si l'on considère le rapport inverse: nombre des espèces divisé par celui des genres, ce *quotient spécifique* (Q. s.), qui représente ainsi le nombre moyen d'espèces pour chaque genre, est directement proportionnel à la diversité des conditions écologiques dont résulte la diversité florale: il augmente et diminue avec celle-ci: ce nombre moyen d'espèces pour chaque genre peut donc être considéré comme une évaluation directe de ce facteur.

En effet, la diversité des stations et des conditions écologiques dans un territoire donné, entraînant la diversité des espèces de la flore de ce territoire: pour un certain nombre de genres représentés dans cette flore, la diversité des espèces sera d'autant plus grande que les conditions écologiques seront plus variées. Si nous comparons entr'eux deux territoires de même superfice qui ont la même richesse florale, c'est-à-dire le même nombre d'espèces, mais dont l'un présente des conditions écologiques très variées, tandis qu'elles sont plus uniformes sur

[1] «Pour utiliser le coefficient générique comme moyen d'exprimer la diversité écologique relative de deux territoires donnés, il est nécessaire de tenir compte de l'étendue de ces territoires, et de ne comparer que des surfaces semblables.

En effet, toutes choses égales d'ailleurs, la richesse florale augmente avec l'étendue». (P. JACCARD: Le coefficient générique et le c. de communauté dans la flore marocaine, Mémoires Soc. vaud. sc. nat. vol. 2, No. 7, 1926).

l'autre, cette différence se traduira par ceci que les espèces se répartiront sur un nombre plus petit de genres dans le premier, et plus grand dans le second. Le quotient spécifique fournit donc une évaluation ou une mesure de la diversité florale, celle-ci dependant de la diversité des conditions écologiques.

Pour les mousses de la Suisse, nous avons:

Q. s. = 890 espèces : 183 genres = 4,85;

et, pour les plantes vasculaires Q. s. = 4,55; pour les hépatiques Q. s. = 3,43; pour les mousses européennes Q. s. = 6,73; pour celles de la Fennoscandie Q. s. = 4,8.[1]

Si nous calculons le Q. s. pour la florule des 4 zones altitudinales, en ne considérant que les espèces exclusives à chaque zone (élément monozonal), nous obtenons les valeurs suivantes:

pour la zone inférieure, Q. s. =	1,9
pour la zone moyenne	0,9
pour la zone subalpine	1,8
pour la zone alpine	2,6

C'est la zone alpine qui présente la plus grande diversité des conditions écologiques, et la zone moyenne la plus faible: diversité moindre due à l'étendue considérable des forêts.

Il y a, dans ces évaluations, un élément d'incertitude: la manière de comprendre et de délimiter les genres et les espèces, différente et variable d'une part, suivant les auteurs, d'autre part, suivant les classes de végétaux. Ces inégalités s'atténuent lorsqu'on considère des flores riches en espèces et en genres.

A titre de comparaison, voici les valeurs du quotient spécifique pour les phanérogames: flore du monde 12,1; flore de la Suisse (2454 espèces et 662 genres) 3,8; flore du Valais 3,2; flore du Valsorey (Guyot) 2,25.

Régions

En ce qui concerne la répartition horizontale des mousses, nous pouvons distinguer, en Suisse, les régions suivantes, qui correspondent du reste aux districts botaniques que l'on considère pour les phanérogames.

1° Région insubrienne: Tessin et vallées méridionales des Grisons.
2° Région rhodanienne: bassin du Rhône, de Brigue à la frontière française près Genève.
3° Région rhénane: bassin du Rhin, d'Ilanz à Bâle.
4° Plateau suisse.
5° Jura.
6° Alpes.

---

[1] Dans mon travail sur les mousses de Lavaux, j'ai indiqué (à p. 12), par inadvertance, que le coefficient générique est le rapport des espèces à celui des genres: c'est le quotient spécifique qu'il faut lire (2,24 pour les mousses de Lavaux).

Nous verrons à propos de chacune de ces régions comment elles se subdivisent.

La superficie des principales de ces régions est selon BROCKMANN-JEROSCH (1925, p. 26):

Plateau	11125	km²	soit 26,8 %	env. du territoire suisse
Jura	3234	km²	» 7,8 %	
Alpes	25427,6	km²	» 61,5 %	

La flore des mousses, dans chacune de ces régions, présente des caractères en rapport avec les facteurs écologiques présents; les particularités de cette flore correspondent à celles de ces régions au point de vue du climat et du sol, ainsi que de la concurrence vitale.

A propos des facteurs biotiques, ont peut dire que, toutes choses égales d'ailleurs, le développement de la végétation des mousses est en raison inverse de la densité de la population humaine: les parties les moins habitées de notre territoire sont, d'une manière générale, celles où cette végétation est la plus développée (abstraction faite, il va sans dire, des glaciers et des lacs).

Pour chaque région, on peut distinguer les éléments floraux suivants:

a) élément ubiquiste, composé d'espèces présentes dans toutes les régions;

b) élément éclectique, espèces présentes dans deux (ou plusieurs) régions apparentées;

c) élément exclusif: espèces caractéristiques particulières à la région.

Les espèces caractéristiques sont surtout des espèces xérophiles ou hygrophiles, tandis que les hydrophiles et aquatiques, qui ont en général une diffusion plus générale, rentrent pour la plupart dans la catégorie des ubiquistes.

Les espèces ubiquistes en Suisse, au nombre d'environ 186, sont celles répandues dans toute l'Europe centrale (groupe ubiquiste européen et central-européen). La majorité d'entr'elles sont des espèces à grande amplitude écologique, plus ou moins indifférentes en ce qui concerne l'édaphisme chimique, et qui vivent dans les quatre zones altitudinales, avec leur centre de gravité de répansion dans les zones inférieure et moyenne.

Région insubrienne

La flore bryologique de la Suisse italienne appartient à celle de la région insubrienne du versant méridional de la chaîne des Alpes, comprenant, en outre, le Tyrol méridional, le Trentin, jusqu'au Frioul.

La région insubrienne suisse comprend les vallées tessinoises: Val Bedretto, Levantina, Val Blenio, Riviera, Val Mesolcina, Val Verzasca, Valle Maggia, Centovalli, le Sottoceneri avec les rives des lacs: Verbano et Ceresio, le Mendrisiotto, partie la plus méridionale du territoire suisse, qui touche à la Lombardie.

Au territoire tessinois, il faut adjoindre les vallées grisonnes transalpines: Val Calanca, Mesocco, Val Bregaglia (avec le Val Bondasca) et le Val Poschiavo.

En outre, les parties adjacentes du territoire italien: rives et îles du Lac Majeur, du Lac de Lugano, du Lac de Côme, le Val San Giacomo, la Valtelline, avec ses vallées latérales, font partie de la même région bryogéographique, dont la surface peut être estimée à 3000 km^2 environ.

Par son climat, sa topographie, sa constitution géologique et pétrographique, cette région présente des caractères qui la différencient nettement des parties cisalpines du territoire suisse. Ce n'est pas ici le lieu de décrire ces particularités: on en trouvera une excellente description résumée dans le Dictionnaire géographique de la Suisse, à l'article «Tessin».

Le climat est des plus variés: Locarno, Lugano, Mendrisio, Bellinzona, jouissent d'une température très douce; les hivers y sont souvent sans neige. La Levantine, le Blenio supérieur, le Lavizzara, etc. ont des hivers de quatre à cinq mois. Les minima absolus (qui sont importants pour la végétation) sont, d'après J. Maurer (l. c.): Locarno — 8,3; Bellinzona — 11,1; Lugano — 11,0; Bironico — 11,9; Airolo — 17,3; Castasegna — 11,6.

Comme exemple des moyennes de température, j'indiquerai celles de Lugano:

Mois	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
	1,3	3,7	6,9	11,4	15,3	19,1	21,7	20,6	17,2	11,4	6,1	2,5

Printemps: 11,3, Eté: 20,5, Automne: 11,6, Hiver: 3,3, Année 11,4.

La quantité de pluie annuelle est considérable: elle est comprise entre 1388 mm. à Faido et 2090 mm. à Brissago. Pour Lugano, la répartition de la pluie annuelle est la suivante:

Printemps: 26,0 %, Eté: 31,3 %, Automne: 31,2 %, Hiver: 11,5 %.

Comme on le voit, les mousses hivernales, vernales, estivales et automnales sont également favorisées sous le rapport de la température et de l'humidité. Cependant, pour les saxicoles, la période de végétation est, au Tessin, de septembre en avril, l'été étant une période de repos.

Cette grande humidité est accompagnée d'une insolation relativement forte: Airolo a 108 jours sereins, Bellinzona 142 (109 jours de pluie). Dans cette dernière localité, l'insolation relative est de 60 % du maximum possible.

Le climat de la région insubrienne, à caractère océanique prononcé, diffère très notablement de celui de la région méditerranéenne, caractérisé par l'été long et sec et l'hiver doux, avec de très rares jours de gel.

La topographie du Tessin [1] présente des caractères particuliers, que l'on peut résumer comme suit. C'est au Tessin que se trouvent les parties les plus basses du territoire suisse (niveau moyen du Verbano 197 m.); d'autre part, les Alpes tessinoises s'élèvent au Rheinwaldhorn jusqu'à 3398 m.

Les pentes y sont très abruptes, les vallons et vallées étroits et encaissés, avec des terrasses et des cirques peu étendus. La différence de niveau, entre des points peu éloignés horizontalement, peut atteindre et dépasser 2000 m. La superficie des glaciers et des neiges persistantes est relativement faible.

Le pays est bien arrosé; les cours d'eau nombreux forment à l'issue des vallons et vallées latérales des gorges étroites et profondes avec de belles cascades. Les marais sont rares et d'étendue restreinte.

Sous le rapport géologique et pétrographique aussi, la région insubrienne diffère notablement des autres régions suisses. La carte pétrographique montre, en effet, la prédominance considérable des roches cristallines: dans la partie septentrionale du Tessin, ce sont les granits gneissiques et les gneiss du massif du Gothard, puis les schistes divers du Bedretto, les gneiss de la Sesia, et le puissant massif de la zone gneissique méridionale, avec ses schistes verts, amphiboliques, chloriteux, phyllites, verrucano, conglomérat rouge, etc. Les masses porphyriques de Lugano représentent des substrats qui n'existent nulle part ailleurs, en Suisse, dans les zones inférieures.

Les roches et terrains calcaires sont représentés par la dolomie triasique du Salvatore, les couches du jurassique et du crétacé du Generoso. Dans la partie la plus chaude du territoire: Gandria-Castagnola, ce sont les roches calcaires qui prédominent.

Le flysch de Chiasso, avec ses grès micacés, et son poudingue bigarré, appartenant au bassin tertiaire lombard, forme des substrats plutôt achaliciques.

---

[1] Magistralement décrite par J. Jaccot-Guillarmod dans le Dictionnaire géographique de la Suisse.

Chaleur, humidité et lumières sont des conditions éminemment favorables au développement de la végétation muscinale; il suffit de voir les murs couverts de mousse pour se rendre compte des conditions optimales dans lesquelles ces cryptogames se trouvent au Tessin. La richesse de la flore résulte, d'autre part, de la diversité très grande des stations, dépendant de la topographie accidentée et des formations pétrographiques très variées.

Le fait capital qui explique les particularités remarquables de la flore bryologique insubrienne, est la présence des roches et des terrains achaliciques à des altitudes relativement très basses, avec un climat à caractère océanique prononcé, conditions particulièrement favorables aux espèces atlantiques.

Ce sont dans les zones inférieures, et principalement dans celle du châtaignier, que se trouvent, en effet, les espèces caractéristiques de cette flore. Celle des zones supérieures, par contre, relativement peu variée, vu l'uniformité des conditions topographiques et géologiques, dans la plus grande partie du territoire, ne diffère pas de celle des régions adjacentes.

A ce propos, il faut remarquer que les Alpes tessinoises ont été, jusqu'ici, peu explorées par les bryologistes.

Rappelons, en passant, les trauvaux de Daldini et de Franzoni sur les mousses de Locarno, de L. Mari et de P. Conti sur celles de Lugano et de la partie méridionale du Tessin. W. Pfeffer a exploré les vallées méridionales des Grisons; F. A. Artaria a bien étudié les mousses de la Province de Côme. Plus récemment, M. Jäggli a étudié la florule de Bellinzona, J. Baer celle du Val Onsernone. A la suite de Schleicher qui, au commencement du siècle passé, y fit de belles découvertes, beaucoup de botanistes suisses et étrangers ont, en outre, récolté des muscinées au Tessin. M. Jäggli (1925) estime à 600 environ le nombre des muscinées indiquées jusqu'ici. Néanmoins, la flore bryologique de cette belle contrée est loin d'être connue suffisamment pour qu'elle puisse faire le sujet d'une monographie un peu complète: l'étude sociologique des bryophytes y reste presque entièrement à faire: elle a été ébauchée pour les muscinées du delta de la Maggia et celles de la colline du Sasso Corbaro (Bellinzona), par M. Jäggli.[1]

Les limites des zones altitudinales sont, au Tessin, les suivantes:

zone des cultures 200—1000 m (vigne jusqu'à 750 m.)
» des arbres feuillus 1200—1500 m.
» subalpine 1500—2000 m. (limite de la forêt 1920 m., épicéa 1500—1750 m., mélèze 1750—2000 m.)
» alpine 2000 m.

Les forêts subalpines de conifères occupent une superficie réduite.

---

[1] Cet auteur a donné dans son «Contributo alla briologia ticinese» (Boll. Soc. Ticin. Sc. nat. 1919, p. 28) une liste des travaux publiés sur les muscinées du Tessin.

Au Tessin, plus que partout ailleurs en Suisse, et en Europe probablement, le passage de la flore arctique-hautalpine à celle méridionale des zones inférieures a lieu rapidement, sur des distances horizontales relativement faibles, mais avec des différences considérables d'altitude et de climat. Comme exemple, je citerai les moyennes pour l'observatoire du Gotthard (2114 m.), tirées du Dictionnaire géographique:

Mois	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
	-7,19	-9,43	-8,20	-3,69	2,41	5,83	7,98	7,92	5,09	-0,78	-4,70	-6,40

Année -0,93

La comparaison avec celles données plus haut pour Lugano, distant du Gotthard de 67 km. environ, montre la différence considérable dans le climat thermique des deux localités.

Les mousses de la région insubrienne présentent d'une façon très marquée le phénomène, constaté déjà pour les plantes vasculaires, de la descente des espèces des zones supérieures et de l'ascension de celles des zones inférieures.

La descente des espèces alpines a pour cause, d'une part, la raideur des pentes, d'autre part, la grande humidité: par suite des précipitations considérables (moyenne annuelle plus de 2 m. dans les Alpes de Lugano), les zones élevées et les zones basses sont peu différentes, d'où résulte une certaine uniformité. On constate, en effet, que ce sont surtout les mousses hygrophiles qui présentent ce phénomène d'ascension et de descente.

A titre d'exemples je citerai les espèces subalpines et alpines suivantes qui, au Tessin, se rencontrent fréquemment dans les zones inférieures:

Andreaea petrophila
Anictangium compactum (340 m.)
Dicranoweisia crispula
Rhabdoweisia fugax (330 m.)
Oreas (1400 m.)
Oreoweisia serrulata (1700 m.)
Dichodontium flavescens (550 m.)
Oncophorus virens
Aongstroemia (300—350 m.)
Campylopus atrovirens (340 m.)
— *Schwarzii* (465 m.)
Blindia (300 m.)
Ditrichum glaucescens (300 m.)
Tortula obtusifolia (465 m. à Bellinzona)
Grimma caespiticia
— *alpestris*
— *unicolor* (760 m.)
Rhacomitrium aciculare
— *protensum*
— *sudeticum*
— *heterostichum*
Orthotrichum Sturmii (350 m.)
Mielichhoferia nitida (300 m.)
Plagiobryum Zierii
Pohlia polymorpha
Bryum Muehlenbeckii (250 m.)
Amblyodon
Timmia bavarica
— *austriaca*
Oligotrichum (1500 m.)
Myurella julacea
Ptychodium plicatum
Brachythecium collinum
Plagiothecium striatellum
Cratoneurum decipiens

Le passé géologique de la région insubrienne peut aussi nous éclairer dans une certaine mesure sur la raison de certaines particularités de la flore.

L'abaissement, quatre fois répété, de la limite des neiges permanentes, a eu lieu, dans cette région, à une cote moyenne inférieure, selon PENCK et TARAMELLI, de 1200 m. à la limite actuelle. La descente, à une cote encore beaucoup plus basse, des fronts glaciaires construisit les amphithéâtres morainiques de la plaine du Pô.

D'après BRÜCKNER, l'abaissement de la température moyenne annuelle était, à la dernière période glaciaire (würmienne) de 4° C.

BÈGUINOT (1903) remarque que cet état de choses a dû avoir comme conséquences:

1° la conservation, durant l'extension maximale de la glaciation, d'une large zone préalpine méridionale libre de neiges persistantes, et occupée en notable partie par une végétation forestière.

2° l'élévation relative de la limite des neiges en correspondance des secteurs les plus continentaux de la région.

Ces conditions ont été certainement favorables à la persistance des espèces préglaciaires et interglaciaires. Il est intéressant de constater à ce propos, que la flore insubrienne comprend un certain nombre de mousses répandues dans les parties de l'Amérique du nord et du Caucase peu éprouvées par la glaciation; espèces qui, d'autre part, sont rares ou très rares en Europe, et auxquelles on peut attribuer une origine préglaciaire. Telles sont p. ex.: *Tortella caespitosa, Brachysteleum pusillum, Physcomitrium acuminatum, Atrichum angustatum, Antitrichia californica, Haplohymenium triste, Anomodon rostratus, Cylindrothecium cladorrhizans.*

Parmi les mousses caractéristiques de la flore insubrienne, nous pouvons distinguer deux catégories:

1° des espèces propres, en Suisse (jusqu'à aujourd'hui), à la région insubrienne: groupe exclusif,

2° des espèces qui se retrouvent, en Suisse, dans quelques stations chaudes au nord des Alpes: groupe éclectique.[1]

L'un et l'autre de ces groupes comprennent des espèces appartenant, soit à l'élément méditerranéen-méridional (xérothermophiles), soit à l'élément atlantique (xéro- et hygrothermophiles).

Groupe exclusif:

Elément méditerranéen-méridional: *Bruchia trobasiana, Weisia Ganderi, Campylopus polytrichoides, Pottia mutica, Timmiella, Grimmia Lisae, Orthotrichum microcarpum, Entosthodon Templetoni, Anti-*

[1] Les espèces thermophiles de la région insubrienne ont été énumérées à p. 17.

trichia californica, Fabronia octoblepharis, Habrodon, Haplohymenium, Anomodon rostratus, Thuidium pulchellum, T. punctulatum, Cylindrothecium cladorrhizans, Eurynchium meridionale.

Elément atlantique: *Dicranoweisia cirrhata, Dicranum spurium, Campylopus subulatus, C. brevipilus, Leucobryum albidum, Fissidens Curnowii, Octodiceras, Tortula canescens, Brachysteleum incurvum, Braunia* (Pl. II, fig. 1), *Physcomitrium acuminatum, Anomobryum juliforme, Epipterygium Tozeri, Philonotula rigida, Fontinalis arvernica, F. Kindbergii, Sematophyllum, Drepanium resupinatum, Heterophyllum Haldanianum.*

Puis les Hépatiques (d'après C. Meylan et M. Jäggli): *Anthoceros Husnotii, Riccia nigrella, R. ligula, Corsinia, Grimaldia dichotoma, Marchantia palaeacea, Fossombronia angulosa, F. caespitiformis, Calypogeia arguta.*

Groupe éclectique:

Elément méditerranéen-méridional: *Hymenostomum tortile, Fissidens Bambergeri, Ceratodon conicus, Didymodon cordatus, Trichostomum nitidum, T. cylindricum, Pleurochaete, Barbula vinealis, B. gracilis, B. Hornschuchiana, Syntrichia inermis, S. alpina, S. laevipila, S. pagorum, Hyophila, Grimmia crinita, G. arenaria, G. leucophaea, G. trichophylla, G. montana, Schistidium sphaericum, Funaria mediterranea, Bryum gemmiparum, B. torquescens, B. obconicum, B. murale, Fabronia pusilla, Rhynchostegium megapolitanum, R. rotundifolium, R. confertum.*

Elément atlantique: *Archidium, Oreoweisia Bruntoni, Fissidens rivularis, Schistostega, Syntrichia latifolia, Dialytrichia, Grimmia Muehlenbeckii, Orthotrichum Braunii, O. tenellum, Brachysteleum polyphyllum, Funaria dentata, Bryum versicolor, B. Klingraeffii, Mnium hornum, Aulacomnium androgynum, Cryphaea, Leptodon, Pterogonium, Cylindrothecium Schleicheri, Rhynchostegiella Teesdalei, R. Jacquini, R. curviseta, R. pallidirostra, Eurynchium speciosum, E. striatellum.*

Et les Hépatiques: *Targionia, Grimmaldia fragrans, Fimbriaria fragrans, Lunularia, Riccia Bischoffii, Tesselina.*

3° des endémismes insubriens: *Barbula verbana, Campylopus Mildei, C. adustus, Pseudoleskea Artariaei.*

Les parties de la région insubrienne étudiées du point de vue synécologique, se réduisent jusqu'ici à deux.

Dans son travail »Il delta della Maggia e la sua vegetazione» (1922), M. Jäggli a fort bien noté le rôle des muscinées dans les différentes associations

végétales du territoire étudié. A côté de la *Rhacomitriaie* à *R. canescens* des grèves sablonneuses sèches, il a observé une *Archidiaie* où une mousse ornithochore, l'*Archidium phascoides*, représente le premier pionnier de la végétation et le colonisateur initial de la grève inondable (voir p. 182).

Dans son «IV Contributo alla briologia ticinese (1925)», M. JÄGGLI donne un certain nombre de relevés d'associations caractéristiques de mousses, telles que:

Florule rupestre: stations découvertes:

Grimmia leucophaea
— *pulvinata*
— *commutata*
Grimmia elatior
Hedwigia
Braunia

Faîte des rochers:

Campylopus polytrichoides
— *Mildei*
Polytrichum piliferum
Fabronia octoblepharis
Coscinodon cribrosus
Hymenostomum tortile
Bryum Mildeanum
— *alpinum*
— *argenteum*

Stations ombragées en été: Roc sec:

Syntrichia ruralis
Tortella tortuosa
Grimmia montana
Brachysteleum polyphyllum
Schistidium alpicola
— *gracilis*
Ulota americana
Orthotrichum rupestre
— *anomalum*
Bryum capillare
Anomodon tristis
Pterogonium
Hypnum cupressiforme
Frullania tamarisci
— *dilatata*
Radula complanata

Roc humide:

Andreaea petrophila
Campylopus atrovirens
Syntrichia alpina inermis
Blindia
Rhacomitrium protensum
Marsupella ustulata
Scapania nemorosa

Roc humide sur l'humus: et le détritus:

Trichostomum cylindricum
Dicranum longifolium
Anomodon viticulosus
Neckera crispa
Isothecium myurum
Rhabdoweisia fugax
Heterocladium heteropterum
Pterigynandrum
Pseudoleskea catenulata
Diplophyllum albicans
Metzgeria conjugata
— *pubescens*

Florule des murs: exclusivement sur les murs:

Barbula unguiculata
— *convoluta*
Tortula muralis
Syntrichia alpina inermis
— *ruralis*
Encalypta streptocarpa
Pottia intermedia
— *truncatula*
Didymodon tophaceus
Funaria hygrometrica
Philonotis rigida

murs de soutènement, exposition sud:

Weisia viridula
Ceratodon purpureus
Pottia truncatula
Syntricha ruralis
Grimmia commutata
Coscinodon
Hedwigia
Orthotrichum rupestre
— *anomalum*
Bryum argenteum
— *Mildeanum*
Fabronia octoblepharis

Et sur le faîte:

Grimaldia dichotoma
— *fragrans*
Riccia glauca
— *sorocarpa*

Florule terricole: exposition sud:

Timmiella anomala
Pleuridium subulatum
Fissidens bryoides
Campylopus fragilis
Rhynchostegium rotundifolium
Diplophyllum obtusifolium
Grimaldia fragrans
— *dichotoma*
Riccia bifurca
— *sorocarpa*
Fossombronia angulosa
Calypogeia trichomanis

exposition E. et N.:

Encalypta vulgaris
— *ciliata*
Ditrichum glaucescens
Rhacomitrium canescens
Mnium hornum
— *undulatum*
— *punctatum*
Catharinea angustata
— *undulata*
Pogonatum aloides
Thuidium abietinum
Plagiothecium elegans
Pellia Fabbroniana
Marchantia polymorpha
Bartramia pomiformis
— *Halleriana*
Cephalozia bicuspidata
Lophocolea minor

Florule humicole: entre les châtaigniers:

Diphyscium
Fissidens decipiens
— *osmundoides*
Hypnum molluscum
Marsupella Funckii
Eucalyx hyalinus
Scapania nemorosa

Au pied des arbres:

Rhabdoweisia fugax
Trichostomum cylindricum

Florule arboricole: châtaignier et marronnier:

Orthotrichum diaphanum
— *Schimperi*
— *affine*
— *obtusifolium*
Syntrichia papillosa
— *pagorum*
Fabronia pusilla

Dans la florule du Sasso Corbaro, les 132 espèces de mousses appartiennent à 47 genres, et les 26 hépatiques à 18 genres; ce qui donne un quotient spécifique de 2,86 pour les mousses et de 1,44 pour les hépatiques.[1]

[1] Il est remarquable de constater la concordance parfaite, relevée par JÄGGLI, dans les proportions des trois catégories histologiques: microdictyées, sténodictyées, eurydictyées, au Sasso Corbaro, avec celles pour les mousses de Lavaux.

Il est vivement à souhaiter que les stations classiques par la richesse de leur florule: Al Sasso sur Locarno, Muzzano, Castagnola, etc. fassent le sujet de monographies pareilles, biologiques et synécologiques.[1]

Il est intéressant de constater que l'élément insubrien exclusif comprend une proportion relativement considérable d'espèces appartenant à des genres mono- et oligotypiques pour lesquels la présomption d'arachaïsme paraît assez forte.

La stérilité habituelle ou constante des espèces caractéristiques: *Campylopus Mildei*, *Fabronia octoblepharis*, *Anomodon rostratus*, *Haplohymenium triste*, *Thuidium pulchellum*, *Pseudoleskea Artariaei*, peut être considérée comme une indication de leur origine archaïque préglaciaire.

Statistique

Pour l'élément exclusif (y compris les endémismes) de la flore des mousses de la région insubrienne, nous obtenons les résultats statistiques suivants:

1° Formule histologique:		(Suisse)
microdictyées	67,5 %	(42,3)
sténodictyées	23,2	(39,9)
eurydictyées	9,3	(17,8)

La prédominance des microdictyées (xérothermophiles pour la plupart) est manifeste. Les proportions des deux autres catégories sont, par contre, notablement réduites.

2° Edaphisme chimique:		(Suisse)
Espèces calcifuges-oxyphiles ou neutrophiles	60,5 %	(41,5)
calciphiles-basiphiles	9,3	(27,4)
indifférentes	30,2	(31,1)

La prédominance très marquée des calcifuges et la faible proportion des calciphiles sont bien mises en lumière.

A remarquer que les espèces saxicoles et humicoles appartenant à l'élément atlantique, sont à peu près exclusivement des calcifuges neutrophiles ou oxyphiles.

---

[1] J'ai donné (p. 186) un relevé du peuplement de la cremnée couverte à Muzzano.

L'opinion des botanistes qui considèrent le *Trapa natans* var. *Muzzanensis* comme une relique probable de la flore pliocénique, peut être étendue à certaines mousses insubriennes, telles que *Braunia*, *Brachysteleum pusillum*, *Campylopus Mildei*, etc., qui font partie de ce peuplement.

3° Eléments géographiques:		(Suisse)
médial européen	7,0 %	(28,0)
méridional	30,2	(7,5)
atlantique et méditerranéen	51,2	(18,5)
endémique	11,6	

Plus de la moitié des espèces caractéristiques de la région insubrienne appartiennent à l'élément atlantique et méditerranéen, un tiers environ au groupe méridional. La proportion des endémismes y est relativement forte.

Région rhodanienne

Elle comprend les subdivisions suivantes:

a) le Valais intérieur: vallée du Rhône jusqu'au coude de Martigny (zones inférieure et moyenne), ainsi que les parties basses des vallées latérales,[1]

b) le Valais extérieur: vallée du Rhône de Martigny à Villeneuve,

c) la vallée du Léman, qui appartient en même temps à la sous-région des grands lacs du Plateau suisse,

d) la vallée du Rhône de Genève à la frontière française.

Ces sous-régions diffèrent notablement les unes des autres par leur climat, leur topographie, et leur constitution géologique et pétrographique.

Le Valais intérieur, grâce à son orientation et à la disposition des hautes chaînes de montagnes entre lesquelles il est compris, présente des conditions climatériques très spéciales: rareté des pluies, sérénité du ciel et insolation intense, étés chauds et hivers froids sont les caractères principaux de ce climat.

Concernant la température, je citerai, à titre d'exemple, les moyennes pour Sion (540 m.):

Mois XII	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
-0,3	-1,1	1,8	5,3	10,4	14,3	17,8	19,5	18,3	15,3	9,5	4,2

Année 9,6

On remarquera les grandes variations annuelles (de — 1,1 à 19,5); le minimum moyen est — 11,3 et le maximum moyen 29,9.

Les températures maximales s'observent, en Valais, dans la marche comprise entre les altitudes de 520 et 750 m. (H. Gams).

[1] La flore des zones supérieures sera traitée avec celle de la région des Alpes.

Dans la zone la plus chaude, il se trouve des stations où il ne gèle pas, même en hiver: ce sont les «barmes» exposées au S., dont le roc s'échauffe assez fortement pendant la journée pour que ces niches ne se refroidissent que très peu dans les journées de gel. Dans ces serres naturelles, la température moyenne présente les variations les plus faibles.

Sous le rapport des précipitations, le Valais central contraste fortement avec les autres parties du territoire suisse:

Brigue	(678 m.)	710 mm. de pluie par année
Loèche ville	(780 m.)	620 mm.
Sierre	(551 m.)	570 mm.
Sion	(540 m.)	630 mm.
Riddes	(492 m.)	570 mm.
Martigny	(480 m.)	720 mm.

Le maximum de sécheresse est entre Sierre et Brigue: à Graechen (1632 m.) se trouve le minimum, en Suisse, des précipitations annuelles, avec 540 mm.

A Sion, les précipitations sont distribuées comme suit: hiver 146 mm. (17,9 jours), printemps 133 mm. (20,8 jours), été 177 mm. (26,6 jours), automne 174 mm. (23,6 jours); jours sereins 89, jours couverts 106 par année; moyenne annuelle de nébulosité 4,8.

La zone brumeuse où se complait le hêtre avec les mousses de la hêtraie: *Homalia, Dicranum viride, Ulota*, etc., fait défaut au Valais central.

Ce climat continental, à été très chaud et sécheresse souvent extrême, permet un curieux mélange des plantes de la zone inférieure avec celles des zones supérieures.

Les parties à climat le plus océanique, et où la végétation muscinale est la plus développée, sont celles exposées aux vents humides lémaniens ou insubriens. Le maximum d'océanité se trouve (comme le remarque H. Gams), non pas au fond des vallées, mais sur leurs flancs, entre 1000 et 2000 m. sur le versant S., plus haut encore dans la chaîne pennine.

La topographie du Valais intérieur est relativement simple: vallée longitudinale orientée de l'est à l'ouest, avec des vallées et vallons de la chaîne nord (Alpes bernoises) courts et rapides, à pentes escarpées, où les espèces des zones inférieures disparaissent bientôt, alors que, dans les vallées de la chaîne valaisanne méridionale, longues de 20 à 30 km., et à pente douce, les espèces thermophiles remontent assez loin.

La sortie des torrents alpins dans la vallée principale, qui a donné lieu, un peu partout, à la formation de cañons, favorise la

descente des espèces des zones supérieures. Les «bisses» d'arrosage amenant l'eau des régions supérieures, contribuent aussi à la formation de colonies erratiques.

Au point de vue géologique et pétrographique, les conditions sont, en somme, assez uniformes dans tout le Valais intérieur: les terrains achaliciques, qui sont exceptionnels dans les parties basses, sont représentés par les gneiss, paragneiss et schistes divers. Les terrains calcaires sont prédominants en fréquence et en étendue; les détritus et alluvions provenant de la chaîne des Alpes bernoises, formée, jusqu'au massif cristallin de l'Aar, de calcaires jurassiques et crétacés, recouvrent à peu près tout le fond de la vallée principale. D'autre part les schistes de la chaîne valaisanne sont souvent plus ou moins calcaires.

Même sur les substrats achaliciques, le colmatage par l'eau et par le vent a apporté et répandu l'élément calcaire (limon du Trient pH = 7,6).

En fait de terrains halogènes, il faut mentionner le gypse de St-Léonard, Granges, Finges, avec des associations de mousses assez spéciales (dont j'ai donné des exemples p. 175), puis les curieuses terres salées d'Ecône, qui, labourées et cultivées, n'ont pas de mousses spéciales.

La différence dans la végétation des deux versants, dépendant de leur orientation à l'adret et à l'ubac, est assez marquée dans le Valais intérieur jusqu'aux environs de Riddes; elle s'atténue considérablement en amont de cette localité. Dans tout le Valais intérieur les coteaux sont dénudés et fréquemment privés de gazon et de forêts; le roc y apparaît sous la couche mince de terre arable. Le vignoble valaisan, très important, occupe actuellement une superficie de 3300 hectares.[1]

La forêt de hêtre, dépendant du climat océanique du bassin du Léman, disparaît à Charat; le châtaignier cesse à Fully; plus en amont, c'est le pin silvestre qui couvre tous les cônes de déjection et forme des forêts étendues, comme celle de Finges, par exemple. La proportion des espèces forestières, en Valais, est de 50 % pour le mélèze, 30 % pour l'épicéa, 15 % pour le pin silvestre, et 5 % pour l'arolle.

La superficie des marais étendus que formait le Rhône, a été notablement réduite par les travaux de correction, d'endiguement et d'asséchement exécutés depuis un certain nombre d'années, qui ont modifié considérablement la physionomie du talweg en livrant à la culture des étendues autrefois occupées par les dunes de sable, les

[1] Renseignement dû à M. le Dr. WUILLOUD.

marécages et les étangs. Dans la plupart de ces stations, les mousses hydrophiles et aquatiques sont en voie de disparition. Le Rhône, qui, jusqu'à son embouchure dans le Léman, a le caractère d'un torrent glaciaire, chariant du limon, du sable et du gravier, présente, dans son lit, fort peu de mousses fluviales. La végétation des mousses amphibies des rives est, par contre, assez développée.

L'une des formations les plus caractéristiques des zones inférieures du Valais est la «vâque», garide rocheuse couverte de buissons nains, qui, au premier printemps, se couvre d'une végétation éphémère très particulière, avec des mousses steppiques annuelles de petite et très petite taille (ex. p. 174).

A l'élévation des cultures et des forêts, due aux conditions climatériques, correspond une élévation générale des limites supérieures des mousses des zones inférieures; p. ex.: *Ceratodon conicus* 2000 m., à Fully, *Didymodon luridus* 1600 m., à Zermatt, *Grimmia orbicularis* 1100 m. sur Brigue, *G. tergestina* 1000 m., *Leptodon* 1000 m., *Pterogonium* 1000 m. sur Fully, *Isothecium myosuroides* 2400 m. au Diabley, *Aulacomnium androgynum* 1000 m. à Salvan, *Anomobryum filiforme* 2780 m. au Baltschiedertal, etc.

La flore bryologique du Valais a été étudiée par de nombreux botanistes, surtout en ce qui concerne les mousses des Alpes pennines. Je rappellerai que les espèces suivantes ont été découvertes pour la science en Valais: par SCHLEICHER: *Dicranum strictum* à Arbignon, *Streblotrichum flavipes* «in alpibus valesiae», *Orthotrichum rupestre*, vallée de Saas, *Bryum Schleicheri*, *B. pallescens*, *Brachythecium collinum* aux Follaterres; par CULMANN: *Bryum pseudo-Kunzei*, vallée de Saas, *B. Culmannii*, Gemmi; puis les novae species valaisannes que j'ai décrites dans la Flore des Mousses de la Suisse et ses suppléments.

En aval du coude de Martigny, le changement de climat se traduit par des différences accentuées, dans la florule muscinale aussi.

Pour Montreux et Lausanne, nous avons les moyennes de température suivantes:

Mois	XII	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
Montreux	2,0	0,9	2,8	5,3	9,7	13,7	17,3	19,5	18,5	15,4	10,2	5,8
Lausanne	0,6	-0,5	1,6	4,2	8,7	12,6	16,2	18,4	17,5	14,7	9,1	4,5

Les minima absolus (moyenne), inférieurs à — 20 °, sont, pour cette sous-région: Aigle — 12,4; Montreux — 13,5; Lausanne — 15,9; Genève — 16,7.

St-Maurice (417 m.) a 877 mm. de précipitations annuelles, Aigle (425 m.) 899 mm., Montreux (380 m.) 1322 mm., Cully 990 mm.; à Lausanne (556 m.), les 1004 mm. d'eau tombée se répartissent comme suit: hiver 169 mm., printemps 217 mm., été 298 mm., automne 320 mm.

D'après le Dictionnaire géographique de la Suisse, le climat de la vallée du Léman, d'Aigle à Genève, est caractérisé par les moyennes suivantes:

	Hiver	Printemps	Eté	Automne	Année
Chaleur de l'air	1,2	9,1	17,9	10,0	9,6
Humidité relative en %	85	72	70	81	77
Pluie, durée en jours	27,5	32,2	30,1	32,7	122,5
» hauteur en mm.	136,2	183,1	272,2	269,2	815,7
Nébulosité en %	76	59	48	66	62

Dans tout le bassin du Léman, le vent du SO. doux et humide souffle fréquemment (44 jours par année à Lausanne); son influence se fait sentir jusqu'à Chemin sur Martigny, où se trouvent les dernières forêts de hêtre. Le vent froid et sec du NE. (bise) épargne toutes les stations abritées.

L'insolation, relativement considérable (1845 heures par année à Lausanne) est renforcée, pour beaucoup de localités riveraines, par la réflexion à la surface du lac.

En somme, dans tout le Bas-Valais et le bassin du Léman, le climat présente un caractère semi-maritime océanique, avec des températures extrêmes hivernales et estivales atténuées. C'est ce qui fait que beaucoup de mousses xérothermophiles du Valais intérieur manquent au bassin du Léman, dont la florule bryologique est plutôt celle de la région des grands lacs du Plateau suisse que celle de la région rhodanienne proprement dite.

La topographie de la vallée du Rhône entre Martigny et le Léman diffère de celle du Valais intérieur, d'abord par l'orientation, qui passe du SE. au NO., s'ouvrant aux vents humides du bassin du Léman; puis en ce que les chaînes de montagnes, jusqu'après St-Maurice, y sont plus rapprochées, ce qui entraîne une dépression notable des limites supérieures.

Sous le rapport pétrographique aussi, cette contrée présente des particularités. Les terrains achaliciques y sont plus fréquents et plus étendus, dans les zones inférieures, qu'en amont de Martigny: les gneiss de la partie septentrionale du massif des Aiguilles Rouges, le granit et la protogine erratiques du Mont Blanc, les quartzites et arkoses du flysch, etc. présentent des sociétés saxicoles nettement calcifuges, le colmatage calcaire éolien étant moins fréquent.

En aval d'Evionnaz, la vallée traverse les calcaires crétaciques et jurassiques jusqu'au lac. Les rives du Léman, avec le talus escarpé de Lavaux et les collines peu élevées de La Côte, ont la constitution géologique et pétrographique des molasses et poudingues tertiaires,

pour la plupart nettement calcaires, du Plateau suisse. Aux environs de Genève, enfin, nous retrouvons les calcaires jurassiques.

Les espèces caractéristiques de la flore bryologique de la région rhodanienne appartiennent à quatre groupes différents au point de vue de leur répartition en Suisse:

I. L'élément exclusif propre à cette région:

Sphagnum rufescens
Phascum rectum
Aschisma carniolicum
Acaulon piligerum
Fissidens cyprius
Pterygoneurum subsessile
— *lamellatum*
Pottia Heimii
Didymodon ligulifolius
— *riparius*
Trichostomum caespitosum
— *Ehrenbergii*[1]
Tortella caespitosa
— *sinuosa*
Pachyneurum Fiorii
Pachyneurum revolvens
— *atrovirens* v. *subrevolvens*
Tortula cuneifolia
Syntrichia spuria
Schistidium brunnescens[2]
Grimmia Cardoti
— *tergestina*[2]
Orthotrichum Sardagnanum
Zygodon Forsteri
Mniobryum calcareum
Bryum arenarium
Thamnium Lemani (Pl. XXIX, 2)
Riella Reuteri
Rhynchostegiella curviseta var.

Les seules espèces endémiques sont: le *Syntrichia spuria*, dont la parenté avec le *S. desertorum* Brother. du Turkestan et de la Castille est remarquable, et le *Thamnium Lemani* rhéomorphose abyssale du *T. alopecurum.*[3]

A part le *Sphagnum* et le *Thamnium* toutes ces espèces sont des xérothermophiles méridionaux et *pro parte* méditerranéens.

II. Les espèces xérothermophiles qui se retrouvent dans les régions insubrienne et rhénane (dont j'ai donné la liste à p. 17), auxquelles il faut ajouter les hépatiques de la région rhodanienne: *Grimaldia dichotoma* et *Sphaerocarpus texanus.*

Puis les mousses non encore observées dans la région insubrienne:

Phascum curvicollum
Fissidens Mildeanus
— *rufulus*
Pottia Starkeana
Didymodon cordatus
Trichostomum pallidisetum
Aloina aloides
Pachyneurum atrovirens
Dialytrichia
Crossidium squamiferum
— *griseum*
Pyramidula
Hygroamblystegium fluviatile
Rhynchostegiella Tessdalei

[1] Se retrouve dans la région rhénane.
[2] Se retrouvent au pied du Jura.
[3] Observé d'ailleurs au Japon, dans des conditions analogues.

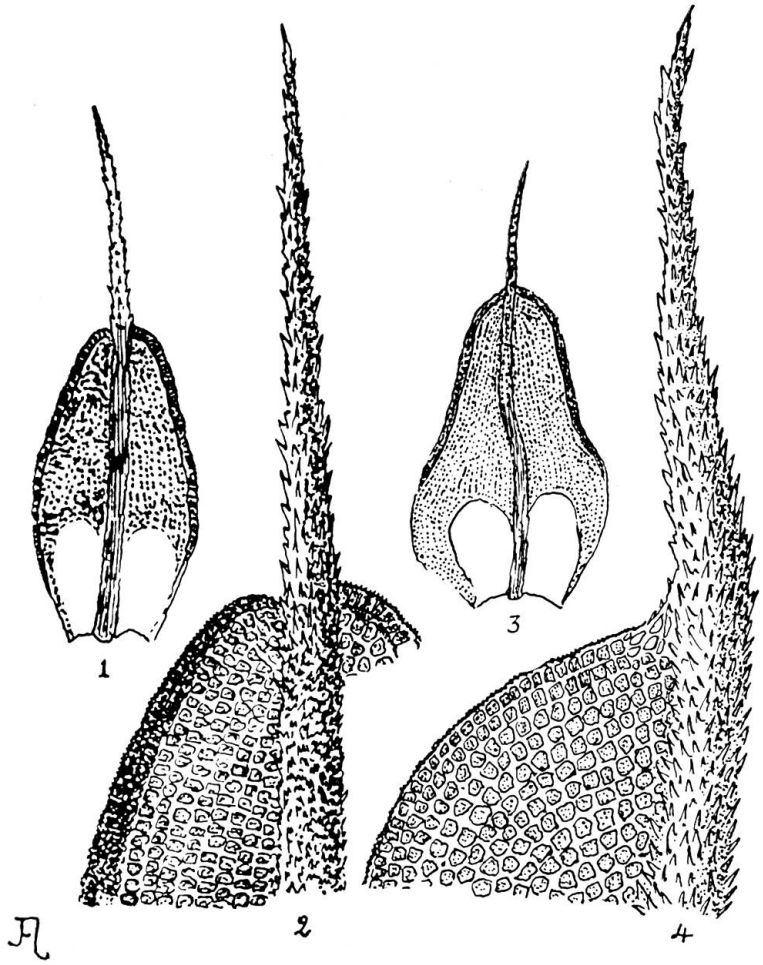


Fig. 9
1 et 2 *Tortula (Syntrichia) spuria* Amann. Exemplaires originaux de Saillon (Valais) (Bryotheca helv. No. 81, 2b, 10).
3 et 4 *T. desertorum* Brotherus, du Turkestan (d'après Brotherus).

III. Les espèces xérothermiques des stations chaudes et abritées, en Suisse, dont quelques-unes sont particulièrement fréquentes en Valais:

Phascum piliferum
Mildeella bryoides
Ceratodon conicus
Fissidens Bambergeri
Pterygoneurum cavifolium
Trichostomum cylindricum
— *crispulum*
— *mutabile*
Timmiella anomala
Didymodon luridus
— *cordatus*
Barbula gracilis
— *Hornschuchiana*
— *cylindrica*
Tortella nitida
Grimmia tergestinoides
— *orbicularis*
— *poecilostoma*
Schistostega
Funaria mediterranea
Leptodon (Pl. XIV, 2)
Neckera Besseri
— *turgida* (Pl. XXI, 2)
Leucodon morensis
Pterogonium
Fabronia pusilla
Homalothecium Philippeanum
Rhynchostegiella pallidirostra, etc.

La prépondérance de l'élément xérothermique méridional dans la florule du Valais intérieur, correspondant au climat semicontinental, est manifeste. Les espèces atlantiques-méditerranéennes ne s'y trouvent qu'en petit nombre *(Leptodon, Oreoweisia Bruntoni).*

Le *Leptodon Smithii* est l'une des espèces méridionales-méditerranéennes les plus caractéristiques pour la région rhodanienne. Encore arboricole à Gandria (Tessin), il devient saxicole (neutrophile et basiphile) au N. des Alpes. En Suisse, il se trouve à la limite de son aire d'extension, dont l'optimum est dans le climat du laurier et du chêne vert; il supporte bien les sécheresses estivales, mais craint le gel.

Les éléments méridionaux de cette florule paraissent appartenir à deux catégories différentes par leur voie d'immigration: la majorité de ces espèces ont remonté le cours du Rhône à partir du bassin méditerranéen et ont formé de petites colonies erratiques dispersées depuis la sortie du fleuve du territoire suisse jusqu'aux environs de Brigue.[1] En voici quelques exemples:

Pottia Starkeana: Genève, Lavaux, Branson, Saillon, Saxon,
Trichostomum pallidisetum: Ecône, Sion,
Tortella sinuosa: Genève, Rivaz, Roche,
Pterygoneurum atrovirens: Lavaux, vignoble valaisan de Fully à Sierre,
Syntrichia inermis: Fort de l'Ecluse, Mont Vuache, Montagne de Veyrier, etc., Lavaux, Roche, Yvorne, Lavey-Vernayaz, Saillon, Saxon, Sanetsch, Loèche, Gemmi (jusqu'à 2200 m.),
Syntrichia alpina et sa var. *inermis:* Lavaux, vallée de Bagnes, Naters, Glacier du Rhône,
Pleurochaete squarrosa: Genève, La Côte, de Nyon à Lausanne, Roche, Bex, Martigny, Follaterres, Saillon, Sion,
Crossidium squamiferum: Genève, La Côte, Lavaux, Roche, Yvorne, Bex, Branson, Ardon, Sion,
Dialytrichia: Lavaux, Dorénaz,
Orthotrichum Sardagnanum: Voirons, Loèche-les-Bains,
Leptodon Smithii (Pl. XIV, 2): Pied du Salève, Rivaz, Gorges de Salvan et du Trient, Vallée d'Entremont, Fully, Saillon, Natersloch,
Neckera turgida (Pl. XXI, 2): Vallée du Trient, Loèche-les-Bains,
Pterogonium: Lavey, Evionnaz, Gueuroz, Branson, Gorges du Durnand, Bovernier,

[1] Certaines de ces espèces remontent d'autre part le long de la chaîne du Jura à partir de Genève *(Neckera turgida, Crossidium griseum, Syntrichia inermis, Grimmia orbicularis, Funaria calcarea, Pterogonium,* p. ex.

Fabronia pusilla: Genève (corticole sur marronnier), Ardon (sur le sol dans la forêt de pins), Mazembroz (sur le roc),
Riella Reuteri: grève du Léman (autrefois!), marais de la Sarvaz.

Les espèces de l'autre catégorie paraissent avoir immigré des vallées du Piémont par les cols alpins: St-Bernard, Simplon. C'est le cas par exemple, pour les mousses composant la florule très remarquable de «l'îlot insubrien» de Mazembroz, découvert par GAMS. L'*Oreoweisia Bruntoni* est un type atlantique, tandis que les autres muscinées de cette colonie: *Timmiella anomala, Fissidens Bambergeri, Funaria mediteranea, Fabronia pusilla, Targionia, Sphaerocarpus texanus*, accompagnés de *Gymnogramme leptophylla*, sont des thermophiles méridionaux et méditerranéens.

Ces plantes vivent là dans des stations très spéciales, cachées dans des excavations sous les blocs et les rochers, véritables serres chaudes où elles trouvent les conditions nécessaires d'humidité et de chaleur constantes (air saturé d'humidité de novembre à avril), en même temps que l'abri du vent et de l'insolation considérable de cette contrée.

Selon H. GAMS (1927), il paraît exclu que ces espèces aient gagné ces localités si isolées dans les conditions actuelles: elles doivent être considérées plutôt comme des reliques d'un temps où le climat avait un caractère plus insubrien. Il en est de même pour les mousses hygrophiles de l'élément atlantique-méditerranéen de la Tannaz des Follataires. Le Thamnium qui se trouve là sur le gneiss, manque à la plus grande partie des Alpes centrales à l'exception de deux localités: crevasses à Gymnogramme près Meran (Milde), et Tannaz des Follataires.

Voici deux analyses, faites par moi-mêmes, concernant le chimisme de ces stations très particulières:

1° Terrain de la Balme à Gymnogramme: Carbonates décomposables par HCl 0,18 % CO_2 (probablement carbonate de fer); pas de carbonates décomposables par les acides organiques.

2° Loess des Follataires, couche superficielle, échantillon prélevé en hiver: Ca $C O_3$ 0,23 %, Ca O total 0,368 %, Ca O soluble dans les acides organiques 0,13 %.

Ces colonies sont une illustration de la remarque que fait CHRIST (1910) à propos des fougères: «C'est surtout lorsque les espèces font des sauts aussi considérables vers le nord, par dessus leurs limites générales, que se manifeste le choix sévère de la station: ce sont en effet des petits nids méditerranéens, des stations merveilleusement abritées où ces témoins de l'époque préglaciaire se maintiennent péniblement.»

On peut se demander si ces colonies isolées, situées à de grandes distances du territoire de l'espèce, sont des postes d'avant-garde, qui ont fait un saut jusqu'à ces stations, ou bien si elles représentent des postes abandonnés, c.-à-d. des reliques d'une végétation qui possédait antérieurement une aire de dispersion étendue et qui a laissé derrière elle, en se retirant, ces colonies perdues.

Comme le fait remarquer KERNER (Diluvialflora), dans le cas de postes abandonnés, on observe ordinairement des groupes entiers d'espèces ayant les mêmes exigences climatiques et vivant associées dans ces stations, depuis des temps reculés, au milieu des éléments floraux immigrés plus récemment.

Les postes d'avant-garde, au contraire ne comprennent que des espèces isolées.

Les mousses de l'îlot insubrien, comme peut-être celles caractéristiques de la région insubrienne, seraient donc des postes abandonnés, reliques d'une végétation disparue. Il en est de même, d'ailleurs, des colonies erratiques alpines dans les zones inférieures.

En Suisse, la limite entre les deux flores méditerranéenne et silvatique est plus tranchée qu'en France, où ces flores se pénètrent sur une plus grande étendue. Dans notre pays, leur séparation est formée par plusieurs chaînes de hautes montagnes qui portent des glaces et des neiges persistantes: ce qui explique pourquoi un petit nombre seulement d'espèces méditerranéennes se retrouvent au nord des Alpes.

Dans ma monographie des Mousses de Lavaux (1922) j'ai montré quel parti on pouvait tirer de l'étude des muscinées pour la phytogéographie de contrées où la flore phanérogamique autochtone a été à peu près complètement éliminée par la culture intensive de la vigne. Je me bornerai ici à citer quelques-unes des conclusions de ce travail.

L'élément xérophile représente la moitié, l'élément thermophile le quart environ, les mousses héliophiles le cinquième des espèces de Lavaux.

La grande majorité (70 %) de ces mousses sont des saxicoles.

Au point de vue phénologique, les mousses fructifiées représentent environ la moitié des espèces; près du 50 % sont à maturation vernale.

Le 18 % des espèces sont propres aux régions rhodanienne, rhénane et insubrienne, et *pro parte* à la région des lacs du Plateau suisse.

Aux éléments méridional, atlantique et méditerranéen appartiennent la moitié des espèces de Lavaux.

Les mousses les plus remarquables de cette florule sont:

Fissidens Cyprius
Pottia Starkeana
Didymodon cordatus
Barbula vinealis v. *cylindrica*
Trichostomum Bambergeri
— *Ehrenbergii*
— *littorale*
Hyophila
Tortella sinuosa
Aloina aloides
Crossidium
Pachyneurum atrovirens
Dialytrichia
Syntrichia inermis
— *alpina* v. *inermis*
— *montana* v. *calva*
Schistidium brunnescens
Grimmia crinita
— *tergestinoides*
— *orbicularis*
Bryum murale
— *gemmiparum*
— *torquescens*
Philonotis laxa
Leptodon (Pl. XIV, 2)
Pseudoleskeella tectorum
Cylindrothecium Schleicheri
Homalotheyium fallax
— *Philippeanum*
Eurynchium striatulum
Rhynchostegiella curviseta v. *littoralis*

La contrée comprise entre Lausanne et Nyon (La Côte) possède, elle aussi, quelques espèces caractéristiques telles que:

Didymodon ligulifolius
Tortella caespitosa
Pleurochaete
Bryum versicolor
— *atropurpureum*
Bryum torquescens f. *terrestris*
Rhynchostegium megapolitanum
— *rotundifolium*
Hygroamblystegium fluviatile

Le *Tortella* qui, en Suisse, paraît être localisé à La Côte, habite les contrées tempérées chaudes de l'Europe et de l'Amérique du N., ainsi que les tropiques du Nouveau Monde.

Enfin, à Genève et aux environs (Jura et Alpes lémaniennes), se retrouvent bon nombre de mousses thermophiles méridionales telles que:

Weisia crispata
Pottia Starkeana
Trichostomum caespitosum
Tortella sinuosa
Barbula vinealis
Aloina aloides
Crossidium griseum
Syntrichia inermis
Grimmia leucophaea
Zygodon Forsteri
Orthotrichum Sardagnanum
Funaria calcarea
Bryum torquescens
Mnium hornum (Pl. XIX, 1)
Fontinalis seriata
Leptodon (Pl. XIV, 2)
Fabronia pusilla
Pseudoleskea tectorum
Eurynchium Stokesii, etc.

Il est remarquable de voir apparaître dans le Rhône ou ses affluents (Aire, Serine) *Fontinalis seriata*, *Fissidens rufulus*, *F. Mildeanus* qui font défaut en amont: et aussi de retrouver, dans cette partie des Alpes lémanniennes, des représentants de l'élément atlantique, tels que *Dicranum spurium* et *Mnium hornum*, dont nous avons constaté la présence dans la région insubrienne.[1]

Synécologie. Il y a lieu, tout d'abord, de noter la rareté et le peu de développement, dans la région rhodanienne, des sociétés de mousses hydrophiles des marais: les sagnes y font défaut dans les zones inférieures. Les sphaignes du groupe *Cymbifolium* paraissent localisés aux vallées de la chaîne pennine (marais de Champex p. ex.).

J'ai donné (p. 269, 270) une liste des actémorphoses du Léman.

Les sociétés de la forêt de pins sont représentées par l'exemple cité à p. 230 (Ardon), la forêt de châtaignier à p. 224 (St-Gingolph), le buxaie de St-Maurice p. 236.

[1] Consulter à ce sujet les publications bryologiques de A. Guinet, en particulier la plus récente: Catalogue des Mousses de la chaîne du Mont Salève (Candollea 1925).

Comme exemple des sociétés qui se rencontrent sur les vieux ceps de vigne, voici un relevé fait à Villeneuve (450 m.):

Leucodon sciuroides 2×5	*Homalothecium Philippeanum* 1
Anomodon viticulosus 5	— *sericeum* 1
Bryum caespiticum 2	*Barbula unguiculata*
Leskea polycarpa 1	

Sociétés des champs et prairies: Lausanne 500 m.: champ de trèfle:

Bryum erythrocarpum 5[1]	*Barbula unguiculata* 3
Pottia intermedia 3	*Phascum cuspidatum* 2

Pour la vâque ou garide rocheuse, exemples pp. 239 et seq. Dans la garide de Sciez, R. CHODAT a observé autour des troncs du buis:

Thuidium abietinum	*Neckera crispa*
Hypnum cupressiforme	*Bryum roseum*

Pour les gypses de Granges et d'Ollon, exemples p. 240. Pour la psammée à Brigue et à Lavey, p. 248, 249.

Dans la «tanna» des Follaterres, H. GAMS a relevé:

Brachythecium collinum (localité originale où SCHLEICHER découvrit cette mousse).

Thamnium alopecurum, Rhynchostegiella pallidirostra, avec *Gymnogramme leptophylla.*[2]

Statistique des mousses caractéristiques de la région rhodanienne

1° Formule histologique:		(Suisse)
Microdictyées	70 %	(42,3)
Sténodictyées	13	(39,9)
Eurydictyées	17	(17,8)

La prédominance des microdictyées est plus fortement accusée encore que pour la région insubrienne. La proportion des sténodictyées est trois fois plus faible environ que celle pour l'ensemble du territoire suisse, tandis que la proportion des eurydictyées n'est pas augmentée ni diminuée.

2° Edaphisme chimique		(Suisse)
calcifuges	9,3%	(41,5)
calciphiles	63,0	(27,4)
indifférentes	27,7	(31,1)

[1] Fécondation des archégones en automne; les jeunes sporogones périssent ordinairement par le gel en hiver; ceux qui échappent mûrissent en mai—juin.

[2] Pour la cremnée erratique d'Orsières et de Colombey, exemples p. 196; pour celles de Bovernier, et du Pas de la Crottaz pp. 186 et 189, le poudingue de Lavaux p. 189; les murs du vignoble à Lavaux p. 200.

Prédominance considérable des calciphiles-basiphiles; rareté des calcifuges-acidophiles et neutrophiles.

3° Répansion européenne:		(Suisse)
Elément boréal médial	13,0 %	(51,9)
méridional	42,5	(13,7)
atlantique et méditerranéen	44,5	(34,4)

Les éléments méridional et atlantique-méditerranéen sont en proportions presque égales. La proportion des espèces atlantiques proprement dites (euatlantiques et euryatlantiques) est faible.

A titre documentaire, je rappellerai quelques-unes des données statistiques concernant les mousses du vignoble de Lavaux (AMANN 1922).

Espèces observées à Lavaux 150 (16,8 % des espèces suisses)
Genres représentés à Lavaux 66 (36,0 % des genres suisses)
Quotient spécifique 2,24 (Suisse 4,85)
Acrocarpes 62,8 %, fréquence moyenne 2,35, masse moyenne 7,65
Pleurocarpes 37,2 %, » » 2,17, » » 7,16
(Fréquence évaluée de 1 à 5 multipliée par quantité [1 à 5] = masse.)

Formule histologique:	Microdictyées	56,7 %	(Suisse	42,3 %)
	Sténodictyées	31,1	»	39,9
	Eurydictyées	12,2	»	17,8
Thermophilie:	Espèces thermophiles	26,2 %	(Suisse	15 %)
	mésothermophiles	73,8	»	70
Photophilie:	Espèces héliophiles	19,0 %	(Suisse	14 %)
	photophiles	68,8	»	60
	sciaphiles	12,2	»	25
Hygrophilie:	Espèces aquatiques et hydrophiles	14,8 %	(Suisse	21 %)
	hygrophiles	37,2	»	43
	xérophiles	48,0	»	36
Chimisme:	Espèces calciphiles-basiphiles	60,8 %	(Suisse	27,4 %)
	calcifuges-oxy- et neutrophiles	2,0	»	41,5
	indifférentes	37,2	»	31,1
Phénologie:	Espèces hivernales	23,7 %		
	vernales	48,6		
	estivales	11,9		
	automnales	15,8		
Répansion européenne:	Espèces cosmopolites	14,9 %	(Suisse	11,0 %)
	boréales médiales	50,6	»	28,0
	méridionales	14,9	»	7,5
	atlantiques et méditerranéennes	19,6	»	18,5

Région rhénane

La vallée du Rhin, dans sa partie suisse, comprend deux sous-régions bien distinctes au point de vue de la flore bryologique: d'une part, la partie grisonne de la vallée (en aval d'Ilanz pour le Rhin antérieur et de Thusis pour le Rhin postérieur), puis le Rheintal st-gallois jusqu'au Bodan;[1] d'autre part, le cours et la rive du Rhin dès ce lac jusqu'à sa sortie du territoire suisse près de Bâle.

Le climat de toute cette région est relativement doux et sec.

Coire a une température moyenne annuelle de 8,4° et une quantité moyenne annuelle de pluie de 828 mm.; la vigne et le noyer y prospèrent: on y rencontre même quelques châtaigniers. Le Rheintal a 110 à 120 cm. de pluie annuelle, Schaffhouse 87 cm. Pour Bâle, la température moyenne est de 9,43, la somme des précipitations athmosphériques est de 83,7 cm. par an, dont 15 % en hiver (saison sèche), 24 % au printemps, 34 % en été et 27 % en automne.

La topographie de la région rhénane est assez uniforme: vallée disposée de l'O. à l'E. abritée des vents du N. et exposée au foehn jusqu'à Coire. Puis plus large et ouverte dans la direction S-N. Du Bodan à Bâle, le cours du Rhin est de l'E. à l'O., abrité par la Forêt-Noire des vents froids et secs du N. et du NE.

L'altitude du talweg s'abaisse de 718 m. à Ilanz, 600 m. à Coire, 392 m. à Schaffhouse, à 245 m. à Bâle.

Les conditions édaphiques-pétrographiques sont très uniformes elles aussi: le gravier en couche épaisse, dans lequel le cours du Rhin est creusé, est partout plus ou moins calcaire, de même que les roches riveraines, à l'exception, toutefois, des rochers de granit et de gneiss de Laufenburg, et de ceux entre Etzgen et Schwaderloch, vis-à-vis de Hauenstein, avancements du massif siliceux de la Forêt-Noire, qui présentent une florule silicicole (Grimmiacées du Schwarzwald).

Sur la rive gauche du Rhin, entre Rheinau et Ryburg, E. Steiger a observé une colonie erratique de mousses alpines: *Myurella julacea*, *Timmia norvegica*, *Dicranum flagellare*, etc.

L'eau du Rhin est nettement alcaline par sa teneur en $CaCO_3$.

Jusqu'à son embouchure dans le Bodan, cette eau est chargée généralement de limon et de sable: la végétation des mousses fluviales y est peu développée. Après la sortie du fleuve du grand bassin de sédimentation qu'est le Bodan, les mousses fluviales aquatiques et amphibies, habituellement immergées ou fréquemment submergées,

---

[1] Les mousses du Rheintal n'ont pas encore été étudiées.

Comme pour la région rhodanienne, nous ne considérons ici que les mousses des zones inférieures, celles des zones supérieures appartenant à la flore des Alpes.

deviennent abondantes dans l'eau débarrassée du limon et du gravier, ceci surtout dans les parties rapides bien aérées: chute du Rhin, rapides de Laufenburg, de Rheinfelden, etc.

Les mousses caractéristiques de la région rhénane appartiennent à deux catégories bien différentes.

D'une part celles du vignoble rhénan grison, st-gallois, schaffhousois et bâlois, espèces thermophiles communes aux régions rhodanienne et insubrienne, moins répandues toutefois, en quantité et en fréquence moindres.

Telles sont p. ex.:

Phascum curvicollum
Acaulon triquetrum
Mildeella
Hymenostomum tortile
Pottia Starkeana
Pterygoneurum cavifolium
Didymodon cordatus
Trichostomum pallidisetum
Syntrichia laevipila v. *pagorum*
— *latifolia* (v. *perfragilis*)
Grimmia anodon
— *crinita*
— *orbicularis*
— *leucophaea*
Funaria calcarea
Pyramidula
Cryphaea heteromalla
Pseudoleskea tectorum
Homalothecium Philippeanum
Rhynchostegiella tenella

Les deux espèces les plus remarquables sont les types méditerranéens et atlantiques *Trichostomum pallidisetum* des environs de Coire, et *Cryphaea* indiqué par JÄGER près de Rheineck à l'état stérile, puis le *Syntrichia latifolia* dont la seule station suisse connue au nord des Alpes jusqu'ici a été découverte par E. STEIGER sur un mur à Wallbach près Rheinfelden.

D'autre part, nous trouvons dans la vallée du Rhin, du Bodan à Bâle, des mousses caractéristiques représentant l'élément éclectique de la région rhénane. Ce sont, d'après E. STEIGER qui a étudié cette florule du Rhin (E. STEIGER 1921 et 1922) et mes propres observations:

a) les mousses fluviales saxicoles vivant immergées dans le lit du Rhin:

Fissidens rivularis
— *crassipes*
— *Mildeanus*
— *rufulus*
— *grandifrons*
Trichostomum Baurianum
Cinclidotus aquaticus v. *gracilis*
— *riparius* v. *funalis*
Cinclidotus fontinaloides
— *danubicus* (Pl. V, 1)
Fontinalis gracilis (Pl. X, 1)
Climacium v. *fluitans* (Pl. V, 2)
Brachythecium rivulare v.
— *cataractarum*
Amblystegium irriguum, etc.

b) les mousses de la zone littorale, sur les rochers et les blocs ou sur le limon et le sable du rivage:

Gymnostomum calcareum
Pleuridium nitidum
Hymenostomum squarrosum
Didymodon cordatus
— *luridus*
Barbula Hornschuchiana
Hyophila
Trichostomum cylindricum
— *crispulum*
— *Ehrenbergii*
Dialytrichia
Bryum turbinatum v. *riparium*[1]
— *neodamense* v. *squarrosum*
— *versicolor*
— *argenteum* v. *cuspidatum*
— *Gerwigii*
— *Geheebii*
— *torquescens*
Rhynchostegiella Teesdalei

Les *Bryum Gerwigii* et *Geheebii* doivent être regardés comme des endémismes rhénans. *Trichostomum Ehrenbergii*, découvert au Sinaï par EHRENBERG, est une mousse franchement méditerranéenne, habitant la Provence, l'Emilie, avec une variété en Algérie. Il a été trouvé sur deux points de notre territoire: au bord du Rhin et à Lavaux.

Le groupe des Fissidens est intéressant au point de vue géographique; *F. crassipes* habite l'Europe centrale et méridionale, ainsi que l'Algérie. *F. Mildeanus*, disséminé dans l'Europe centrale de Baden et Bavière jusqu'au Tyrol et à l'Autriche supérieure, appartient à l'élément européen, de même que *F. rivularis* (Luxembourg, Pyrénées, Ténériffe). *F. rufulus* a une dispersion européenne analogue, s'étendant jusqu'en Moravie d'une part, à la Provence et à l'Angleterre orientale d'autre part. Il se retrouve dans les Etats d'Orégon, d'Idaho et en Californie de l'Amérique du N.

Le *F. grandifrons*, représentant du sous-genre oligotypique *Pachyfissidens*, habite, en Europe, la vallée du Rhin, la France occidentale et centrale, les Pyrénées, et l'Asturie. Il se trouve en outre en Algérie ainsi qu'au Tibet occidental et dans la partie NO. de l'Himalaya (où il fructifie), puis en Amérique du N. Les autres espèces ou sous-espèces du même groupe habitent la Chine. *F. grandifrons* est un exemple typique d'espèce originaire de l'Asie centrale, immigrée en Europe (H. GAMS 1925). En Suisse, il remonte le cours de l'Aar jusqu'au lac de Neuchâtel.

Dans sa monographie des mousses de la Rheinhalde, à Bâle, E. STEIGER (1922) compte 86 espèces appartenant à 43 genres. Il relève le manque des grandes Hypnacées. Les 56 espèces terrestres se répartissent comme suit:

xérophiles	26	hygrophile	1
mésophiles	16	hydrophile	1
méso-xérophiles	10	sciaphile	1
		mésophile-sciaphile	1

[1] Qui a été confondu avec *B. gemmiparum*.

Et, en ce qui concerne l'édaphisme chimique:

indifférentes 28, calciphiles 26, calciphiles préférentes 10, plus ou moins calcifuges 3.

Région du Plateau suisse

Le Plateau suisse, compris entre le Jura et les Alpes, de Genève au Bodan, avec ses 11.125 km², représente le 30 % environ de la superficie totale de notre pays (Brockmann-Jerosch 1925, p. 25).

Il comprend, au point de vue de sa flore bryologique, trois sous-régions: celles des lacs, des collines et des Préalpes.

Climat mésothermique au sens de Köppen (Warming 1918, p. 48: température moyenne du mois le plus froid inférieure à 16°, mais pas longtemps au-dessous de 0°).

Température moyenne annuelle:

Genève	(405 m.)	9,5	Lucerne	(451 m.)	8,5
Neuchâtel	(488 m.)	8,85	Zurich	(470 m.)	8,6
Berne	(572 m.)	8,1	St-Gall	(703 m.)	7,2
Bâle	(278 m.)	9,4			

Précipitation atmosphérique comprise entre 900 et 1500 mm. annuellement. La pluie augmente, d'une part, en remontant le Plateau vers le NE, d'autre part, à proximité des Alpes:

Lacs de Neuchâtel et de Bienne, rive occidentale 900 mm.

Gros de Vaud, pied du Jura jusqu'à Schaffhouse 900—1100 mm.

Argovie 1000 à 1200, Zurich, Thurgovie, St-Gall 1000—1500 mm.

Napf 1400, Righi, Speer 1600 mm.

Les vents dominants sont le SO. doux et humide et le NO. froid et sec.

La topographie du Plateau peut être décrite en quelques lignes: pays de collines sillonné par les cours d'eau tributaires du Rhin; une vingtaine de lacs grands, moyens et petits, quelques marais d'étendue médiocre ou réduite.

Altitudes:

Genève	405 m.	Aarau	388 m.
Orbe	447	Baden	359
Jorat	932	Kaiserstuhl	332
Lac de Neuchâtel	433	Eglisau	337
Lac de Bienne	432	Schaffhouse	390
Soleure	435	Einsiedeln	784—910
Olten	402		

La pétrographie du Plateau est relativement simple, dépôts ter-

tiaires miocéniques et oligocéniques consistant en mollasse et conglomérats (poudingues) avec des apports alluvionnaires provenant de toutes les parties des Alpes. Les mollasses lacustres supérieure et inférieure, ainsi que les poudingues, sont tous plus ou moins calcaires. La mollasse marine supérieure de l'étage helvétien, de même que la mollasse rouge de l'étage aquitanien et les marnes et argiles glaciaires représentent souvent des terrains achaliciques (comme p. ex. la mollasse du Hohe Rone (pH = 7,1, avec absence de $CaCO_3$!). Les blocs erratiques de roches cristallines achaliciques, encore assez nombreux, ont une florule spéciale.

Le relèvement des couches des dépôts tertiaires adjacents aux Alpes donne naissance aux Préalpes dont les collines et sommités atteignent des altitudes comprises entre 1000 et 2000 m.:

Jorat	932 m.	Rossberg	1583 m.
Gibloux	1212	Zugerberg	1169
Giebelegg	1130	Hohe Rone	1209
Napf	1411	Etzel	1101
Righi	1800	Hirzli	1644
Speer	1954	Hörnli	1136
Gäbris	1953		

appartenant aux quatre massifs Vevey-Palézieux, Napf, Righi, Rossberg-Hohe Rone, et Speer-Hörnli, dont la roche est une nagelfluh, poudingue tertiaire, formée par des graviers d'origine alpine, agglomérés par un ciment calcaire, et qui appartient aux trois étages de la mollasse.

Sous-région des lacs

La *sous-région des lacs du Plateau suisse* comprend ceux grands et moyens: Léman, de Neuchâtel, de Bienne, de Thoune, de Brienz, de Zurich, de Zoug, de Lowerz, des Quatre-Cantons, le Wallensee et le Bodan. La superficie des lacs du Plateau suisse (en ne considérant que la partie suisse du Léman et du Bodan) est, d'après le Dictionnaire géographique, de 1050 km^2.

Les mousses lacustres aquatiques et celles des rivages bénéficient des conditions climatériques spéciales dues aux grandes nappes d'eau, qui représentent des accumulateurs et des régulateurs thermiques, dont l'effet est surtout d'atténuer les températures extrêmes.[1]

[1] Les minima absolus sont, pour la sous-région des lacs, les suivants: Lac de Neuchâtel: Valeyres sous Rances —16,8; Neuchâtel —16,9; Lac des Quatre Cantons: Gersau —13,8; Lucerne —17,8; Sarnen —16,6; Schwyz —16,5; Altdorf —15,4; Lac de Zurich: Zurich —18,2; Wald —19,6; Bodan: Kreuzlingen —17,7.

Puis, pour le lac de Thoune et celui des Quatre-Cantons, surtout, au foehn, vecteur de chaleur et d'humidité.

Des mousses aquatiques caractéristiques il faut mentionner:

Hyophila riparia, l'un des deux représentants européens du genre (comprenant 104 espèces répandues dans les contrées tropicales), et qui habite la Suisse, le Vorarlberg, l'Italie et l'Amérique du N. A la faveur du climat doux et humide, il s'élève sur les pentes du Righi jusqu'à 950 m.

Fissidens grandifrons du Lac de Neuchâtel, vivant sur les blocs erratiques inondés et sur le bois silicifié de barques submergées à 1½ à 2 m. sous le niveau moyen, près St-Blaise, est sans doute remonté du Rhin par l'Aar.

Puis un certain nombre de races ou variétés particulières, pour la plupart biomorphoses spéciales aux lacs suisses, dont la plus remarquable est le *Thamnium Lemani* qui vit à 60 m. de profondeur sur les blocs de la moraine devant Yvoire (Pl. XXIX, 2).

A mentionner encore: *Brachythecium rivulare* v. *lacustre* du Léman, à 30 m. de profondeur, *Fissidens crassipes* v. *lacustris*, *Hymenostylium curvirostre* v. *riparium* rhéomorphose produite par les vagues déferlantes, *Bryum gemmiparum* dont la présence semble dépendre de celle du guano des oiseaux aquatiques et spécialement des mouettes. Enfin, *Gyroweisia tenuis* v. *lacustris* sur les pierres immergées dans le Bodan, *G. tenuis* var. *compacta* de La Côte, *Didymodon ligulifolius*, *D. riparius*, *Trichostomum litorale*, *Hygroamblystegium irriguum* var. *lacustre*, *H. hygrophilum* v. *lanatum* du Bodan, etc.

Caractéristiques pour les rives des lacs sont ensuite un certain nombre de mousses thermophiles appartenant aux éléments atlantique, méditerranéen et méridional dont la présence dépend du climat spécial de cette sous-région; les principales sont:

1° de l'élément méditerranéen:

Trochobryum
Pottia Starkeana
Didymodon ligulifolius
Pleurochaete
Syntrichia inermis
Grimmia crinita
Funaria mediterranea
Bryum torquescens
— *murale*
Leptodon (Pl. XIV, 2)
Rhynchostegiella tenella
Rhynchostegium rotundifolium

2° du groupe méridional-européen:

Gymnostomum calcareum
Trichostomum crispulum
Barbula revoluta
— *gracilis*
— *Hornschuchiana*
Tortella caespitosa
Tortula atrovirens
Syntrichia alpina inermis
Aloina aloides
Schistidium brunnescens
Grimmia orbicularis

3° du groupe atlantique et atlantique-méditerranéen:

Fissidens crassipes
Barbula sinuosa
Dialytrichia
Zygodon gracilis (Pl. XXXI, 3)
Funaria dentata
Breutelia (Pl. III, 1)
Bryum versicolor
— *Haistii*
Philonotis laxa
Pterogonium
Eurhynchium striatulum
Rhynchostegiella curviseta

Le *Trochobryum,* découvert en 1882 sur les roches calcaires du Karst, en Carniole, a été retrouvé, à l'état stérile, en 1885, par J. WEBER, sur la molasse près Stäfa, au lac de Zurich; il n'a pas été observé ailleurs jusqu'ici.

Le *Breutelia* qui, en Suisse, est localisé sur les coteaux riverains du Lac des Quatre-Cantons et du Lowerzersee, est un type euatlantique bien caractérisé. L'ère de dispersion du seul représentant européen de ce genre des hautes montagnes des tropiques et de l'hémisphère australe, comprend la Grande Bretagne, les Färöern, la Norvège (jusqu'à 62° 44′ lat. N.), la Westfalie, la Suisse, les Pyrénées et la Corse.

C'est sans doute à l'influence combinée du climat lacustre et du fœhn qu'il faut attribuer la présence, chez nous, de ce type très probablement préglaciaire.

Le *Bryum Haistii* de Cressier au lac de Neuchâtel, que l'on a cru longtemps un endémisme suisse, a été retrouvé, en Portugal, par DIXON.

L'exploration bryogéographique des rives et rivages de nos lacs, grands et moyens, au N des Alpes, donnera des résultats fort intéressants. Les belles découvertes de J. WEBER au Lac de Zurich *(Hyophila, Trochobryum,* etc.) en donnent la certitude.

Il en sera de même pour la flore muscinale des rives de nos grands cours d'eau, de celles du Rhin en particulier, dont l'étude a été si bien commencée par notre ami regretté, le Dr. E. STEIGER.

Dans ce domaine aussi, ce qui a été fait est peu de chose relativement à ce qui reste à faire.

Sous-région des collines

Chacune des formations végétales du Plateau: forêt, brousse et garide, cultures, cremnée et marais, comprend des sociétés de mousses particulières. La végétation originale de cette partie de notre pays a été profondément modifiée par la culture; en maintes localités cependant, on retrouve des restes des sociétés qui ont habité les formations primitives et ont pu persister dans des stations non modifiées, d'étendue restreinte; tels sont p. ex. les types atlantiques *Mnium hornum* et *Aulacomnium androgynum,* de la hêtraie.

La grande majorité des espèces de la flore du Plateau suisse se retrouvent dans les zones inférieures des vallées des Alpes et du Jura: elles appartiennent aux éléments central-européen et nordique.

En fait de mousses spéciales au Plateau, et qui paraissent faire défaut à la chaîne des Alpes, on peut citer:

Sphagnum balticum
— *parvifolium*
— *fimbriatum*
— *papillosum*
Archidium
Phascum mitraeforme
Pleuridium alternifolium
— *nitidum*
Sporledera
Weisia rutilans
Dicranella rufescens
Fissidens incurvus
— *pusillus*
— *exilis*
— *crassipes*
Ditrichum pallidum
Pottia minutula
Trichostomum Bambergeri
Grimmia trichophylla
Ulota Drummondii
Orthotrichum Schimperi
— *Rogeri*
Entosthodon ericetorum
Physcomitrium sphaericum
— *eurystomum*
Splachnum ampullaceum
Pohlia bulbifera
Mnium hornum
Aulacomnium androgynum
Meesea longiseta
Catharinea tenella
Buxbaumia aphylla
Anomodon apiculatus
Eurhynchium velutinoides
Amblystegium hygrophilum
Chrysohypnum elodes
Drepanocladus pseudofluitans
— *hamifolius*
Hygrohypnum subenerve
Calliergon turgescens (Pl. XVI, 2)

Les espèces thermophiles habitent principalement la zone de la vigne au pied de la chaîne du Jura.

Les forêts occupent une superficie considérable, principalement sur les grès de la Suisse occidentale. La hêtraie autochtone a été refoulée en partie par la plantation de l'épicéa: il en est résulté une diminution des mousses du type atlantique accompagnant le hêtre, et un développement relativement considérable de celles boréales et nordiques de la conisilve.

J'ai donné précédemment (p. 223—228) des relevés de sociétés de mousses de la forêt du Plateau suisse.

Il faut noter, à ce propos, la localisation remarquable de *Mnium spinulosum*, fréquent (de 600 à 1000 m.) dans les forêts du Gibloux et du Jorat, très rare ou nul ailleurs sur le Plateau, disséminé dans les Alpes (zone subalpine); sa station est sur l'humus produit par la décomposition des aiguilles de conifères. En Europe, il habite les montagnes de l'Allemagne moyenne et méridionale, des Sudètes en Thuringe (300—1200 m.), et se retrouve dans les Pyrénées et l'Asturie; puis au Caucase occidental et, en Amérique septentrionale, du Nouveau Brunswick à l'Ohio. Il appartient au groupe boréal-oriental et représente probablement un reliquat arco-tertiaire.

Les types méridionaux thermophiles du vignoble neuchâtelois, qui s'observent jusque dans la garide de Bienne, doivent être considérés comme provenant de la vallée du Rhône au même titre que ceux de la chaîne du Jura.

Les mousses messicoles, et spécialement les petites cleistocarpes: *Ephemerum, Ephemerella, Physcomitrella*, etc. des prairies et champs argileux, ne se trouvent guère que dans les zones inférieures du Plateau, et sont très rares et exceptionnelles dans les autres régions.

De celles des différentes formations végétales du Plateau suisse, ce sont les sociétés de mousses saxicoles de la cremnée silvatique, vivant sur les parois ombragées des grès de la mollasse, dans la forêt (relevés à p. 256) qui sont surtout caractéristiques pour la région.

Ces mousses, en grande majorité des hygrophiles sciaphiles, dont l'aire de dispersion, en Suisse, a son centre sur le Plateau, appartiennent, pour la plupart, à l'élément central européen.

Parmi celles qui se retrouvent sporadiquement dans les Alpes, mais sont fréquentes et bien développées sur le Plateau, il faut mentionner: *Gyroweisia tenuis, Seligeria Doniana, S. pusilla, Amblystegium confervoides, A. subtile*, etc.

L'élément atlantique est représenté par: *Trichostomum mutabile, Seligeria recurvata, Brachyodus, Campylosteleum, Dryptodon patens, Tetrodontium, Mnium hornum, Pogonatum nanum, Diphyscium, Neckera crispa, Homalia, Homalothecium Philippeanum, Camptothecium lutescens, Eurynchium striatum, E. striatulum, Thamnium, Isopterygium elegans, I. depressum, Hylocomium brevirostre, H. loreum.*

Caractéristique pour les grès du flysch et de la mollasse tertiaire, dans les stations bien ombragées, est, par exemple, la *Séligériaie neutrophile* comprenant de petites acrocarpes, toutes bien fructifiées: *Seligeria recurvata, S. pusilla, Fissidens pusillus, Campylosteleum saxicola, Brachyodus trichodes*, avec *Martinellia umbrosa, Marsupella* spp., etc.

Les espèces du groupe méridional européen sont peu nombreuses: *Eucladium, Didymodon tophaceus, Trichostomum crispulum, T. viridulum, Syntrichia montana, Grimmia trichophylla, Mniobryum carneum, Homalothecium sericeum, Cylindrothecium concinnum, Eurynchium crassinervium*, sont les principales.

Au groupe boréal-alpin appartiennent: *Stylostegium, Oncophorus virens, Mnium orthorrynchum* (Pl. XX, 1), *Bartramia ithyphylla, Plagiopus, Leskea catenulata, Pseudoleskea tectorum, Heterocladium heteropterum* (Pl. IX, 2), *Orthothecium intricatum* (Pl. XXIII, 2), *Amblystegium Sprucei, Drepanium recurvatum*, etc.

La florule des blocs erratiques siliceux et calcaires (qui deviennent toujours plus rares sur le Plateau) a été étudiée précédemment (p. 271). J'ai donné (p. 175) des indications concernant les colonies erratiques de mousses de la zone alpine qui se retrouvent dans quelques localités du Plateau suisse.

Les marais

C'est dans les vallons du Jura et dans les parties du Plateau adjacentes aux Alpes que se trouvent les marais et tourbières les plus nombreux et les plus étendus de notre pays. Ceux, nombreux aussi, sur les dépôts erratiques du Plateau, comme p. ex. le Seeland, la plaine de l'Orbe, etc., autrefois étendus, ont été considérablement réduits par le drainage et la culture, qui en ont fait disparaître la végétation primitive. De ceux qui restent, beaucoup sont exposés à disparaître dans un avenir prochain.[1]

La plupart des mousses arctiques-alpines qui habitaient et habitent encore ces marais sont en diminution constante ou ont déjà disparu.

Ainsi que dans celles de l'Allemagne du Sud, les précipitations atmosphériques dans les sagnes de la Suisse, dépassent annuellement 90 cm.; l'humidité relative et la nébulosité sont supérieures à 80 % et aux six dixièmes du ciel. Le minimum absolu est, pour Einsiedeln, — 24,9.

Nous étudierons la flore des sagnes à propos des grandes tourbières du Jura, où elle atteint, en Suisse, son maximum de développement. Pour les sociétés des mousses des marais, je renvoie aux relevés donnés à p. 285 et suivantes.

La florule des étangs de Gattikon (p. 251) est caracteristique pour les stations analogues du Plateau.

Dans les Préalpes et les massifs de nagelfluh tertiaire et du flysch, la flore bryologique (du reste encore peu étudiée) présente un mélange de mousses du Plateau et de celles des Alpes. Comme c'est le cas dans le Jura, on remarque, dans ces montagnes, une dépression générale des limites inférieures des mousses des zones alpine et subalpine, qui peut atteindre quelques centaines de mètres. Au Righi et au Speer, p. ex., la florule acro-pariétale est celle des sommités des Alpes calcaires dont l'altitude est de 200 à 400 m. plus élevée.

---

[1] C'est le cas p. ex pour une partie importante des tourbières d'Einsiedeln, menacées par la création du bassin d'accumulation de la Sihl.

Le Jura

La chaîne du Jura suisse, qui s'étend de la Dôle (Vaud), au Regensberg zurichois sur une longueur de 216 km., occupe une superficie de 3234 km², dont 1149 km² pour la partie au N. d'Olten, ce qui représente le 11,4 % de celle du territoire de la Suisse (Dict. géogr.).

L'altitude des crêtes est comprise entre 863 et 1680 m. au Mont Tendre, point le plus élevé du Jura suisse (le point culminant du Jura, au Reculet, 1720 m., est sur territoire français).

Les collines du Jura tabulaire qui continuent au NE. le Haut-Jura, s'abaissent graduellement jusqu'au niveau du Plateau suisse.

La tectonique particulière de la chaîne du Jura, composée de chaînons longitudinaux parallèles à sa direction générale SO.-NE., séparés par des vallées, vallons et vaux de même direction, le flanc oriental des chaînons tombant abruptement, tandis que l'occidental forme un talus à pente atténuée, donne un caractère très spécial à cette région, et la différencie notablement de la partie jurassique des Alpes. Les combes, bassins fermés des plateaux supérieurs, avec lacs et tourbières, bordés de crêtes de rochers abrupts, de pâturages et d'éboulis, ainsi que les cluses, gorges étroites et profondes qui coupent transversalement la chaîne, sont de même caractéristiques pour le Jura.

A ces caractères généraux correspondent des particularités notables de la flore muscinale. Comme le dit C. Meylan (1905, p. 48): «Par suite de sa structure, ou, si l'on veut, de sa tectonique, le versant E. du Jura est forcément très sec, et la flore bryologique qu'il nourrit prend en effet un caractère xérophile fortement accusé.

Cette flore est d'ailleurs peu développée; sur d'assez grands espaces il n'y a qu'une faible végétation muscinale, et son caractère xérophile lui donne une assez grande monotonie, coupée seulement ici et là par quelques ravins et vallons plus ou moins encaissés et permettant à un certain nombre d'espèces aimant l'ombre et la fraîcheur de s'y établir. Si, remontant sur l'arête de la haute chaîne, nous parcourons maintenant le flanc O. du Jura, nous voyons des pentes fraîches couvertes de forêts profondes, offrant à une riche flore bryologique des stations variées; des combes humides au fond desquelles d'innombrables tourbières ont pu se développer; des parois fraîches ou humides tapissées de nombreuses espèces de mousses inconnues sur l'autre versant de la chaîne.»

Par suite de sa direction parallèle à celle des vents dominants, le Jura a un climat plus froid que d'autres chaînes de montagnes de notre pays. Mais, d'autre part, à son pied, près des lacs et des rives

de l'Aar, sa zone inférieure est l'une des plus chaudes de la Suisse, spécialement dans les stations abritées par les parois de rochers à orientation méridionale. La vigne est cultivée d'Orbe à Bienne, jusqu'à 300—450 m.

Comme moyennes annuelles de la température je rappellerai celles de: Le Sentier (1024 m.) 4,8°, Ste-Croix (1092 m.) 6,20°, Chaumont (1152 m.) 5,73°, La Brévine (1080 m.) 4,5°, Ponts de Martel (1023 m.) 5,96°, Chaux-de-Fonds (900 m.) 6,0°.[1] A Ste-Croix, le minimum absolu moyen est — 19,0°.

L'abaissement local de la température, due à la stagnation de l'air dans les cuvettes et bassins fermés, par temps calme, peut être très notable, ceci surtout au contact du sol. C'est ce qui explique les minima hivernaux relativement très bas de la Vallée de Joux, de la Brévine, etc.

Les crêtes du Jura ont de fortes précipitations annuelles: le Mont Risoux (1349 m.) 2070 mm., La Cure (1165 m.) 1690 mm., Le Sentier (1024 m.) 1540 mm., Ste-Croix (1094 m.) 1530 mm., Chaumont (1152 m.) 982 mm., Les Ponts (1023 m.) 1271 mm., Tête de Rang (1425 m.) 1299 mm., Chaux-de-Fonds (980 m.) 1429 mm., Brenets (850 m.) 1331 mm., St-Sulpice (760 m.) 1461 mm. Pour les zones supérieures du Jura méridional, on peut admettre 1750 mm., pour le Jura moyen 1200 mm., et pour le Jura bâlois 920 mm.

A Chaumont, l'eau tombée annuellement se répartit comme suit: hiver 167 mm., printemps 222 mm., été 318 mm., automne 265 mm.

Les roches calcaires du Jura, très perméables et très fissurées, sont un substrat très sec pour les mousses. Généralement parlant, on peut dire que la couche atmosphérique en contact avec le sol est très peu humide sur les rochers. Le lias, moins sec et moins perméable, ne forme, dans la chaîne, que des affleurements de peu d'étendue. Pour le Haut-Jura C. Meylan (1905) donne les proportions suivantes: xérophiles 27 %, hydrophiles 24 %, mésophiles 59 %.

Selon cet auteur (l. c., p. 45), la florule muscinale du néocomien, de l'argovien, du portlandien, ainsi que celle des marnes de l'aquitanien et du gault est nettement calciphile et pauvre en espèces, tandis que celle de l'aptien, du kimmeridgien et des marnes du séquanien, de l'oxfordien et du bathonien, ainsi que les grès et sables de la mollasse, à caractère moins exclusif, est plus variée et plus développée.

---

[1] Dans les zones élevées, la température des mois où la moyenne est inférieure à 0° n'importe guère pour la végétation des mousses, dont la plupart sont protégées par la neige. Il convient, par conséquent, de considérer plutôt les mois dont la température moyenne est au-dessus de 0°. Pour la Brévine, p. ex., nous avons 8° pour 8 mois, pour la Chaux-de-Fonds, 8,6° pour 9 mois, etc.

Les terrains décalcifiés, à florule calcifuge, sont d'ailleurs fréquents dans le Jura: l'helvétien et les marnes séquaniennes décalcifiées y forment des îlots de terrain siliceux assez fréquents. Les argiles de provenance glaciaire, dans la partie septentrionale surtout, sont parfois presque achaliciques (contenant 0,17—1,68 % $CaCO_3$).[1]

Les blocs erratiques siliceux, encore très nombreux dans le Jura, représentent aussi un substrat achalicique à florule calcifuge. C. Meylan (l. c., p. 52) donne les proportions suivantes pour les trois catégories de mousses du Jura: calciphiles 9 %, calcifuges 16 %, indifférentes et ubiquistes 25 %.[2]

Avec Thurmann, C. Meylan, P. Jaccard, etc., on peut distinguer, pour le Jura, les zones altitudinales suivantes:

zone inférieure, de 300 à 700 m., avec culture des céréales, du noyer, de la vigne, etc.;

zone moyenne ou montagneuse de 700 à 1300 m., avec forêt de hêtre de 400 à 900 m., puis d'épicéa, prairies et pâturages;

zone supérieure subalpine et alpine au-dessus de la limite de la forêt de conifères, qui se trouve à 1300 m. environ.

D'une manière générale, les limites inférieures des espèces alpines et subalpines sont plus marquées et mieux définies dans le Jura que dans les Alpes. D'autre part, on observe une ascension assez générale des mousses des zones inférieures.

Par contre, certaines espèces, dont le centre de gravité de répansion se trouve dans les zones subalpine et alpine, descendent, au pied du Jura, dans la zone des collines: tels sont p. ex. *Plagiopus* et *Dicranum Muehlenbeckii* à 450 m. au Mormont.

Caractéristique pour le Jura moyen est le hêtre buissonnant, qui s'élève au-dessus de la forêt jusqu'à 1300 m. environ. Sur le tronc et les branches de cet arbuste vivent des sociétés de mousses calcifuges composées de *Pterygynandrum filiforme, Lesquereuxia striata, Isothecium myurum, Dicranum Sauteri.*

Les zones supérieures du Jura présentent un mélange remarquable d'espèces des zones élevées et des zones basses, croissant côte à côte. C. Meylan (l. c., p. 47) donne comme exemple typique de ce

---

[1] Nulle part, dans le Jura suisse, je n'ai observé les sociétés de mousses calcifuges des argiles à chailles de l'oxfordien, si développées sur le versant occidental, dans la Haute-Saône p. ex.

[2] Les hépatiques silicicoles du Jura, sur l'humus, les dépôts siliceux glaciaires alpins, les sables quartzeux du burdigalien et de l'aptien, sont *Marsupella Funckii, Alicularia scalaris, A. geoscypha, Eucalyx hyalinus, Haplozia sphaerocarpa, Lophozia alpestris, L. confertifolia, L. bicrenata, Scapania subalpina, S. paludosa.*

fait la florule du Chasseron (1611 m.), où se trouvent, dans les parois N. de la cime, des espèces alpines telles que *Desmatodon obliquus*, *Encalypta commutata*, *E. longicolla*, *Bryum arcticum*, *Mnium hymenophylloides*, *Timmia norvegica*, *Drepanium Bambergeri*, *Cratoneuron subsulcatum* voisinant avec *Grimmia anodon*, *Neckera turgida*, *Eurynchium striatulum*, etc. (voir le relevé donné à p. 264).

Des mousses des zones inférieures qui, dans le Jura, s'élèvent très haut, il cite: *Acaulon muticum* 1400 m., *Ditrichum pallidum* 1150 m., *Pottia lanceolata* et *Barbula revoluta* 1100 m., *Crossidium griseum* 1480 m., *Grimmia tergestina* 1400 m., *Entosthodon ericetorum* 1400 m., *Pylaisia* 1400 m.[1]

Les espèces caractéristiques de la zone alpine du Jura sont d'après C. Meylan (l. c. et Rev. Bryol. 1921, p. 1):

Hymenostomum Meylani
Weisia Wimmeriana
Molendoa Sendtneriana
Oncophorus virens
— *Wahlenbergii*
Dicranum elongatum
Pottia latifolia
Distichium inclinatum
Desmatondon latifolius
— *systylius*
— *obliquus*
Orthotrichum juranum
Anomobryum concinnatum
Plagiobryum Zierii
Bryum arcticum
— *subrotundum*
— *argenteum* v. *juranum*
Timmia norvegica
Timmia comata
Syntrichia mucronifolia
Streblotrichum paludosum v. *Funkii*
Schistidium atrofuscum
— *teretinerve*
Encalypta longicolla
— *commutata*
— *apophysata*
Mnium hymenophylloides
Polytrichum juniperinum v. *alpinum*
Neckera jurassica (Pl. XXI, 1)
Myurella julacea
— *apiculata*
Orthothecium strictum (Pl. XXIII, 2)
Eurhynchium cirrosum
Cratoneuron sulcatum
Drepanium Bambergeri
Ctenidium procerrimum (Pl. VIII, 2)

A l'élément alpin proprement dit appartiennent 8 de ces espèces, soit le 23 % environ, à l'élément dizonal subalpin 17 espèces, soit le 50 % env.

Les autres espèces, au nombre de 10 (27 % env.) habitent, en Suisse, les trois zones supérieures moyenne, subalpine et alpine.

D'autre part, en ce qui concerne leur dispersion géographique européenne, près de 60 % de ces espèces caractéristiques de la zone alpine du Jura appartiennent à l'élément arctique-alpin: dont 2 au centre de répansion dans les Alpes; 5 espèces rentrent dans les groupes boréal et subarctique-alpin; 5 espèces (pour le moment)

[1] Quelques-unes de ces espèces présentent des oréomorphoses spéciales aux sommets du Jura, telles que: *Barbula paludosa* (forme compacte st.), *Bryum argenteum* var. *juranum*, *Neckera jurassica*, *Eurhynchium striatulum* v. *alpinum*, etc.

sont des endémismes suisses: *Hymenostomum Meylani, Neckera jurassica, Bryum juranum, B. oxycarpum, Fissidens Stae. Crucis.*

Au Jura, nous retrouvons les *Fontinalis hypnoides, Pohlia pulchella* et *Timmia comata,* représentants du groupe holoarctique qui fuient les Alpes (et qui comprend, en outre, *Orthotrichum gymnostomum, Meesea Albertini, Timmia megapolitana, Myrinia,* étrangers jusqu'ici à la flore suisse).

C. Meylan (l. c., p. 56) évalue à 8 % la proportion des espèces de la zone alpine, à 10 % celles de la zone subalpine, à 9—12 % celles des zones inférieures dans la flore des mousses jurassiennes.

A noter aussi la fréquence et l'abondance, sur les sommets du Jura, du *Bryum arcticum* avec de nombreuses races et variétés *(B. inflatum, B. acutum, B. Kindbergii),* comme dans les Alpes de Norvège.

Si nous comparons maintenant la flore des zones supérieures du Jura à celle des Alpes, nous constatons qu'il manque à la première:

1° les mousses des vallécules nivales: *Dissodon Froelichianus, Brachythecium glaciale, Oligotrichum, Conostomum, Sauteria, Dillaena,* etc.

2° celles de la toundra à *Polytrichum sexangulare* avec *Dicranum falcatum, D. Starkei, Anthelia,* etc.

3° les mousses des moraines, glariers, graviers, etc. des glaciers et des névés; *Ditrichum nivale, Barbula bicolor, Aongstroemia, Bryum Sauteri,* etc.

4° les espèces vivant dans les eaux froides et non alcalines: *Grimmia mollis, Philonotis seriata, Ctenidium subplumiferum, Hygrohypnum arcticum, H. cochlearifolium, H. alpinum, H. molle, H. dilatatum, H. ochraceum, Calliergon Richardsoni, C. sarmentosum.*

5° les splachnacées alpines: *Voitia, Dissodon, Tetraplodon, Tayloria splachnoides, Splachnum sphaericum,*

6° les mousses sidérophiles calcifuges: *Mielichhoferia, Merceya,*

7° les saxicoles franchement calcifuges ou neutrophiles, telles que: *Andreaea frigida, A. nivalis, A. crassinervia, Dicranoweisia compacta, Rhabdoweisia fugax, R. denticulata, Cynodontium* spec., *Oreoweisia* spec., *Dicranella crispa, Dicranum fulvellum, D. Blyttii, D. longifolium* (remplacé par *D. Sauteri* vicariant), *D. albicans, Campylopus Schwarzii, C. atrovirens, C. Schimperi, Dicranodontium alpinum, D. aristatum, D. circinatum, Trematodon brevicollis, Blindia trichodes, Campylosteleum, Ditrichum zonatum, Barbula rufa, B. Kneuckeri, Schistidium sphaericum, Coscinodon, Grimmia Doniana, G. unicolor, G. apiculata, G. incurva, G. elongata, G. sessitana, G. funalis, G. torquata, G. caespiticia, Dryptodon anomalus, Rhacomitrium fasciculare, R. lanuginosum, Amphidium lapponicum, A. Mougeotii, Ulota curvifolia, Orthotrichum alpestre, O. Killiasii, Bartramia subulata, Tetrodontium, Oreas, Lesquereuxia saxicola* (remplacé par *L. striata,* arboricolo vicariant), *Pseudoleskea patens, P. decipiens, Heterocladium heteropterum, Isothecium myosuroides, Drepanium hamulosum, D. dolomiticum, D. revolutum,* etc.

8° d'autres espèces calcicoles ou indifférentes (dont l'une ou l'autre seront probablement découvertes par la suite): *Fissidens pusillus, F. Mildeanus, Seligeria brevifolia, S. erecta, Stylostegium, Ceratodon conicus, Pottia Starkeana, Didymodon ruber, Barbula rigidula, B. spadicea, B. icmadophila, B. bicolor, Aloina brevirostris, Tortula atrovirens, Syntrichia alpina, Grimmia tergestinoides, Schistostega, Anomo-*

bryum filiforme, *Plagiobryum demissum*, *Pohlia acuminata*, *P. polymorpha*, *P. longicollis*, *P. cucullata*, *P. Ludwigii*, *P. gracilis*, *P. lutescens*, *Bryum cernuum*, *B. rutilans*, *B. archangelicum*, *B. Kaurinianum*, *B. clathratum*, *B. Culmannii*, *B. badium*, *Mnium hornum*, *M. subglobosum*, *M. spinulosum*, *Philonotis alpestris*, *Neckera Besseri*, *Pterygophyllum*, *Anomodon apiculatus*, *Orthothecium chryseum*, *Eurhynchium speciosum*, *Rhynchostegiella Teesdalei*, *R. Jacquinii*, *Rhynchostegium rotundifolium*, *R. megapolitanum*, *Hygroamblystegium curvicaule*, *Plagiothecium striatellum*, *Isopterygium elegans*, etc.

A ces espèces il faut ajouter les cleistocarpes du Plateau suisse: *Ephemerella*, *Physcomitrella*, *Acaulon triquetrum*, *Microbryum*, *Pleuridium nitidum* etc.

Des hépatiques qui manquent au Jura, il faut citer (d'après la Flore des Hépatiques de la Suisses, de C. MEYLAN): *Gymnomitrium* spec., *Marsupella apiculata*, *M. sparsifolia*, *M. Sprucei*, *M. badensis*, *M. sphacelata*, *M. aquatica*, *Alicularia Breidleri*, *A. compressa Eucalyx obovatus*, *E. subellipticus Haplozia caespiticia*, *H. cordifolia*, *H. Schiffneri*, *Anastrophyllum*, *Sphenolobus saxicola*, *Jungermannia polita*, *Lophozia quadriloba*, *L. Kunzeana*, *L. decolorans*, *L. opacifolia*, *L. grandiretis*, *Leiocolea Kaurini*, *Anastrepta*, *Leptoscyphus Taylori*, *Harpanthus Flotowianus*, *Pleuroclada*, *Hygrobiella*, *Eremonotus*, *Odontoschisma elongatum*, *O. Macouni*, *Cephaloziella obtusa*, *Lepidozia trichoclados*, *Anthelia*, *Diplophyllum taxifolium*, *Scapania intermedia*, *S. uliginosa*, *S. obliqua*, *S. obscura*, *S. verrucosa*, *Anthoceros punctatus*.

Quelques espèces faisant défaut au Jura suisse se retrouvent dans le Jura français: *Dicranum spurium*, *Campylopus flexuosus*, *C. fragilis*, *Seligeria Doniana*, *Barbula gracilis*, *Syntrichia inermis*, *S. latifolia*, *Dialytrichia*, *Rhacomitrium lanuginosum*, *Bryum cyclophyllum*, *B. Klinggraeffii*, *B. versicolor*, *B. murale*, *B. alpinum typicum*, *B. Muehlenbeckii*, *Mnium spinulosum*, *Aulacomnium androgynum*, *Catharinea angustata*, *Leptodon*, *Myrinia*, *Rhynchostegium confertum*, *Lejeunea Rossettiana*, etc.

Un certain nombre de mousses saxicoles calcifuges subalpines et alpines, répandues dans les Alpes ou sur le Plateau, ne se trouvent, au Jura, que sur les blocs erratiques siliceux (C. MEYLAN, 1912, p. 69):

Andreaea petrophila
Dicranum fulvum
D. viride v. *robustum*
Blindia acuta
Schistidium confertum
Grimmia alpestris (2 localités)
— *trichophylla*
— *Muehlenbeckii*
— *leucophaea*
— *decipiens*
— *ovata*
— *elatior*
Dryptodon patens
— *Hartmani*
Rhacomitrium heterostichum
— *affine*
Ulota americana
Orthotrichum urnigerum
— *rupestre*
Platygyrium v. *rupestris*
Pterogonium
Eurynchium velutinoides
Brachythecium plumosum

A noter encore, comme caractéristique pour la flore bryologiques du Jura, la rareté de quelques espèces fréquentes ou très fréquentes dans les Alpes, les Préalpes ou le Plateau; p. ex.:

Bryum Blindii (une seule localité au bord du Lac de Joux),
Bartramia pomiformis (au Lägern seulement),
Pylaisia, *Calliergon cordifolium*, *Trichocolea*, *Scapania undulata*, etc. Le climat

subcontiental du Jura est peu propice aux types atlantiques qui y sont rares ou nuls: les calcifuges tels que *Dicranoweisia cirrata*, *Oreoweisia Bruntoni*, si fréquents dans les Vosges et la Forêt Noire, lui font entièrement défaut.

Passant brièvement en revue les formations végétales principales du Jura, nous avons à noter les faits suivants.

Les pâturages élevés sont partout très secs: dans la prairie alpine, nous constatons que, comme l'a signalé P. JACCARD pour les phanérogames, la variété florale augmente, pour les mousses aussi, avec l'altitude et qu'elle est beaucoup plus grande sur les hauts pâturages des sommets. Cela est manifeste surtout pour la florule acroculminale des sommités (partout du moins où elle n'est pas modifiée et banalisée par le bétail ou l'affluence dominicale des promeneurs).

Les vallécules nivales des Alpes, à florule spéciale, font presque entièrement défaut au Jura; il en est de même de la toundra à *Polytrichum sexangulare* et de celle à lichens et à mousses de la rhodoraie.

La formation la plus étendue, dans le Jura, est la forêt. D'une manière générale, on peut dire qu'elle est moins serrée que dans les Alpes, les arbres plus espacés laissant passer plus de lumière, les mousses sciaphiles et lucifuges sont moins nombreuses et moins développées que dans la forêt alpine. Cette règle n'est pas absolue: les forêts d'épicéa sur les flancs nord ou ouest de certaines sommités abritent, dans la vacciniaie et la filiçaie, une végétation muscinale massive et profonde. Comme c'est la règle, la hêtraie est notablement plus pauvre en mousses; particulièrement développé y est *Eurynchium Vaucheri*, qui fut découvert pour la science, dans le Jura par LESQUEREUX et SCHIMPER et dédié à leur ami, le botaniste J. P. VAUCHER, de Couvet. La variété arboricole *fagineum* (Pl. VIII, 1), très rare ailleurs en Suisse, y parait être assez fréquente.

La cremnée est partout très sèche au Jura: les mousses humicoles des rochers sont moins développées que dans les Alpes; les calcifuges y font naturellement défaut. La florule des rochers et des blocs calcaires, où *Ctenidium molluscum* et *Tortella tortuosa* occupent des surfaces étendues, comprend un certain nombre de types méridionaux ou méditerranéens: *Leptodon*, *Neckera turgida*, *Crossidium griseum*, etc.

Le *Neckera turgida* (Pl. XXI, 2), pendant de l'*Iberis saxatilis* de la Ravellenfluh, est un type méditerranéen habitant la Provence, l'Italie, les îles Céphalonique et Leucate, ainsi que les Baléares, l'Algérie et le Maroc: il remonte, en Europe centrale, par les Alpes savoisiennes, valaisannes et le Jura, jusque dans les montagnes du Rhön, du Fichtelgebirge et de la Thuringe. Une espèce très voisine,

sinon identique, le *N. Menziesii* Hook., se retrouve dans les parties occidentales de l'Amérique du N., de l'Alaska à la Californie.

Ces mousses méridionales disparaissent graduellement, comme c'est le cas pour les phanérogames de la même catégorie, à mesure que l'on s'éloigne du Jura sud-occidental. Il faut admettre que leur immigration s'est faite aux périodes postglaciaires à climat xérothermique, en remontant la vallée du Rhône. Les types alpins, par contre, sont immigrés par la voie de refoulement des glaciers du Rhône et de l'Aar.

Les mousses aquatiques forment, dans les torrents, en général courts et à débit très variable, souvent à sec en été et en hiver, ainsi que dans les sources vauclusiennes, nombreuses au pied oriental du Jura, une végétation très développée composée principalement de *Cinclidotus fontinaloides*, *C. aquaticus*, *Hygrohypnum palustre*, *Brachythecium rivulare*, *Fontinalis antipyretica*, etc. (relevé du torrent de Saubraz, p. 298). Les mousses des lacs du Jura n'ont pas été étudiées jusqu'ici. Dans les marécages adjacents, à eau plus ou moins calcaire, se trouvent quelques espèces particulièrement intéressantes, telle que: *Catoscopium* fr., *Calliergon turgescens* (bords du lac de Joux). Le *Calliergon* (Pl. XVI, 2) habitant la région boréale de l'Europe, le Spitzberg, l'Ile des Ours, les marais de la Scandinavie et ceux de l'Europe centrale au nord de la chaîne des Alpes (jusqu'à 1475 m.), du Salzburg à la Suisse, où il a été observé dans une demi-douzaine de localités du Plateau et des Préalpes, forme des colonies étendues aux lacs de Remoray et de St-Point, du Jura français; au Sentier, il a probablement disparu. Il a été signalé, d'autre part, dans la Sibérie arctique (Jenissei), le Terskei Alatau, puis dans l'Amérique arctique, les Montagnes Rocheuses, le Selkirk et le Groenland. Le sporophyte n'est connu que de l'Ile d'Oeland, où il se trouve en compagnie de *Drepanium Bambergeri* et de *Bryum arcticum* des hautes sommités de nos Alpes.

Cette mousse, qui fait en quelque sorte pendant au *Linaria petraea* Jordan, de la Vallée de Joux, est probablement un type arctotertiaire; elle était répandue et abondante dans les marécages postglaciaires et se retrouve à l'état subfossile dans les lignites et la tourbe de plusieurs localités de notre pays (voir p. 325 et 339).

Les marais tourbeux, tourbières, sagnes, seignes, mouilles, laîchaires, très fréquents et parfois étendus, sont une formation caractéristique du Jura. C'est dans le Jura vaudois et neuchâtelois, entre 600 et 1200 m., qu'ils présentent leur maximum de développement.[1]

[1] Les principaux sont ceux de Bellelay, Chaux d'Abel, les Pontins, la Sagne, les Ponts de Martel, la Brévine, la Vraconnaz, les Rousses, etc.

Ils se trouvent sans exception dans des cuvettes à sous-sol glaciaire imperméable. Leur climat local est sensiblement plus froid et plus humide que celui des parties adjacentes: selon MARTINS, la température moyenne annuelle des tourbières du Jura et du Plateau (Einsiedeln) ne dépasse pas 6°. Durant une grand partie de l'année, elles sont recouvertes d'une couche de brouillard et fréquemment de gelée blanche.

Dans ces tourbières, où l'évaporation considérable par le tapis des sphaignes entraîne un abaissement sensible de la température superficielle, un certain nombre des espèces arctiques qui ont reconquis le terrain abandonné par les glaciers en retrait, ont pu se réfugier et persister jusqu'à nos jours.

Selon C. MEYLAN (1905), les mousses caractéristiques des tourbières jurassiennes (les mêmes d'ailleurs que celles des tourbières du Plateau suisse) sont les suivantes:

Sphaignes
Dicranum Bergeri[1]
— *Bonjeani*
Dicranella cerviculata
Splachnum ampullaceum
Bryum bimum
Cinclidium stygium (Pl. IV, 2)
Meesea trichodes (Pl. XVII, 2)
— *tristicha*
— *longiseta*
Aulacomnium palustre (Pl. I, 1)
Paludella
Polytrichum strictum
— *gracile*
Camptothecium nitens
Chrysohypnum elodes
— *stellatum*
Drepanocladus revolvens
— *intermedium*
— *vernicosum*
— *lycopodioides*
Calliergon stramineum
— *trifarium* (Pl. XIII, 2)
— *giganteum*

A cette liste, il convient d'ajouter *Barbula gigantea (Geheebia)* qui se trouve d'autre part assez fréquemment dans les parois ombragées et humides des hautes régions.

Presque toutes ces espèces, reliquats de l'époque postglaciaire, appartiennent à l'élément holoarctique actuel; *Cinclidium* et *Paludella* sont des types arctiques-alpins; le second, autrefois répandu sans doute dans le Jura suisse, y est actuellement en voie de disparition.

Les Alpes

Le monde des Alpes, par sa faune et sa flore vivantes et fossiles, nous met en relation, dans l'espace, avec les contrées boréales et arctiques de notre globe, dans le temps, avec les âges géologiques révolus.

[1] Fructifie abondamment dans le Jura, tandis qu'il est presque toujours stérile ailleurs en Suisse.

Quoique nos montagnes aient été un champ favori d'exploration et d'études pour les bryologues en général, c'est pour cette région de notre pays que l'état incomplet et défectueux de nos connaissances est le plus sensible. Seules les Alpes rhétiennes ont fait le sujet d'une monographie déjà ancienne, tandis que, pour les autres parties, nous n'avons, sur la flore bryologique, que des données éparses, documents très nombreux, il est vrai, mais insuffisants néanmoins pour mettre en lumière les différences qui caractérisent les flores des subdivisions orographiques des Alpes suisses.

Il apparaît toutefois que ces différences sont moins marquées que pour les plantes vasculaires, la flore des mousses présentant, là aussi, une plus grande uniformité.

Avec leurs 25.427 km², les Alpes représentent le 59 % de la superficie totale de notre pays: d'après le Dictionnaire géographique, les glaciers occupent 1980 km² environ, soit le 7,8 % du territoire alpin, les pâturages 9000 km², soit 31,4 %; le 39 % soit 10.000 km² environ, consiste en forêts ou en surfaces rocheuses.

L'importance relative des muscinées dans le tapis végétal augmente considérablement à mesure qu'on s'élève dans les hautes régions. Molendo (1865, p. 70) estimait la proportion des espèces de mousses à 10 % du nombre des espèces du règne végétal en Europe, alors qu'elle s'élève à $^1/_3$ environ dans les Alpes. Une statistique faite pour ce qui concerne la surface occupée par les muscinées, si elle était faisable, donnerait fort probablement des résultats du même ordre.

La grande diversité dans la flore alpine correspond à celle dans les conditions du climat et du terrain. Le degré de diversité diffère d'ailleurs suivant les contrées et les formations géologiques. Si nous calculons le nombre moyen des espèces pour chaque genre, proportionnel à la diversité florale, pour les 249 espèces de mousses appartenant aux éléments monozonaux et dizonal, qui habitent les zones subalpine et alpine, nous obtenons un quotient spécifique moyen de 2,04. Le même calcul, fait pour les éléments correspondants dans les zones inférieure et moyenne, donne un quotient spécifique moyen de 1,50, soit notablement inférieur.

Caractéristiques pour les Alpes sont les différences considérables que présente le climat local de stations très rapprochées: chaudes et froides, sèches, humides et mouillées, voisinant de très près. Ces différences de climat se retrouvent pour des localités très peu distantes: certaines parties, exposées à des courants d'air humides, étant très notablement plus mouillées que d'autres adjacentes moins favorisées

sous ce rapport. De cette grande variabilité du climat local dans l'espace, résulte une diversité correspondante des peuplements de mousses.

Il est inutile de rappeler ici les points par lesquels le climat alpin diffère de celui de la plaine: le facteur principal qui le différencie et le caractérise est la raréfaction de l'air aux hautes altitudes, d'où résulte une absorbtion moindre des radiations solaires, chaleur et lumière pendant le jour, tandis que le rayonnement nocturne de la chaleur du sol est plus considérable.

Il en résulte que les plantes alpines sont soumises, d'une part, à une insolation très considérable, d'autre part, à des variations étendues et fréquentes de la température, ce qui, avec le vent et les précipitations atmosphériques, entraîne des variations de même ordre dans l'humidité. L'ionisation plus forte de l'atmosphère des hautes régions exerce sans doute une influence sur la condensation par les pointes et les espaces capillaires, de l'eau en suspension dans l'air, ce qui représente, pour les mousses des stations sèches, un facteur biologique important.

Je rappellerai que l'abaissement de la température moyenne, avec l'altitude, est de 1° pour 177 m., pour l'année, pour 149 m. au printemps, 143 m. en été, 188 m. en automne, et 222 m. en hiver.

Dans les Alpes centrales, la fonte des neiges est retardée en moyenne de 1 jour pour chaque 30 m. d'élévation; ce retard de 1 jour se produit pour chaque 20 m. entre 500 et 1000 m., pour 28 m. entre 1500 et 2000 m., pour 36 m. entre 2500 et 3000 m. (Dict. géogr. suisse).

Nous trouvons, dans les Alpes, des moyennes de minima absolus comprises entre — 25 et — 30°: en Valais: Zermatt — 24,5, St-Bernard — 28,0, Reckingen — 28; au Gothard (col) — 29,0; dans les Grisons: Klosters — 25,0, Bernhardin — 25,5, Arosa — 25,7, Schuls — 25,9, Sils Maria — 26,9, Davos — 29,8. Et quelques autres inférieures à — 30,0°: Engadine supérieure: Julier — 31,0°, Bevers — 33,3; Rheinwald: Splügendorf — 30,5; Vallée d'Urseren: Andermatt — 30,1.

Nous distinguons nettement, dans les Alpes suisses, les deux climats continental à étés chauds et hivers froids, et océanique pour lequel les différences saisonnières sont moins prononcées.

Les Alpes calcaires et dolomitiques sud-orientales ont un climat continental accusé; les Alpes calcaires occidentales un climat océanique.

Le climat continental du Valais existe non seulement dans la grande vallée interalpine longitudinale du Rhône, mais il se manifeste jusqu'aux limites des Alpes pennines, indépendamment des altitudes considérablement plus élevées de ces régions: les zones les

plus élevées participant elles-mêmes à ce climat.[1] Il en est de même, très probablement, pour les Alpes grisonnes.

Le climat continental des massifs élevés comporte une surélévation générale des limites supérieures, grâce aux étés chauds. Cette surélévation est accompagnée par une fréquence plus grande des espèces xérothermiques.[2] Ces limites s'abaissent dans les chaînes extérieures et les Préalpes.

On peut remarquer, par contre, que l'arrière-fond d'une vallée exerce toujours une influence déprimante sur les limites supérieures de la forêt, et produit une dépression des limites altitudinales. Dans certains bassins fermés du Jura et des Alpes, se trouvent des nappes gélides («Frostseen» de Staudacher) à climat notablement plus froid que celui des pentes adjacentes.

La séparation des climats est particulièrement nette, en Valais, au Salentin p. ex., placé à la limite entre le climat continental du Valais intérieur et celui océanique du Bas-Valais: l'abondance des mousses sur le versant occidental de cette montagne doit être attribuée au fait que ce versant est encore exposé aux courants chauds et humides du Léman.

La carte des pluies en Suisse (Brockmann-Jerosch, 1923) montre que, d'une manière générale, les parties des Alpes les plus mouillées sont les massifs glaciaires où l'altitude des sommets est la plus considérable. Dans toutes les régions des Alpes, les précipitations annuelles varient entre 160 et 200 cm. (et au delà), en augmentant assez régulièrement avec l'altitude. A partir de 2400 m. env., la majeure partie de ces précipitations se fait sous la forme de neige.

Il y a d'ailleurs, sous le rapport des précipitations, des inégalités locales: dans les Alpes valaisannes, par exemple, la chaîne de la rive droite de la vallée du Rhône est plus mouillée que celle de la rive gauche. D'après C. Bührer (1920—21):

Alpes de la rive gauche (Binn-Zermatt-Bagnes-St-Bernard): année 771 mm. (525 mm. sans l'hiver).

Alpes de la rive droite (Gletsch-Kippel-Leukerbad-Gryon): année 1349 mm. (931 mm. sans l'hiver).

La chaîne helvétique forme, pour la chaîne pennine, un écran très actif.

A cette différence très notable, correspond un développement général plus grand de la végétation des mousses dans la chaîne sep-

[1] O. Lütschg: Über Niederschlag und Abfluss im Monte-Rosa-Gebiet (Actes Soc. helv. Sc. nat. 1923, p. 56).

[2] Voir à ce sujet: J. Amann: La florule nivale du Combin de Corbassière. 3600—3700 m. Bull. Soc. Murithienne 1916—18, p. 65.

tentrionale; cependant, les vallées latérales valaisannes, dans cette chaîne (vallées de Loèche, de la Lonza, etc.), quoique plus mouillées que les vallées des Alpes pennines, ont, sur les terrains de même nature une flore bryologique peu différente; mais les limites inférieures sont abaissées en général dans les premières.

Le régime des vents dominants est un facteur qui amène, en général, des différences sensibles dans la composition florale: le fœhn, qui souffle surtout dans les vallées à orientation NS., a une influence très notable.

Les principales vallées à foehn sont: le Simmental supérieur jusqu'à Boltigen, la vallée de la Kander jusqu'à Spiez, l'Engstligental, le Kiental, la vallée de Lauterbrunnen et le Hasli, le versant N. du Brünig jusqu'au Lac des Quatre-cantons, la vallée d'Engelberg, celle de la Reuss jusqu'à Brunnen et au delà, le Gœschenental, la vallée de la Linth, le Murgtal et le Weisstannental, et, dans les Alpes rhétiennes, la plupart des vallées orientées du S. au N.: Val Medels, Valserrhein, Praettigau, Fluela, Val Fez, Val Fedoz, etc., au Tessin, une partie du Valle Maggia et de la Levantine.

C'est dans ces vallées, et surtout sur les substrats achaliciques, que se rencontrent les espèces calcifuges-neutrophiles, de l'élément atlantique pour la plupart, véritables «mousses du foehn» telles que: *Oreoweisia Bruntoni*, *Rhabdoweisia denticulata*, *Dicranum viride*, *D. fulvum*, *Campylopus atrovirens*, *Ditrichum zonatum*, *Rhacomitrium protensum*, *Zygodon gracilis*, *Ulota* spp., *Brachysteleum polyphyllum*, *Breutelia*, *Aulacomnium androgynum*, *Pterygophyllum*, *Heterocladium heteropterum*, *Isothecium myosuroides*, *Plagiothecium undulatum*, *P. neckeroideum*, etc.[1]

L'une des plus remarquables de ces mousses est *Orthotrichum callistomum*, découvert, en 1849, par von Fischer-Ooster, près de Thoune, et retrouvé, en 1907 (en une seule petite touffe), par P. Culmann, sur une branche d'arbre, près la Weisse Lütschine, 930 m., Vallée de Lauterbrunnen (Fl. M. S. II, p. 159). Cette espèce, très

[1] Les colonies méridionales méditerranéennes de phanérogames, du territoire Hasli-Reuss (Carte florale de la Suisse, Dict. géogr. art. Suisse, p. 56), sont remplacées, dans ce territoire, par les mousses atlantiques silicicoles. Les vallées de Gadmen et du Hasli, ainsi que celles du bassin supérieur de la Reuss, possèdent, d'autre part, un certain nombre de phanérogames d'origine tessinoise (Dict. géogr. l. c., p. 55). La présence de ces plantes transalpines dans les hauts bassins de l'Aar et de la Reuss est due, sans doute, en grande partie, à l'action du foehn, qui élève notablement la température et augmente dans une forte proportion la chute des pluies (P. Jaccard l. c.).

On observe, dans cette vallée, la même descente des mousses alpines *(Grimmia alpestris*, *Mielichhoferia*, *Campylopus atrovirens)* qu'au Tessin.

caractéristique, que l'on a considérée comme un endémisme suisse, est, d'après N. MALTA (1928), étroitement apparentée à un type de la Chine sud-orientale (Yunnan et Setschwan), le *O. callistomoides* Broth.

En ce qui concerne le rôle de la topographie, infiniment variée dans la chaîne des Alpes, pour la végétation bryologique, il y a lieu de remarquer que, dans la règle, les versants N. sont partout plus riches en mousses que les versants S. L'examen de la carte topographique peut renseigner assez exactement sur l'abondance et la richesse de la flore et de la végétation muscinales: les versants abrupts et les forêts tournées au septentrion et au levant, surtout lorsqu'ils sont bien irrigués, les vallons encaissés, etc., sont particulièrement moussus.

Géologie et pétrographie. Plus encore que le climat régional, le climat local influe sur la composition et la richesse de la florule muscinale d'une contrée. Or ce climat local est en relation étroite avec la nature géologique du terrain, qui, d'autre part, exerce une action très marquée sur la flore et la végétation des mousses, grâce aux préférences ou aux exigences qu'ont beaucoup d'espèces pour certains terrains à propriétés chimiques et physico-chimiques particulières et bien définies.

Il résulte de ce fait que la composition florale, pour les bryophytes surtout, est sous la dépendance immédiate des conditions climatiques et édaphiques combinées.

C'est dire que la flore des mousses des Alpes calcaires diffère nettement de celle des Alpes siliceuses: la nature pétrographique des roches est le facteur principal qui détermine la distribution des muscinées dans les Alpes. La carte géologique, mieux que la carte physique, des Alpes, représente les différentes parties de la chaîne qui diffèrent par leur flore bryologique.

D'après la teneur en Ca O, on peut établir les quatre rangées suivantes:

I. Au dessus de 20 % jusqu'à 50 % et plus, réaction alcaline, (pH $>$ 7,0): marbres paléo- et mésozoïques, calcaires jurassiques, crétacés et éocéniques, dolomie triasique,

II. Environ 10 à 20 %: amphibolites, schistes du Callovien, Flysch.

III. Environ 1 à 10 % Ca O, réaction le plus souvent neutre (pH = 7,0): gneiss, gneissmylonite, brèches éocéniques, calcaires siliceux jurassiques et crétacés

IV. Au dessous de 1 %, réaction acide (pH $<$ 7,0): granites, aplite, corneblende, porphyres etc., la plupart des conglomérats paléozoïques, mollasses et schistes paléozoïques.

L'alluvionnement, la lixiviation, la formation d'humus, etc. peuvent donner lieu, d'ailleurs, à la formation de terrains à réaction tout à fait différente de celle des roches en place.

D'une manière générale, nous rencontrons, sur les terrains cristallins siliceux, lorsqu'ils sont bien arrosés, une végétation des mousses abondante, souvent même exubérante, mais une flore assez pauvre, aux espèces relativement peu nombreuses. Sur les terrains calcaires, par contre, dans des conditions climatiques semblables, cette végétation est moins développée, et, si les individus sont moins nombreux, la flore est plus riche en espèces.

Dans les Alpes schisteuses, les conditions sont intermédiaires: le défaut de stabilité des roches en exclut toutefois nombre d'espèces saxicoles préférantes ou tolérantes pour la teneur en calcaire des terrains, relativement faible en général.

Pour les terrains secs et très secs, la différence dans la flore et la végétation des mousses est en quelque sorte intervertie: les roches siliceuses sont plus pauvres en mousses que les calcaires, ces dernières, plus poreuses, retenant mieux l'humidité.

Nous rencontrons, dans les Alpes suisses, les principales formations pétrographiques suivantes:

En premier lieu, les roches cristallines archaïques des grands massifs de la Maggia, du Mont-Rose, formés par les gneiss et les micaschistes, le granit alpin (protogine) du Gothard, du Grimsel, du Mont-Blanc, les granits et diorites de la Bernina et du massif de l'Aar. Ces roches et leurs détritus, ainsi que l'eau des sources, sont, dans la règle, éminemment achaliciques: leur florule et leur végétation bryologiques sont composées en majeure partie d'espèces et sociétés calcifuges et neutrophiles.

Mais, sur ces terrains, se rencontrent assez fréquemment des enclaves ou îlots, généralement peu étendus, dus aux inclusions calcaires des roches cristallines (rognons calcaires du gneiss p. ex.), comme aussi à la teneur en $CaCO_3$ de certains de leurs minéraux constituants.[1]

L'apparition inattendue de colonies de mousses calcicoles dans certaines stations renseigne immédiatement sur ces accidents.

Les roches de la période carbonifère (conglomérats et schistes argileux foncés de la chaîne du Mont-Blanc et du St-Bernard jusqu'aux environs de Sion) constituent des substrats en général plus ou moins calcaires, exposés qu'ils sont, très souvent, au colmatage calcaire par le vent ou par l'eau.

Les verrucano, sernifite, mélaphyre, porphyre quartzeux, etc.,

[1] Je rappellerai à titre d'exemples, les teneurs en Ca O de certaines roches siliceuses: gneiss 0,98 à 6,28 %, granit 0,51 %, schiste séricitique d'Hospental 0,85 %, schistes à corneblende 1,94 à 9,64 %, amphibolites 7,08 à 16,24 %, phyllites 1,4 à 2,4 %, schistes à biotite 7,32 %.

de la période permienne, là où ils occupent des superficies relativement considérables, comme p. ex. dans les Grisons, l'Oberland St-Gallois, la vallée de la Linth, etc., représentent des territoires dont la flore bryologique est nettement calcifuge.[1] (Voir le relevé à p. 418.)

Les calcaires et la dolomie, les schistes des facies alpin et helvétique, de même que ceux des trois étages; lias, dogger et malm, du jurassique, ceux du crétacique: néocomien, urgonien, gault, etc., sont des terrains à flore nettement calcicole, avec des îlots achaliciques plus ou moins fréquents et plus ou moins étendus (Röthidolomie siliceuse, schistes argileux, quartzites, roches éruptives, gabbro, diabase, schistes verts, serpentine, terrains décalcifiés, etc.).[2]

Il en est de même pour les schistes argileux et les quartzites du lias normal. Les schistes grisons et les schistes lustrés du facies interalpin du lias, ont une flore bryologique mixte, composée de types préférants et tolérants: les espèces et sociétés strictement calcifuges (sphaignes, toundra à *Polytrichum septentrionale* p. ex.) y font défaut ou ne s'y rencontrent qu'exceptionnellement. L'eau, presque toujours alcaline et calcaire sur ces terrains, est le facteur principal de cette exclusion partielle ou complète. Les mousses aquatiques de cette formation géologique sont, dans la règle, des espèces calciphiles-basiphiles.

Les mêmes faits s'observent sur les roches tertiaires: schistes marneux et ardoisiers, grès, conglomérats, plus ou moins calcaires, ainsi que sur le grès de Taveyannaz et les arkoses du flysch. Mais le délitement facile de beaucoup de ces roches eugéogènes donne à la végétation muscinale un facies propre aux terrains éocéniques.

Les espèces et sociétés arénicoles, abondantes sur les terrains

---

[1] GRUBENMANN indique 1,62 % comme teneur en Ca O du conglomérat de Murg, et, pour la terre de verrucano, 1,85 %.

[2] H. JENNY (1926) remarque que les sols des roches primitives ont, sans exception, une réaction acide. C'est d'ailleurs aussi le cas pour la plus grande partie des sols sur formation calcaire. Les sols à réaction neutre sont les moins fréquents et représentent des types temporaires transitoires entre les alcalins et les acides.

Pour le territoire d'Ofen (Parc national), cet auteur donne l'aperçu suivant:

	sur roches	
	cristallines primitives	calcaires sédimentaires
Sols alcalins pH > 7	0 %	13 %
» neutres pH = 7	0 %	7 %
» acides pH < 7	100 %	80 %

Ces considérations ne valent, en ce qui concerne les mousses, que pour celles vivant sur le sol, et non pas pour les saxicoles.

tertiaires, sont rares ou font défaut dans les Alpes calcaires, alors qu'elles sont fréquentes dans les Alpes cristallines et schisteuses à roches psammogènes.

En résumé, la répartition géographique des muscinées, dans nos Alpes, ne présente pas de différences accusées en rapport avec les divisions orographiques: elle dépend avant tout de la constitution pétrographique, et, pour s'en faire une représentation générale, c'est à la carte géologique qu'il faut se reporter.

Nous pouvons ainsi distinguer les divisions principales de la chaîne des Alpes suisses auxquelles correspondent les divisions bryogéographiques suivantes:

I. Alpes siliceuses:

A. Gneiss et granits: Massifs de la Silvretta, de la Bernina, du Piz d'Err, Piz Julier, Adula.

Zone des gneiss méridionaux (Tessin).

Massifs du Gothard, de l'Aar, du Monte-Leone, du Monte-Rosa, Mischabel, Arolla, Zone du Grand St-Bernard.

Massifs du Mont-Blanc et des Aiguilles Rouges.[1]

B. Schistes mésozoïques, schistes lustrés: Basse Engadine, zone des schistes grisons, zone des schistes lustrés du Valais.

II. Alpes calcaires:

1° Roches du carbonifère et roches mésozoïques du facies austroalpin: calcaires et dolomies des massifs de la Basse Engadine, du Rätikon, des Préalpes médianes du Stockhorn au Chablais, Alpes calcaires méridionales.

2° Calcaires jurassiques du facies helvétique: massifs du Säntis, des Churfirsten, du Calanda, des Windgälle, du Titlis, Urirotstock, Alpes d'Unterwalden et d'Uri, Faulhorn, Gemmi, Wildhorn, bordure jurassique au S. du massif de l'Aar, Diablerets, Dent de Morcles, Muveran. Préalpes calcaires septentrionales.[2]

---

[1] Il est intéressant de relever la présence, sur les roches granitiques du bord extérieur du massif central alpin, formé par les massifs des Aiguilles-Rouges, de Gastern-Innertkirchen et d'Erstfeld, d'espèces de mousses appartenant à l'élément hercynien.

On sait que ce bord extérieur n'a pas été formé par le plissement alpin, mais que ces massifs sont des témoins de l'époque hercynienne et que leurs roches montrent encore les analogies les plus étendues avec celles des massifs extra-alpins de la Forêt-Noire et des Vosges. (M. Reinhard und H. Preiswerk: Über Granitmylonite im Aiguilles Rouges Massiv; Verhandl. Naturf. Ges. Basel 1927, p. 188).

[2] Ces dernières, de nature essentiellement calcaire, possèdent des espèces sudoccidentales et même franchement méridionales, avec un élément silicicole très faible.

III. Alpes schisteuses:

Zone du flysch, intermédiaire entre le miocène du Plateau et le jurassique, s'étendant du SO., au NE., de la Dent du Midi jusqu'au Vorarlberg, interrompue par les couches mésozoïques.

A chacune de ces sous-régions des Alpes correspond un facies général de la flore et de la végétation des mousses, modifié et nuancé d'ailleurs par le climat et les conditions topographiques. Il serait trop long d'en donner une description; les données dont nous disposons seraient du reste insuffisantes pour le faire, la majeure partie des Alpes n'ayant pas été explorée d'une façon systématique sous ce rapport. Je dois donc me borner à quelques remarques générales.

Les différences florales entre les Alpes siliceuses, schisteuses et calcaires sont accusées, tout naturellement, pour les espèces et sociétés de mousses saxicoles, c.-à-d. pour la cremnée, la phellée et la psammée. Ces différences se retrouvent aussi, bien prononcées, pour les espèces amphibies ou aquatiques, qui sont sous la dépendance directe de la composition chimique et de la réaction de l'eau. Les espèces et sociétés de mousses humicoles, par contre, et en particulier celles des forêts, qui sont à l'abri du colmatage éolien, sont à peu près les mêmes partout pour les forêts de mêmes essences: le climat seul, continental ou océanique, influe sur la composition de la flore et la richesse ou la pauvreté de la végétation.

D'autre part, la topographie générale des différentes parties des Alpes étant en relation étroite avec la constitution géologique, il en résulte des différences notables dans la fréquence et le développement de certaines formations et de certaines stations plus ou moins favorables aux mousses.

Les conditions de richesse ou de pauvreté relatives de la flore et de la végétation sont du reste bien différentes pour les bryophytes de ce qu'elles sont pour les plantes phanérogames; c'est ainsi que, sur le versant N. des Hautes-Alpes septentrionales, la flore phanérogamique est pauvre, grâce au climat généralement froid et humide de ses vallées resserrées et isolées dans leur partie supérieure, et que le versant S. a une flore plus variée et plus riche; la végétation des mousses présente, au contraire, un développement beaucoup plus considérable sur le versant N. que sur le méridional.

En résumé, la flore des mousses des Alpes siliceuses est caractérisée par la fréquence et le développement des espèces et sociétés calcifuges, les exclusives devenant rares ou nulles sur les schistes mésozoïques, où les terrains plus ou moins calcaires sont fréquents. La flore des Alpes calcaires est caractérisée, au contraire, par la pré-

dominance des espèces calcicoles-basiphiles et le développement des sociétés correspondantes.

D'une manière générale, on peut dire que, dans les zones supérieures, la végétation bryologique est moins abondante et moins développée dans les Alpes calcaires, que ce n'est le cas dans les massifs siliceux; le terrain calcaire étant en général plus sec et plus aride, il est rare d'y rencontrer une végétation muscinale massive. Mais cette indigence n'est souvent qu'apparente, car certaines stations des Alpes calcaires ont une végétation abondante de mousses: c'est le cas, p. ex. pour les fentes et crevasses des lappiés (associations, p. 265). La diversité florale est plus grande, dans la règle, sur les terrains calcaires que sur les siliceux.

Alors que, dans les Alpes siliceuses, les terrains plus ou moins calcaires sont relativement fréquents dans la cremnée, ceux achaliciques sont très exceptionnels dans cette formation des Alpes calcaires, l'eau ruisselante amenant partout l'élément calcaire.

Il résulte de cela une grande uniformité de la flore muscinale, d'une part, dans les parties des Alpes cristallines où les roches consistent uniquement en gneiss et granits achaliciques, où les éléments calciphiles font entièrement défaut, d'autre part, dans les Alpes calcaires en général, où les espèces calcifuges trouvent très peu de stations appropriées.

La flore et la végétation muscinales des montagnes dolomitiques se distingue, en Suisse comme ailleurs, par sa pauvreté: les mousses saxicoles sont peu développées vu l'instabilité fréquente du terrain. Les massifs dolomitiques grisons (Basse Engadine et Davos), très secs, sont remarquablement pauvres en mousses.

La caractéristique de la flore des Alpes schisteuses consiste précisément dans la fréquence des deux catégories de terrains dans des stations souvent très rapprochées. La faible teneur en calcaire permet d'autre part le développement des calcifuges tolérantes.[1]

Dans les Alpes schisteuses à roches facilement désaggrégeables: schistes ardoisiers, schistes du flysch, etc., la végétation muscinale est réduite par le peu de stabilité que présente le terrain. Les Alpes du flysch, aux croupes arrondies et pentes adoucies, couvertes de forêts et de pâturages, avec peu de parois rocheuses, présentant moins de diversité stationnelles, ont une flore moins riche que les Alpes calcaires, mais notablement plus variée toutefois que celle des chaînes gneissiques et granitiques. Les schistes calcaires sont cependant plus

[1] Les roches: quartzites, schistes, etc. du carbonifère du Creux de Dzéman (Alpes de Fully) présentent une florule nettement calcifuge, semblable à celle des grès de Taveyannaz.

riches en mousses que les calcaires compacts. Les marécages sont parfois étendus sur le flysch, mais l'eau en est presque toujours trop calcaire pour que la sphagnaie puisse y prendre un grand développement. Les terrains achaliciques sont cependant fréquents (schistes argileux, grès divers, arkoses, etc.). L'humus, très hygroscopique, sert de support à une végétation de mousses particulièrement abondante dans la forêt (*Hylocomium loreum, Ptilium, Plagiothecium undulatum*, etc.).[1]

Les roches et blocs secs ont une florule plutôt silicicole; ceux mouillés, une florule calcicole.[2]

La flore de la zone alpine est moins variée, dans les Alpes schisteuses que dans les calcaires. Particulièrement fréquents sur les grès du flysch, sont *Seligeria recurvata* et *Blindia acuta;* et, dans la zone alpine: *Dicranoweisia compacta, Didymodon rufus, Orthothecium chryseum, Ptychodium Pfundtneri*, etc.[3]

Espèces calcifuges neutrophiles et oxyphiles

particulièrement fréquentes et abondantes dans les Alpes cristallines (gneiss, granits, etc.).

(R espèces rares, mais caractéristiques)

Sphagnum spp.
Andreaea spp.
Dicranoweisia crispula
Rhabdoweisia fugax
Cynodontium gracilescens
— *fallax*
— *torquescens*
Oreoweisia (R)
Oreas (R) (Pl. XXII, 1)
Diobelon squarrosus (Pl. IX, 1)
Dicranella crispa
Dicranum fulvellum (R)
— *falcatum*
— *Starkei*
— *albicans*
— *congestum*
— *fuscescens*
Campylopus Schwarzii
— *atrovirens*
Dicranodontium aristatum
— *circinatum*
Trematodon brevicollis (R)
Blindia acuta
Barbula rufa
Schistidium papillosum
— *lineare* (R)
— *sphaericum*
— *confertum*
Coscinodon
Grimmia Doniana
— *unicolor*
— *incurva*
— *elongata*
— *sessitana*
— *alpestris*
— *funalis*
— *torquata*
— *caespiticia*

[1] *Brotherella Lorentziana* espèce caractéristique pour les «Klamm» des Alpes schisteuses bavaroises, n'a pas été observé en Suisse jusqu'ici.

[2] La teneur en $CaCO_3$ des schistes ardoisiers du flysch est, selon GRUBENMANN, de 20 à 39 %.

[3] Il serait intéressant d'étudier les mousses des blocs exotiques du flysch (blocs de granit de la vallée de Habkern, p. ex.).

Grimmia mollis
Dryptodon spp.
Rhacomitrium spp. (excl. *R. canescens*)
Amphidium lapponicum
— *Mougeotii*
Ulota curvifolia (R)
Orthotrichum Schubartianum
— *rupestre*
— *alpestre*
— *Killiasii*
Tetrodontium (R)
Mielichhoferia
Plagiobryum Zierii
Pohlia Ludwigii
— *commutata*
Bryum alpinum
— *Mühlenbeckii*
Bartramia ithyphylla
— *subulata* (R)
Conostomum
Philonotis seriata
— *fontana*
Philonotis alpicola (Pl. XXIII, 3)
Oligotrichum
Polytrichum sexangulare (Pl. XXIV, 1)
— *alpinum*
Lesquereuxia
Pseudoleskea patens
Ptychodium decipiens
Brachythecium Payotianum (R)
Plagiothecium striatellum
— *undulatum* (Pl. XXII, 3)
Drepanocladus uncinatus
— *contiguus* (R)
— *purpurascens*
— *Rotae*
Ctenidium subplumiferum
Hygrohypnum arcticum
— *cochlearifolium*
— *alpinum*
— *molle*
— *dilatatum*
— *Schimperi*
Hylocomium alaskanum (Pl. XII, 1)

Comme exemple de société sur terrain acide j'indiquerai encore le relevé suivant:

Murgtal, au-dessus de Mornen, 1450—1500 m., rochers de gneiss humides (aulnaie et filiçaie) sur l'humus, pH = 6,6: *Plagiothéciaie* à *P. neckeroideum:*

Plagiothecium neckeroideum
— *Roeseanum*
Mnium serratum
— *punctatum*
— *medium*
Mniobryum albicans
Brachythecium Starkii
Eurynchium piliferum
Hylocomium umbratum
— *splendens*
Polytrichum alpinum

Espèces calciphiles basiphiles

particulièrement fréquentes et abondantes dans les Alpes calcaires:

Pleuroweisia (R)
Anoectangium compactum
Molendoa Sendtneriana
Dicranoweisia compacta (schistes)
Cynodontium alpestre (R)
Dicranum Muehlenbeckii
Stylostegium (schistes)
Ditrichum flexicaule
Tortella tortuosa
Schistidium atrofuscum
— *teretinerve*
Grimmia andreaeoides
Encalypta commutata
— *apophysata*
— *longicolla* (R)
Pseudoleskea filamentosa
Camptothecium Geheebii (R)
Ptychodium plicatum
Eurynchium cirrosum
Chrysohypnum Halleri
Cratoneurum spp.
Hygroamblystegium spp.

Drepanium dolomiticum
— *fastigiatum*
— *Sauteri* (schistes)
— *callichroum*

Hygrohypnum palustre
Ctenidium molluscum
Calliergon sarmentosum

Zones

Dans la région des Alpes, la zone des collines, jusqu'à 700 m., est la région agricole proprement dite, comprenant les cultures fourragères et les vergers, avec une florule bryologique qui ne diffère pas de celle du Plateau. La zone montagneuse, de 700 à 1200 m., est celle des prairies et des forêts mixtes (le chêne jusqu'à 1000 m., le hêtre jusqu'à 1300, le frêne et l'érable-plane jusqu'à 1600 m.).

La zone subalpine comprend des forêts de résineux (épicéa, pins, mélèze) et des pâturages. Dans les Alpes valaisannes, de St-Maurice à Brigue, c'est le pin silvestre qui est le plus répandu, il monte jusqu'à 1750—1800 m. environ; dans les Alpes grisonnes, c'est le pin des montagnes (Lenzerheide, Davos, Engadine). Dans la chaîne bernoise, la forêt subalpine est formée principalement par l'épicéa (jusqu'à 2000 m. environ).

Le mélèze forme de grandes forêts en Valais (où il représente le 50 % des espèces forestières), ainsi que dans les Grisons, la partie orientale du groupe du Säntis, l'Oberland St-Gallois et les vallées de la Sarine et de la Kander.

L'arolle se rencontre assez fréquemment au dessus de 1800 m., sur les terrains siliceux; il ne forme de forêts qu'à l'Aletschwald et dans la Basse Engadine (Tamangur).

Les altitudes moyennes pour la limite des forêts, dans les Alpes, sont d'après Imhof (C. Schröter: Alpina, 15. IV. 1916, p. 64):

Hautes Alpes en général 1950 m. (Alpes suisses 1900 m.). Maximum absolu (versant droit de la vallée de Saas) 2330 m. Maximum dans le territoire de l'Engadine 2280 m. (Münsteralpen). Minimum absolu 1530 m., au Säntis.

Hautes Alpes méridionales: Valais 2150 m., Engadine 2150 m., Grisons (partie N.) 1950 m., Tessin 1920 m.

Hautes Alpes septentrionales: Oberland bernois 1830 m., Unterwalden 1770 m., Uri 1780 m., Glaris 1700 m., Oberland St-Gallois 1790 m.

Préalpes: de Fribourg 1700 m., de l'Emmental 1660 m., de Schwyz 1600 m., du Toggenburg 1600 m.

La limite des neiges persistantes est plus élevée dans les parties centrales des Alpes, à climat continental, que dans les parties périphériques, à climat plus océanique (Brockmann-Jerosch 1913).

D'après JEGERLEHNER (C. SCHRÖTER, l. c.), cette limite se trouve aux altitudes suivantes:

Massifs glaciaires et Alpes calcaires septentrionales: Groupe du Titlis 2610 m., de l'Urirotstock 2560 m. Groupe du Glaernisch 2500 m., du Säntis 2450 m.

Hautes Alpes au N. des vallées du Rhône et du Rhin: Groupe des Diablerets 2740 m., du Finsteraarhorn 2950 m. Groupe du Tödi 2710 m., de la Sardona 2630 m.

Hautes Alpes méridionales: Valais et Tessin: Groupe du Matterhorn 3100 m., du Monte-Rosa 3200 m., du Gothard 2700 m.

Grisons: Groupe de la Suretta 2700 m., de la Silvretta 2900 m., de la Bernina 2960 m., Alpes de Spöl 3000 m.

Dans les Alpes grisonnes et valaisannes, le climat continental permet à un certain nombre d'espèces de la zone inférieure d'atteindre la zone subalpine: il y a une élévation sensible de presque toutes les limites supérieures; ce qui n'a pas lieu dans les Alpes occidentales. L'ascension des limites supérieures est favorisée, d'autre part, dans les chaînes méridionales, par la protection due aux chaînes septentrionales. Ceci est particulièrement bien marqué pour les Alpes pennines protégées par la chaîne des Alpes bernoises.[1]

Je rappellerai, à ce propos, le relevé que j'ai fait (AMANN 1918, p. 65) d'une société de mousses sur les schistes micacés au Combin de Corbassières, entre 3600 et 3700 m.:

Ditrichum flexicaule
Distichium capillaceum brevifolium
Tortella fragilis
Didymodon rubellus
Barbula rufa
— *reflexa* v. *Kneuckeri*
Syntrichia montana
Schistidium confertum
Grimmia unicolor
— *sessitana*
— *funalis*
Rhacomitrium canescens
— *lanuginosum*
Bryum sp.
— *capillare* v. *Fercheli*
Polytrichum juniperinum alpinum
Myurella julacea
Pseudoleskeella catenulata
Drepanium cupressiforme
— *Vaucheri coelophyllum*
— *revolutum*
Cephaloziella grimsulana

(toutes ces espèces, à l'exception du *S. confertum*, à l'état stérile).

Dans les Alpes calcaires, la migration des espèces des zones supérieures dans les inférieures est moins fréquente que dans les massifs cristallins. Cela tient surtout au fait que les conditions physiques des zones subalpine, alpine et nivale y changent plus brusque-

[1] Comme exemples d'ascension d'espèces de la zone inférieure, je citerai *Seligeria recurvata* 2300 m. (Gemmi), *Trichostomum cylindricum* 1900 m. (Cantine de Proz), *Grimmia orbicularis* 1300 m. (Calanda), *Funaria dentata* 2200 m. (Zermatt), etc.

ment et diffèrent plus d'une zone à l'autre que ce n'est le cas pour celles des zones moyenne et inférieure. Il en résulte que, dans ces Alpes, les limites altitudinales sont beaucoup plus tranchées, tandis que, dans les massifs cristallins, le passage d'une zone à l'autre se fait plus graduellement.

C'est surtout sur les sommités des Alpes calcaires à climat océanique que s'observent les deux florules acro- et pariéto-culminale. Cette dernière, habitant de préférence les parois et pentes abruptes exposées au N. et au levant, est composée d'espèces hygrophiles mésothermiques: la florule acroculminale comprend à peu près exclusivement des xérophiles, types en général cosmopolites et ubiquistes, adaptés à des conditions extrêmes de température et de sécheresse.

Ces deux florules sont moins distinctes sur les gneiss et les granits où elles sont considérablement réduites et tendent à s'annuler au dessus de 2400 m.

Dans les Alpes aussi, on peut constater un appauvrissement graduel de la flore muscinale des hautes zones, par l'intervention humaine, ceci surtout pour les sommités d'accès facile, où l'affluence des visiteurs a fait disparaître un certain nombre d'espèces rares, telles que *Voitia* (Pl. XXXII, 1), *Metzleria, Desmatodon Laureri*, splachnacées, etc., qui semblent fuir le voisinage de l'homme. Il n'est pas improbable que cette disparition est en relation avec celle de certains animaux: oiseaux, marmottes, etc., due à la même cause, et qu'il faut l'attribuer, d'autre part, aux modifications artificielles apportées aux stations spéciales qu'habitent ces espèces, ainsi qu'à la concurrence des mousses cosmopolites qui accompagnent l'homme.

Les travaux d'aménagement des eaux: barrages, etc. peuvent modifier profondément la flore des mousses, surtout par apport du calcaire dans des contrées où il n'y en avait pas.

C'est dans la zone subalpine, et tout particulièrement dans les forêts profondes d'épicéa, sur les anciens éboulements des Alpes schisteuses, que la végétation des mousses présente une exubérance souvent remarquable. Eugène Rambert [1] a donné de ces forêts une description classique que je me fais un plaisir de rappeller ici.

«Il n'est pas absolument impossible de trouver dans les Alpes des forêts de sapins qui n'aient jamais été coupées. Quelques-unes ont été préservées par un accès trop difficile, d'autres par leur position au dessus d'un village qu'elles protègent contre les glissées de neige. C'est là qu'il faut aller si l'on veut se faire une idée de ce que

[1] Les Alpes suisses, 4e série: Les Plantes alpines.

peut être la végétation de la mousse. Elle s'y entasse en épaisses toisons, en lits superposés, où l'on enfonce doucement, sans jamais sentir au dessous le sol et ses aspérités. La couche d'une année y verdit sur les restes de celle des années précédentes; et ainsi de suite à l'infini. Toutes les dépouilles de la forêt, bois mort, aiguilles desséchées, vieux troncs pourris, s'y ensevelissent depuis des siècles et s'y accumulent en désordre. Il suffit de quelques branches cassées qui tombent de manière à faire pont d'un tertre à l'autre, pour servir de base à un étage nouveau de jardins suspendus, sous lesquels se cachent des espaces vides et des grottes ignorées; mais si l'on vient à poser le pied sur ces fragiles édifices, ils craquent tout à coup, et l'on plonge jusqu'à la ceinture au sein des mousses verdoyantes . . .»

«Avec leurs grandes mousses, ces forêts sont, pour les pentes qu'elles occupent, une protection que rien ne peut remplacer. Les pluies les plus torrentielles s'y perdent comme dans une éponge capable d'absorber un déluge, et l'eau ne s'en échappe que goutte à goutte. Les masses de neige qui y tombent en hiver sont et demeurent fixées au sol, et y fondent tranquillement, sans jamais glisser; le sol lui même en est affermi . . .»

Une autre formation où les mousses jouent le rôle principal dans la végétation, est la toundra alpine à *Polytrichum* (dont j'ai donné des relevés de sociétés à p. 241), qui, dans les Alpes siliceuses, couvre des surfaces considérables.

A la Chaux, sur Les Grands (Alpes de Trient, massif du Mont-Blanc), à l'altitude de 2440 m., p. ex., le *Polytrichum sexangulare* (Pl. XXIV, 1) est associé, en proportions à peu près égales, au *Dicranum Starkei*. Dans cette association, le *Dicranum* donne de la cohésion aux touffes et forme un feutre qui conserve l'humidité et s'oppose à l'arrachement par le vent; le *Polytrichum* donne au tapis de la solidité et de la résistance contre l'écrasement par la neige.

J'ai compté que les tiges de *Polytrichum* étaient au nombre de 188000 environ par mètre carré; ce qui représente, avec le *Dicranum*, environ 4 milliards de plantules de mousses à l'hectare, le tapis étant remarquablement homogène et régulier.

Districts riches et districts pauvres

Pour les mousses aussi, on remarque des différences notables, entre les districts, non seulement dans l'abondance de la végétation, mais aussi dans sa diversité, c'est-à-dire dans la richesse de la flore. Comme pour les plantes supérieures, certaines parties des Alpes paraissent être privilégiées en ce qui concerne les espèces rares.

Par l'étude comparative des flores bryologiques des principales chaînes de montagnes de l'Europe centrale, on peut constater un appauvrissement graduel de cette flore à mesure que l'on s'éloigne, soit

à l'est, soit à l'ouest, d'un centre situé au Tirol, dans les Alpes de Carinthie et de Stirie, parties qui, il est vrai, ont été explorées avec beaucoup de soin et de persévérance par des bryologues distingués tels que SENDTNER, LORENTZ, MOLENDO, BREIDLER, etc. (voir la carte p. 345).

Le même appauvrissement graduel se remarque, d'autre part, dans une direction perpendiculaire, au nord et au sud de la partie centrale qui comprend les principaux massifs glaciaires et les sommités les plus élevées.

Parmi les parties suisses dont la flore des mousses est particulièrement riche, il faut citer en premier lieu les Alpes de la Haute-Engadine, dont la richesse est due, d'une part, à ce que la vallée de l'Inn débouche sur les parties très riches des Alpes centrales du Tirol, et, d'autre part, à ce que, par des cols assez nombreux, ces Alpes reçoivent du Piémont et de l'Adriatique, des courants d'air chauds et humides, qui, en se condensant sur les massifs glaciaires, produisent d'abondantes précipitations occasionnelles.

Il en est de même, en Valais, pour la vallée de Saas p. ex., qui est particulièrement riche en mousses. Celles-ci bénéficient de la chaleur estivale du climat continental des Alpes pennines, en même temps que des précipitations occasionnelles abondantes dues à la condensation, par les glaciers du massif du Monte-Rosa, des courants humides venant de l'Adriatique par les cols d'Antigine, d'Antrona, du Monte Moro, etc.

Dans cette région des Alpes pennines, les différences dans les précipitations sont parfois très considérables pour des stations peu éloignées (Mattmark 740 mm., Seewinenberg 3650 mm.) (LÜTSCHG 1923, p. 67).

Alors que la richesse des Alpes grisonnes est due à l'immigration d'espèces haut-alpines, qui s'est faite — et se fait encore — de l'est à l'ouest, dans les Alpes pennines, ce sont plutôt des espèces méridionales et méditerranéennes, qui ont immigré du sud-ouest.

Le massif du Gothard représente, pour les muscinées aussi, une limite géographique qu'un certain nombre d'espèces ne dépassent pas ou ne dépassent qu'exceptionnellement. Parmi celles qui deviennent rares ou nulles à l'ouest du Gothard, je mentionnerai: *Pleuroweisia, Oreoweisia serrulata, Cynodontium schisti, Ulota curvifolia, Oreas, Splachnum sphaericum* (beaucoup plus fréquent à l'est), *Tetraplodon urceolatus, Eurynchium nivium, Hygrohypnum norvegicum, Harpanthus Flotowianus, Scapania crassiretis.*

Par contre, d'autres espèces des Alpes occidentales semblent s'arrêter au Gothard et manquer aux Alpes orientales ou y devenir très rares: *Trematodon brevicollis* (jusqu'au Badus), *Metzleria* (Faul-

horn - Steiermark), *Leptodontium styriacum* (Zinal), *Voitia* (Pl. XXXII, 1) (Eggishorn-Tirol), *Bryum appendiculatum* (Zermatt-Simplon), *Mnium lycopodioides* (Pont de Nant), *Neckera turgida* (Pl. XXI,2) (Trient-Loèche), *Thuidium Blandowii* (Pl. XI, 1) (Saas), *Hygrohypnum ochraceum* (St-Bernard), *Drepanium recurvatum* (Saas), et, selon MEYLAN, les hépatiques: *Gymnomitrium obtusum, G. adustum, G. commutatum, G. alpinum, Marsupella apiculata, M. sparsifolia, Alicularia Breidleri, Anastrophyllum Reichardtii, Lophozia decolorans, Odontoschisma elongatum, Mörckia Blyttii, Leptoscyphus Taylori.*[1]

Il y a lieu de remarquer encore que la distinction qui est faite pour les plantes vasculaires, entre les flores alpines septentrionale et méridionale, n'existe pas, en Suisse, pour les mousses.

Un certain nombre d'espèces atteignent, dans nos Alpes, leur limite méridionale en Europe. Je citerai entr'autre le *Thuidium (Helodium) Blandowii* de la vallée de Saas, espèce boréale qui ne s'avance, au nord des Alpes, que jusque dans l'Allemagne centrale. Il en est de même, probablement, pour le *Drepanium recurvatum* (Jenissei, Finlande, Saas Fee).

Flore arctique et flore alpine

La comparaison du climat et de la végétation des hautes zones alpines avec ceux des régions arctiques, a souvent été faite: le St-Bernard, à 2460 m., correspond p. ex. au Spitzberg par 75° lat. N. L'analogie de certains paysages des Hautes Alpes avec ceux de l'extrême nord a été relevée à maintes reprises.[2]

La constatation s'impose des analogies remarquables que présente la physionomie des mousses haut-alpines avec celles de la région arctique: arctomorphoses et oréomorphoses présentent beaucoup d'analogie.[3]

Au Spitzberg, comme dans les Hautes-Alpes, toutes les espèces aux tiges pennées et aux rameaux régulièrement disposés (*Thuidium abietinum, Hylocomium splendens*, p. ex.) ont la tige peu ramifiée et les rameaux courts; plusieurs espèces, même, ont la tendance à produire des tiges filiformes. L'accroissement se fait sur-

[1] Il faut remarquer cependant, à ce propos aussi, que des recherches ultérieures pourront infirmer une partie des résultats basés sur nos connaissances actuelles, fort incomplètes encore pour certaines parties de nos Alpes. Il se peut fort bien que, pour certaines espèces, ces soidisantes limites ne sont dues qu'à des lacunes dans les données dont nous disposons.

[2] P. L. MERCANTON a signalé la similitude du paysage du Grimsel, avec ses surfaces étendues de roches polies par l'action glaciaire, et des paysages du Groenland. Ces sites moussus des Hautes Alpes cristallines nous transportent d'autre part à l'époque postglaciaire, si bien qu'ils évoquent parfois l'apparition d'un renne, voir même celle d'un mammouth!

[3] Voir à ce sujet p. ex. LINDBERG (1866), BERGGREN (1875) etc.

tout à la base de la feuille, qui est protégée. Le développement des cellules du sommet est parfois tellement arrêté, que la feuille semble finir par une pointe hyaline, dont les cellules, privées de chlorophylle, ont leurs membranes partiellement détruites.

Au Spitzberg, comme dans les Hautes-Alpes, c'est sur les terrains schisteux et calcaires que se trouvent le plus grand nombre des mousses acrocarpes, tandis que les pleurocarpes y sont relativement rares et presque constamment stériles.

Certaines espèces qui, dans les Alpes, vivent sur le roc, habitent la terre nue au Spitzberg, ainsi: *Hymenostylium*, *Dicranum Blyttii*, *Grimmia contorta*, *Rhacomitrium* spp., *Encalypta rhabdocarpa*, *Plagiopus*, etc. Ce passage d'un substrat à l'autre s'observe fréquemment aussi dans la zone nivale des Alpes.

Avec M. Rikli (1917) nous pouvons distinguer dans l'élément arctique-alpin:

a) des espèces complètement identiques dans l'Arctis et les Alpes (ex. *Dicranoweisia crispula*, *Dicranum elongatum*, *Pottia latifolia*, *Desmatodon latifolius*, *Grimmia mollis*, *Orthotrichum Killiasii*, *Pohlia cucullata*, *Cinclidium stygium*, *Catoscopium*, *Bartramia ithiphylla*, *Conostomum*, *Timmia norvegica*, *Polytrichum sexangulare*, *Orthothecium chryseum*, *Ctenidium procerrimum*, *Drepanium Bambergeri*, *D. Vaucheri*, *D. revolutum*, *Calliergon Richardsoni*, *C. sarmentosum*, etc.)

b) de nombreuses espèce boréales dont les variétés sont les mêmes dans l'Arctis et les Alpes.

c) des variétés des mêmes espèces, différentes dans l'Arctis et les Alpes (p. ex. de nombreux *Bryum)*,

d) des espèces vicariantes de l'Arctis et des Alpes *(Voitia hyperborea* et *V. nivalis).*

Pour les mousses aussi, la proportion des types arctiques-alpins diminue à mesure qu'on considère des chaînes de montagnes plus méridionales et plus orientales, ce qui confirme le rôle de l'extension glaciaire dans leur distribution. Mais, sur notre territoire, cette diminution est peu sensible.

Oréophytes et endémismes alpins

Aux mousses aussi s'applique ce qu'écrit Christ pour les plantes vasculaires: «Un fait bien établi, c'est que la chaîne des Alpes, dotée d'un climat plus chaud et plus sec, a donné naissance à des espèces qui, pour la plupart, ont élu domicile dans des stations qui ne convenaient pas aux espèces arctiques. Ces dernières ont recherché les lieux humides et ont abandonné les lieux secs à nos plantes endémiques.» Et plus loin: «La flore alpine endémique se distingue de la flore arctico-alpine par une proportion beaucoup plus considérable des plantes de stations sèches des rochers, tandis que, dans la flore de l'extrême nord, ce sont les plantes des eaux et des tourbières qui dominent.»

Nous voyons en effet que la grande majorité de nos oréophytes sont des espèces des stations sèches, et principalement des saxicoles.

Les espèces du groupe alpin (p. 178) se répartissent comme suit sur les trois catégories histologiques:

Microdictyées	64 % env.
Sténodictyées	18 %
Eurydictyées	18 %

(Les Platydictyées sont en très faible proportion, les Rhombodictyées, par contre, sont en proportion relativement forte, vu le nombre considérable des Bryacées alpines).

Si l'on fait abstraction du genre Bryum, dont les espèces paraissent être en mutation particulièrement active,[1] les endémismes alpins sont en nombre réduit. Nous avons là un exemple de *sténoendémisme* sur un territoire restreint (Th. Herzog 1926, p. 280). Ces endémismes alpins sont, soit des *paléoendémismes*, derniers restes de types disparus: *Voitia*, *Molendoa Hornschuchiana*, *Merceya*, *Pleuroweisia*, etc., soit des *néoendémismes* provenant de l'immigration d'espèces d'autres contrées, et qui, grâce aux conditions climatiques, ont formé, dans les Alpes, des races et espèces spéciales: *Hymenostomum Meylani*, *Leptodontium styriacum*, *Streblotrichum flavipes*, *S. bicolor*, *Grimmia andreaeoides*, *Barbula Kneuckeri*, *Schistidum tarentasiense*, *Orthotrichum juranum*, *Bryum* spp., *Mnium nivale* (Pl. XX, 1), *Eurynchium nivium*, *Brachythecium Payotianum*, etc.

Etude statistique de la flore bryologique des Alpes suisses

La flore des mousses alpines est composée des espèces appartenant à l'élément dizonal subalpin-alpin, et aux éléments monozonaux subalpin et alpin (p. 177, 180). Il n'est pas possible de donner ici la liste complète de ces espèces, au nombre de 400 environ.

Si nous essayons de déterminer les proportions des différents éléments géographiques (européens) dans cette flore, nous obtenons les résultats suivants, qui sont propres à nous fournir quelques indications sur son origine et son histoire probables.

En considérant la totalité des espèces qui, en Suisse, se trouvent dans les Alpes, soit celles habitant les zones subalpine et alpine, déduction faite des espèces répandues dans les autres régions de notre territoire, nous trouvons 339 espèces propres à la région des Alpes (dont 91, soit le 27 %, se retrouvent dans le Jura).

Elément	central-européen et ubiquiste européen	30 %
»	boréal-alpin et subarctique-alpin	39 %
»	arctique-alpin	13 %
»	alpin (oréophytes)	18 %

[1] Beaucoup de nos *Bryum* alpins paraissent se trouver dans la zone d'épreuve aux limites de leur aire de dispersion, ce qui, conformément à la théorie de Moritz Wagner, expliquerait leur différenciation très active.

Si nous considérons seulement les espèces exclusives aux zones subalpine et alpine (mousses alpines proprement dites), au nombre de 248, les proportions sont:

Elément	central-européen	11,3 %
»	boréal- et subarctique-alpin	45,5 %
»	arctique-alpin	15,7 %
»	alpin	27,5 %

Et pour les 81 espèces de mousses alpines qui atteignent l'étage nival:

Elément	central-européen	8,7 %
»	boréal- et subarctique-alpin	45,5 %
»	arctique-alpin	23,5 %
»	alpin	22,3 %

L'élément central-européen diminue donc dans la flore alpine, tandis que les autres augmentent: il est minimal à l'étage nival.

L'élément boréal- et subarctique-alpin reste à peu près constant.

L'élément arctique-alpin présente son maximum dans la flore de l'étage nival; son importance relative augmente aux dépens de celle de l'élément alpin proprement dit, qui, par contre, est diminuée.

Il est intéressant de constater que, chez les mousses, l'élément arctique-alpin a, dans la composition de la flore, une importance relative notablement plus grande que ce n'est le cas pour les phanérogames, où cet élément ne représente que le 10 % environ des espèces de la flore générale.

La question si, pour les mousses, la proportion des éléments nordiques augmente avec l'altitude, comme l'indique CHRIST pour les plantes vasculaires, ou bien si, comme le constate VACCARI, cette proportion diminue à mesure que l'on s'élève, ne peut pas être décidée par cette statistique. Il me paraît probable que CHRIST a raison pour les terrains achaliciques des Alpes schisteuses, où les stations propices aux mousses des marais sont fréquentes; et que l'opinion de VACCARI est bien fondée pour les Alpes calcaires, dont la flore bryologique est différente.

La florule des mousses des hautes sommités est composée plutôt d'espèces ubiquistes et cosmopolites que d'espèces boréales. Il est intéressant de trouver, dans la liste que donne LEVIER (1903) des mousses communes aux Alpes et à l'Himalaya les cosmopolites *Didymodon rubellus*, *Encalypta rhabdocarpa* et *Pohlia cruda* récoltées par KHABIR KHAN à l'altitude de 5800 m. environ. Le *Coscinodon cribrosus*, dernier pionnier dans les déserts glaciaires de l'Oberland bernois (3500 m.), se retrouve dans les Andes boliviennes jusqu'à 5200 m. (HERZOG 1926).

La flore des mousses des Alpes comprend un certain nombre d'espèces qui y sont constamment stériles. Pour les unes, telles que: *Geheebia*, *Barbula rufa*, *Ditrichum zonatum*, *Bryum Reyeri*, *Merceya ligulata*, *Timmia comata*, *Drepanium Bambergeri*, *D. Vaucheri*, *Brotherella Lorentziana*, *Ctenidium procerrimum*, etc., le sporophyte est inconnu. D'autres espèces ont été observées fructifiées dans certaines

contrées parfois très éloignées des Alpes, ex.: *Grimmia torquata* (fr. au Lac Pend d'Oreille, Idaho, U. S. N. A.), *Myurella Careyana* (Amérique septentrionale).

Toutes ces espèces représentent des types archaïques, reliquats probables de la flore arcto-tertiaire, qui sont, dans les Alpes, très éloignés de leur centre de dispersion.

Les espèces toujours ou presque constamment stériles dans les Alpes, et qui fructifient dans les contrées boréales, telles que: *Ulota curvifolia*, *Aulacomnium turgidum*, *Orthothecium chryseum*, *O. strictum*, *Thuidium Blandowii*, *T. abietinum*, *Hygrohypnum norvegicum*, *Calliergon turgescens*, sont des témoins de l'immigration aux époques miocénique, pliocénique, et diluvienne.

Récapitulation statistique
de la répartition régionale des mousses en Suisse
(espèces exclusives)

Région insubrienne	43	4,9 %
Région rhodanienne	23	2,7 %
Régions insubrienne, rhodanienne et rhénane	43	4,9 %
R. des Lacs du Plateau	10	1,1 %
Plateau, régions rhodanienne et rhénane	39	4,5 %
Plateau, Jura, Alpes	183	20,9 %
Jura et Alpes	102	11,5 %
Alpes	248	28,3 %
Communes à toutes les régions	186	21,2 %

Il est intéressant de constater que les 350 (102 + 248) espèces des Alpes et du Jura représentent le 40 % du nombre total des mousses de la Suisse, tandis que les espèces du Plateau, au nombre de 232 (10 + 39 + 183), en représentent le 26,5 %.

L'esquisse sommaire que j'ai tentée ici, correspond à notre connaissance actuelle, encore très imparfaite, de la répartition géographique des muscinées en Suisse. Elle devra être complétée et, le cas échéant, rectifiée au fur et à mesure de l'exploration des très nombreuses parties de notre pays dont la flore muscinale reste à étudier.

Les nombreuses cabanes construites et entretenues par les sections du Club alpin suisse dans toutes les parties de nos Alpes, à des altitudes allant de 2000 à 4000 m. environ, faciliteront très notablement l'exploration cryptogamique de la haute région alpine, dont les richesses semblent d'ailleurs devoir être inépuisables.

Erratum

Les deux tableaux pages 187 et 189: «Proportions relatives des Acrocarpes et des Pleurocarpes chez les différents éléments altitudinaux» font double emploi.

Ceux à p. 187 peuvent être supprimés.

Fig. 10

Dispersion, en Suisse,

de quelques espèces de l'élément méridional-méditerranéen.

1 *Acaulon piligerum*
2 *Crossidium squamiferum et C. griseum*
3 *Tortella caespitosa*
4 *Pleurochaete squarrosa*
5 *Timmiella anomala et T. Barbula*
6 *Syntrichia inermis*
7 *Barbula sinuosa*
8 *Trichostomum pallidisetum*
0 *Funaria dentata et F. mediterranea*
\+ *Bryum torquescens*
L *Leptodon Smithii*
N *Neckera turgida*
T *Pterogonium gracile*
F *Fabronia pusilla*

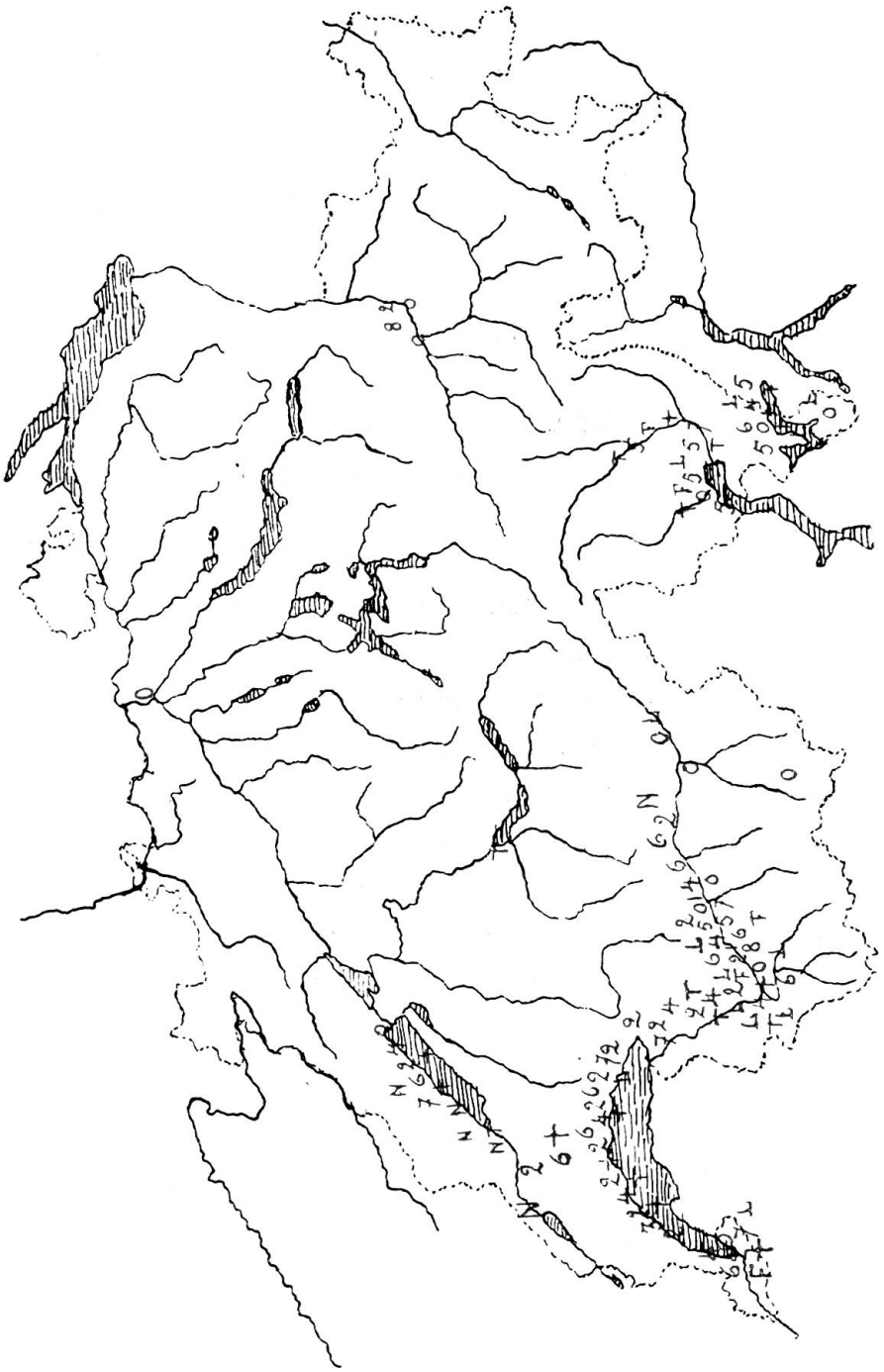


Fig. 10

Fig. 11

Dispersion, en Suisse,

de quelques espèces atlantiques-occidentales.

1 *Oreoweisia Bruntoni*
2 *Dicranoweisia cirrata*
3 *Schistostega osmundacea*
4 *Brachysteleum polyphyllum*
5 *Breutelia arcuata*
6 *Mnium hornum*
7 *Octodiceras Julianum*
8 *Pterygophyllum lucens*
9 *Isothecium myosuroides*
0 *Rhynchostegiella Teesdalei*

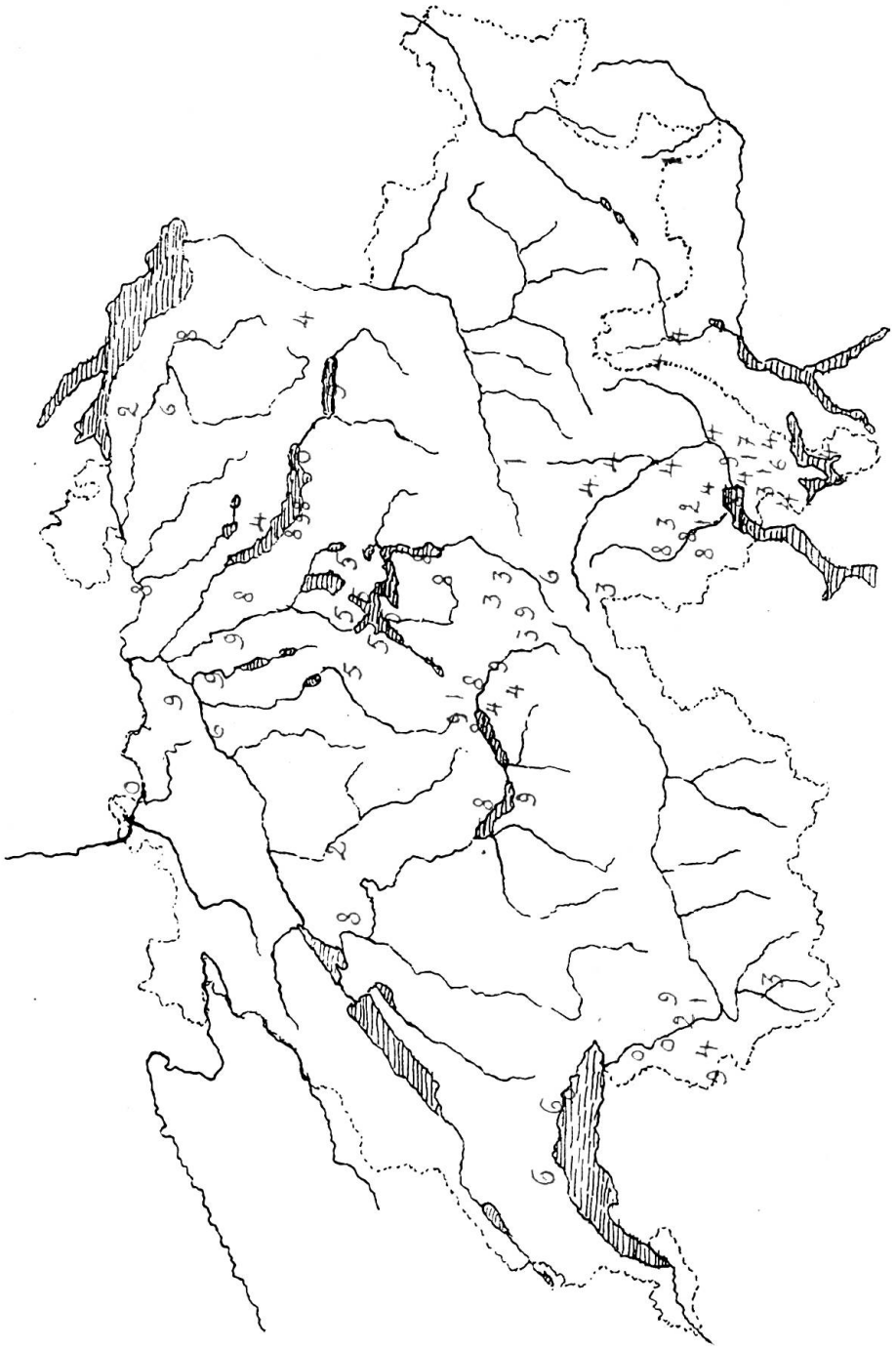


Fig. 11

Fig. 12

Dispersion, en Suisse,

de quelques espèces de la florule littorale des lacs et grands cours d'eau.

1 *Trochobryum carniolicum* (méditerranéen)
2 *Fissidens grandifrons* (central-européen)
4 *Trichostomum Ehrenbergii* (méditerranéen)
5 *Hyophila riparia* (méridional)
6 *Syntrichia latifolia* (atlantique-occidental)
7 *Dialytrichia Brebissonii* (atlantique-occidental)
8 *Bryum gemmiparum* (méridional)
9 *Bryum Geheebii* (endémisme)
0 *Bryum Gerwigii* (endémisme)
x *Philonotis laxa* (atlantique-méridional)

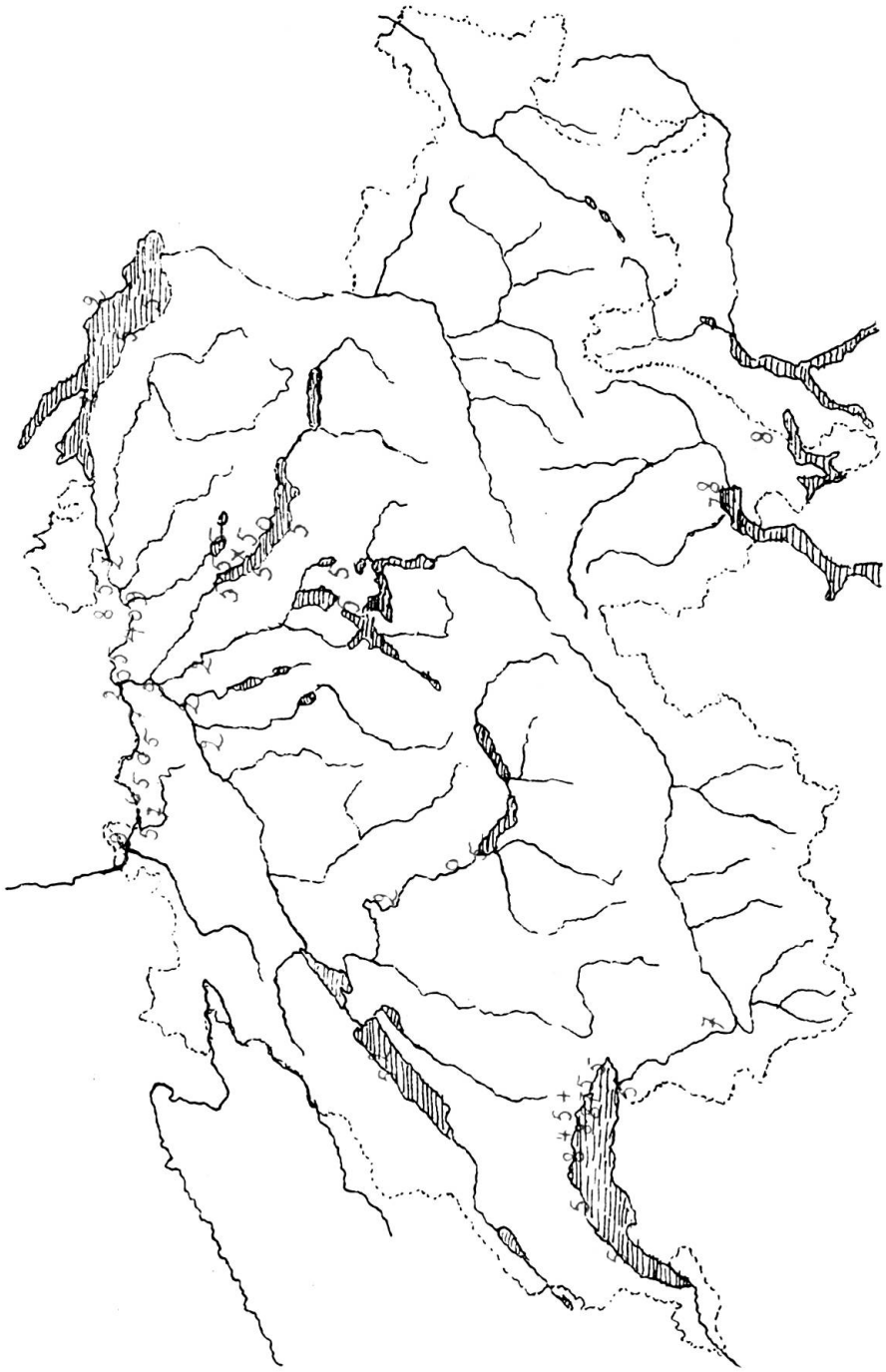


Fig. 12

Fig. 13

Dispersion, en Suisse,

de quelques espèces alpines et arctiques-alpines.

1 *Molendoa Hornschuchiana*
2 *Trematodon brevicollis*
3 *Leptodontium styriacum*
4 *Ditrichum zonatum*
5 *Metzleria alpina*
6 *Ulota curvifolia*
7 *Mielichhoferia nitida*
9 *Timmia comata*
0 *Pleuroweisia Schliephackei*
v *Voitia nivalis*
x *Dicranum fulvellum*
\+ *Oreas Martiana*
s *Oreoweisia serrulata*

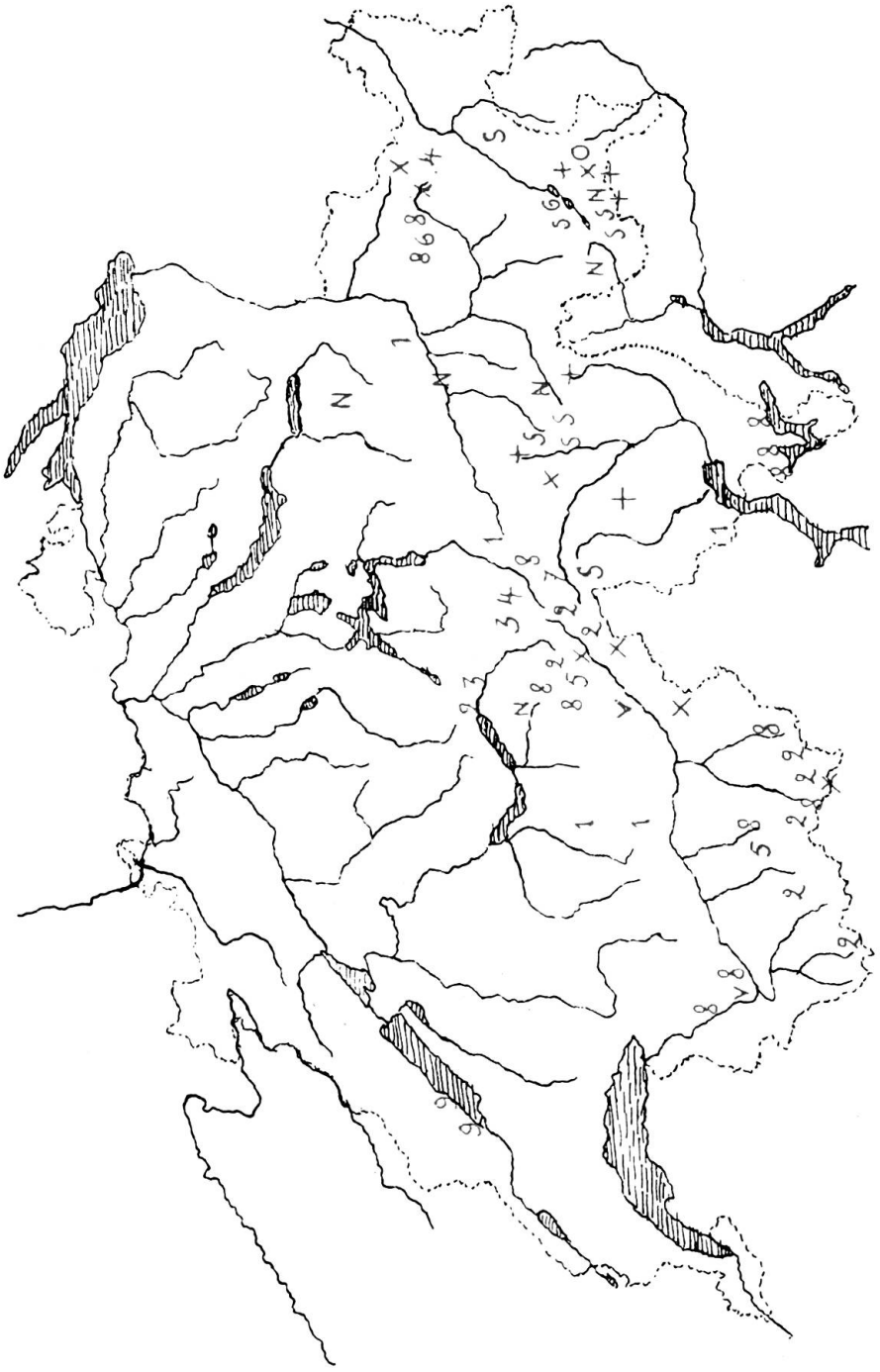
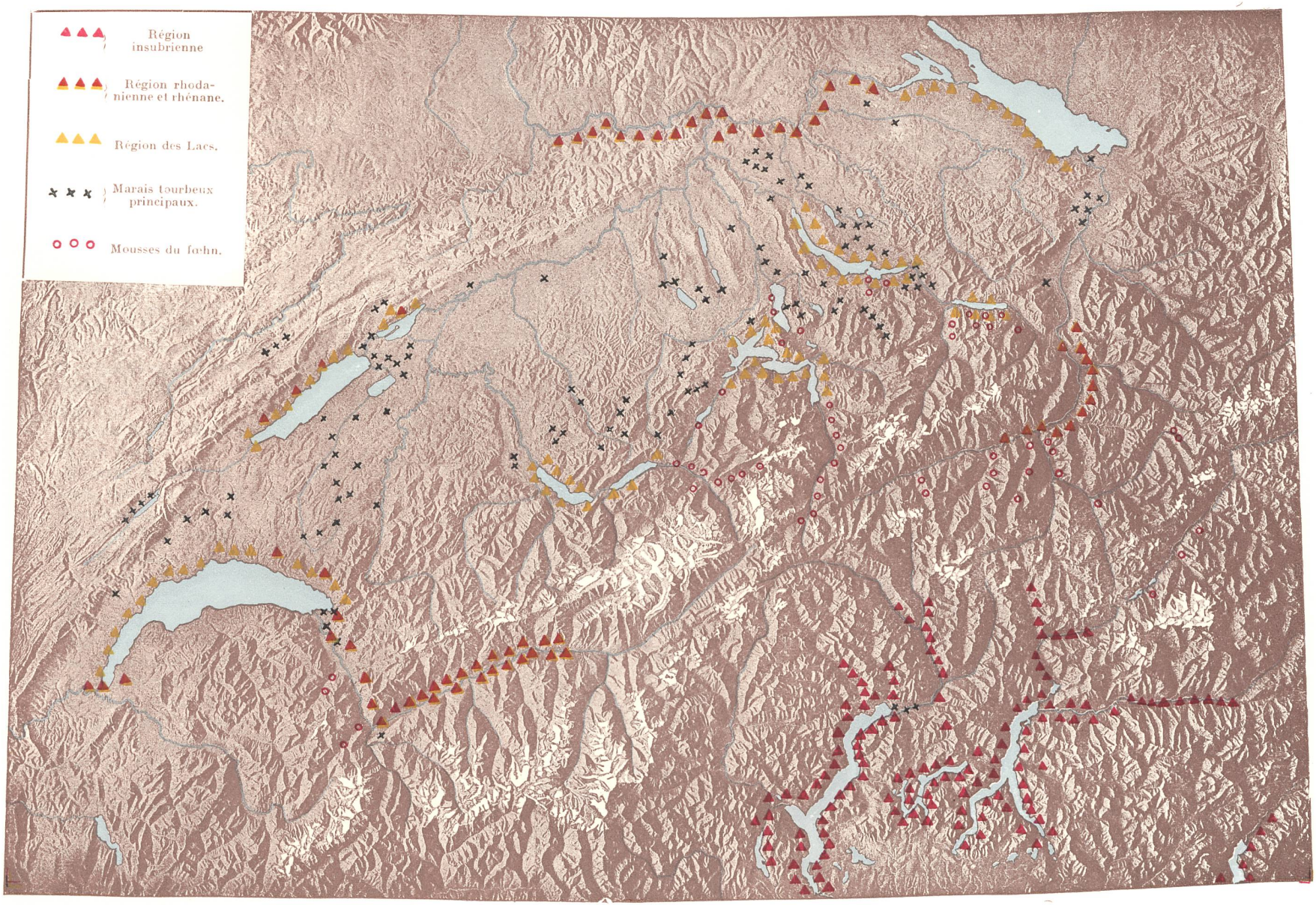


Fig. 13

BRYOGÉOGRAPHIE DE LA SUISSE



RÉPARTITION RÉGIONALE

Index bibliographique

ALLORGE P. Etudes sur la Flore et la végétation de l'Ouest de la France. IIe Bulletin de Mayenne-Sciences 1924—25.

— Les bombements de Sphaignes, milieu biologique. C. R. sommaire des séances de la Soc. de Biogéographie 21 I 27.

AMANN J. «*Leptotrichum glaucescens Hmpe*», Botan. Centralblatt 1889.

— «Woher stammen die Laubmoose der erratischen Blöcke der schweizerischen Hochebene und des Jura?» Ber. der Schweizer. Botan. Ges. IV 1894.

— Notice sur une mycose du sporange des mousses. Rev. bryol. 1889.

— Etude de la Flore bryologique du Valais. Bull. Soc. Murithienne 1891.

— Un *Hypopterygium* en France. Rev. bryol. 1913.

— Additions à la Flore des Mousses suisses. Ie Série, Bull. Soc. Murithienne XL 1916—18.

— Contribution à l'étude de l'édaphisme physico-chimique. Bull. Soc. vaudoise Sc. nat. 1919.

— Nouvelles additions et rectifications à la Flore des Mousses de la Suisse. IIe Série. Bull. Soc. vaud. Sc. nat. 1920.

— Nouvelles additions et rectifications à la Flore des Mousses de la Suisse. IIIe Série. Bull. Soc. vaud. Sc. nat. 1921.

— Les Mousses du vignoble de Lavaux. Mém. Soc. vaud. Sc. nat. 1. 1922.

— Les mousses propagulifères. Rev. bryol. 1923 (a).

— Nouvelles additions et rectifications à la Flore des Mousses de la Suisse IVe Série. Bull. Soc. vaud. Sc. nat. 1923 (b).

— Essais d'actino-réfractométrie. Bull. Soc. vaud. Sc. nat. 55 1923 (c).

— Les muscinées et la réaction du substrat. Rev. bryol. 1924.

AMANN J. et MEYLAN C. Etude de la Flore bryologique du Haut-Jura moyen. Bull. Soc. Botan. suisse VI 1896.

AMANN J., MEYLAN C. et CULMANN. P. Flore des Mousses de la Suisse. Vol. I et II. Publications de l'Herbier Boissier. Lausanne 1912.

AMBERG K. Der Pilatus in seinen pflanzengeograph. und wirtschaftl. Verhältnissen. Mitt. naturf. Ges. Luzern 7 1916.

ARNELL H. W. Zur Moosflora des Lena-Tales. K. Svenska Vetensk. Akad. Stockholm 1875.

— De skandinaviska Loffmossornas Kalendarium. Upsala 1875, et Bryologist 1905 p. 41.

ARNELL H. W. et JENSEN C. Moose des Sarekgebietes. Stockholm 1907.

ARRHENIUS O. Bodenreaktion und Pflanzenleben. Leipzig 1922.

— Distribution of the species over the area. Medd. Vet. Akad. Nobelinst. Stockholm 1920.

— Kalkfrage, Bodenreaktion und Pflanzenwachstum. Leipzig 1922.

AXELL-BLYTT. Die Theorie der wechselnden kontinentalen und insularen Klimate. Englers Botan. Jahrbuch 2 1881.

BASTIT E. Recherches anatomiques et physiologiques sur la tige et la feuille des Mousses. Thèse Paris 1891.

BÉGUINOT A. Contribuzione alla Bryologia dell' Arcipelago toscano. Nuovo Giornale botan. italiano. X 1903.

BEQUAERT J. On the dispersal by flies of the spores of certain mosses of the family Splachnaceae. The Bryologist Jan. 1921 p. 1.

BERGGREN A. Musci et Hepaticae Spetsbergenses. Kongl. Svenska vetensk. Akad. Handl. XIII 1875.

BOLLETER R. Vegetationsstudien aus dem Weisstannental. Jahresber. St. Gall. Naturwiss. Ges. 1920—21.

BRAUN-BLANQUET J. Die Vegetationsverhältnisse der Schneestufe in den Rätisch-Lepontinischen Alpen. Denkschriften Schweiz. Naturf. Ges. 1913.

— Eine pflanzengeographische Exkursion durchs Unterengadin und in den Schweiz. Nationalpark. Pflanzengeogr. Kommission der Schweiz. Naturforsch. Ges. Zürich 1918.

— Versuch einer Synchronosierung des Quartär im südwestlichen Europa. Sitz. Ber. der Naturforsch. Ges. Zürich 29 IV 1919.

— Prinzipien einer Systematik der Pflanzengesellschaften auf floristischer Grundlage. Jahresber. St. Gall. Naturwiss. Ges. 1921.

BRAUN-BLANQUET J. unter Mitwirkung von JENNY H. Vegetationsentwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen. Denkschriften der Schweiz. Naturf. Ges. LXIII 2 1926.

BRIQUET J. Le développement des Flores dans les Alpes occidentales. Rés. Congrès Botan. Vienne 1905.

— Caractères résumés des principaux groupes des Formations végétales. Ann. du Conservatoire et du Jardin botanique de Genève. XXV 1920.

BROCKMANN-JEROSCH H. Geschichte und Herkunft der schweizer. Alpenflora 1903.

— Über die an seltenen Pflanzenarten reichen Gebiete der Schweizer Alpen. Verhandl. Schweiz. Naturf. Ges. 1906.

— Die Flora des Puschlav und ihre Pflanzengesellschaften. Leipzig 1907.

— Die fossilen Pflanzenreste des glazialen Delta bei Kaltbrunn ... Jahrb. St. Gall. Naturf. Ges. 1909.

— Der Einfluss des Klimacharakters auf die Vegetation ... etc. Englers Jahrb. IL Beibl. 1913.

— Die Vegetation des Diluviums in der Schweiz. Verhandl. Schweiz. Naturf. Ges. 1920 p. 58.

— Die Vegetation der Schweiz. Beiträge zur geobotan. Landesaufnahme. Heft 12. Zürich 1923, 1928 ...

BROCKMANN-JEROSCH H. und RÜBEL E. Die Entstehung der Pflanzengesellschaften nach ökologisch-physiognom. Gesichtspunkten. Leipzig 1912.

BROTHERUS V. F. Die Laubmoose Fennoskandias. Soc. pro Fauna et Flora Fennica. Helsingfors 1923.

— Musci. in Englers natürl. Pflanzenfamilien. II. Aufl. 1924.

BRUNIES S. *Carex baldensis* L. und *Aethionema saxatile* (L.) R. Br. im Kanton Graubünden. Bull. Herbier Boissier 1902 Nr. 4.

— Die Flora des Ofengebietes, Chur 1906.

BRYHN N. Beobachtungen über das Ausstreuen der Sporen bei den Splachnaceen. Biolog. Centralblatt 1897.

BÜHRER C. La sécheresse de l'hiver 1920—21. Bull. Soc. Murithienne 1920—21 p. 109.

BURCHARD O. Herbststudien eines Bryologen. Deutsche Botan. Monatsschrift. 1890.

CHODAT R. Les dunes lacustres de Sciez et les garides. Bull. Soc. Botan. Suisse XII 1902.
— Ecologie de l'Anthocyane. Actes. Soc. helv. Sc. nat. Lausanne 1909 p. 159.
— Principes de Botanique. IIIe Ed. 1921.

CHODAT F. La concentration en ions Hydrogène du sol et son importance pour la constitution des formations végétales. Institut Botan. de l'Université de Genève Xe Série fasc. 1924.

CHRIST H. Das Pflanzenleben der Schweiz. Basel 1879.
— Geographie der Farne. Jena 1910.

COPPEY M. A. Les Muscinées des environs de Nancy. Bull. Soc. des Sciences Nancy 1908.

COESFELD R. Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose. Inaug. Dissert. Rostock 1892.

CORRENS C. Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge. Jena 1899.

COVILLE F. V. The formation of Leafmold. Annual Report of the Smithsonian Institute 1913. p. 333.

DAHM. Beziehungen der Sphagnaceen . . . zum Kalkkarbonat. Jahrbücher für wiss. Botanik 65 B. 16, 1926.

DENIS M. Esquisse de la végétation de Yeun Elez (Finisterre). Bull. Soc. Linn de Normandie t. V. 1922.

DIEDERICHS R. Über die fossile Flora der mecklemburg. Torfmoore. Preisschrift der Landesuniversität. Rostock 1894.

DÜGGELI M. Pflanzengeographische und wirtschaftliche Monographie des Sihltales bei Einsiedeln. Zürich 1903.

DU RIETZ G. E. Zur methodologischen Grund'age der modernen Pflanzensoziologie. Upsala 1921.

FOREL F. A. Le Léman. Lausanne. 1892—1904.

FREY E. Die Vegetationsverhältnisse der Grimselgegend, ... etc. Jahrb. Philosoph. Fakultät II Univers. Bern 1921.

FRÜH J. und SCHRÖTER C. Die Moore der Schweiz mit Berücksichtigung der gesamten Moorfrage. Beitr. zur Geologie der Schweiz, herausgegeben von der geolog. Kommission der Schweiz. Naturf. Ges. Geotechnische Serie III. Liefer. Bern 1904.

FURRER E. Neue Wege zur Erforschung der nacheiszeitlichen Waldgeschichte (Pollenanalyse). Zeitschr. f. Forstwesen 1928.

GAMS H. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Vierteljahresschrift der Naturf. Ges. Zürich 1918.
— Remarques sur le développement postglaciaire des Alpes et de l'avant-pays alpin. Bull. Soc. Murithienne XLII 1924 p. 164.
— Zur Geschichte einiger Wassermoose. Verhandl. des internat. Vereins für Limnologie. Moskau 1925, 1926.
— Von den Follatères zur Dent de Morcles. Vegetationsmonographie aus dem Wallis. Pflanzengeogr. Kommission der Schweiz. Naturf. Ges. Beiträge zur geobotan. Landesaufnahme 15. Bern 1927.

GAMS H. et NORDHAGEN R. Postglaziale Klimaänderungen und Erdkrustenbewegungen in Mitteleuropa. Mitteil. der Geograph. Ges. München 1923.

GAYET L. A. Recherches sur l'embryogénie et l'archégone chez les Muscinées. Ann. Sciences nat. VIII III 1897.

GOEBEL K. Über die Sporenausstreuung bei den Laubmoosen. Flora, Ergänzungsb. I. Teil 1895.
— Organographie der Pflanzen. Bryophyten. 2. Aufl. Jena 1915—1918.

GOLA G. Studi sui rapporti tra la distribuzione delle plante e la costituzione fisico-chimica del suole. Annali di Botan. 1905.
— Saggio di una teoria osmotica dell'edafismo. Ibid. 1910.
— Osservazione sopra i liquidi circolanti nel suole... Annali R. Acad. di Agricoltura di Torino. 1911.
GRADMANN R. Pflanzenleben der schwäbischen Alb. Tübingen 1900.
GREBE C. Beobachtungen über die Schutzvorrichtungen xerophiler Laubmoose gegen Trocknis. Hedwigia LII p. 1 1912.
— Studien zur Biologie und Geographie der Laubmoose. Hedwigia LIX p. 1 1918.
GRIMME A. Die Blütezeit deutscher Laubmoose und die Entwicklungsdauer ihrer Sporogone. Hedwigia 1903.
GUYOT H. Le Valsorey. Esquisse de Botanique géographique et écologique. Matériaux pour le levé géobotanique de la Suisse. 8. 1920.
GYÖRFFY J. A Molendoak fojai tagolodasa es... A. M. T. Akademia III 1921.
HABERLANDT G. Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose. Pringsheims Jahrb. für wiss. Botanik XVII III 1886. Berlin.
HEER O. Die Urwelt der Schweiz. Zürich 1865.
HENNEN J. A propos de Desmatodon cernuus Br. eur. Bull. Soc. r. de Botan. de Belgique. 1924.
HENRY E. Les sols forestiers. Paris 1908.
HERZOG TH. Die Laubmoose Badens. Bull. Herbier Boissier 1904—1906.
— Theorie und Tatsachen der Moosverbreitung und die Rolle des Peristomapparates. Goebel Festschrift. Flora 1925.
— Geographie der Moose. Jena 1926.
HESSELBO A. The Botany of Iceland. Vol. I 4 The Bryophytes of Iceland. Copenhagen and London 1912—1918.
HÖHN W. Über die Flora und Entstehung unserer Moore. Mitteil. Naturwiss. Ges. Winterthur 1917—1918.
IRMSCHER E. Über die Resistenz der Laubmoose gegen Austrocknung und Kälte. Pfringsheims Jahrb. für wiss. Botanik L. p. 387—449, 1912.
JACCARD P. Lois de distribution florale dans la zone alpine. Bull. Soc. vaudoise Sc. nat. 1901.
JACCARD P. et AMANN J. Etude sur la Flore du Vallon de Barberine. Bull. Soc. vaudoise Sc. nat. 1897.
JÄGGLI M. Il Delta della Maggia e la sua vegetazione. Commission phytogéogr. de la Soc. helvet. Sc. nat. Zurich 1922.
— I Muschi e le epatiche del Colle di Sasso Corbaro presso Bellinzona. IV Contributo alla briologia ticinese. Boll. Soc. ticin. Sc. nat. 1925.
JANZEN P. Moosmosaik. 34 Ber. Westpreuss. Botan.-zoolog. Ver. Danzig 1912 p. 239-256.
— Die Blüten der Laubmoose. Hedwigia 1921 p. 163.
JENNY H. Die alpinen Böden, in BRAUN-BLANQUET Vegetationsentwicklung... etc. 1926.
JOSEPHY G. Pflanzengeographische Beobachtungen auf einigen schweizerischen Hochmooren. Mitt. aus dem Botan. Museum der Universität Zürich 1920.
KELLER P. Pollenanalytische Untersuchungen an Schweizer Mooren, etc. Veröffentl. des Geobotan. Instituts Rübel, Zürich H. 5. 1928.
KERN F. Die Moosflora des schweiz. Naturschutzparkes. Jahresber. der Schlesischen Ges. f. vaterl. Kultur. p. 51 1913.
KERNER V. MARILAUN A. Pflanzenleben. Leipzig 1887.
KESSLER B. Zur Ökologie der Laubmoose. Dissert. Strassburg 1913.

KIHLMANN A. O. Pflanzenbiologische Studien aus Russisch Lappland. Acta Soc. pro Fauna et Flora fennica Vol. VI p. 45.

KLEBS G. Über den Einfluss des Lichtes auf die Fortpflanzung der Gewächse. Biolog. Centralblatt 15 XI 1893.

KNUCHEL W. Mitteil. der schweizer. Centralanstalt für das forstliche Versuchswesen. Zürich 1914.

KOCH W. Die Vegetationseinheiten der Linthebene. Jahresber. St. Gall. Naturwiss. Ges. 1923.

KOTILAINEN M. J. Beobachtungen über die Moosvegetation und Moosflora in N W Enontekio in Lappland. Acta Soc. pro Fauna et Flora Fennica. 1924.

— Untersuchungen u. d. Beziehungen zw. der Pflanzendecke der Moore und der Beschaffenheit, bes. d. Reaktion des Torfbodens. Helsingfors 1928.

LAMMERMAYR L. Die grüne Pflanzenwelt der Höhlen. Denkschr. der k. Akadem. d. Wissensch. LXXVIII p. 325—364. 1912.

LEVIER E. Località ed altitudine di alcuni Muschi dell' Imalaia che trovansi pure in Europa. Boll. Soc. botan. ital. p. 105 1903.

LIMPRICHT G. Die Laubmoose. Rabenhorst Kryptog. Flora 1890—1904.

LINDBERG S. O. Forteckning ofver Spetsbergmosser insamelde 1858 och 1861. Stockholm 1866.

LINDBERG S. O. et H. W. ARNELL. Musci Asiae borealis. K. Svenska Vet. Akad. Handl. 1890.

LOESKE L. Studien zur vergleichenden morphologischen und phylogenetischen Systematik der Laubmoose. Berlin 1910.

— Bryologische Notizen. Herbarium Nr. 62 1922.

— Der Einfluss des Wassers auf Papillen und Mamillen. Folia cryptogamica 1926.

LORCH W. Beiträge zur Anatomie und Biologie der Laubmoose. Flora 1894 p. 457.

LORENTZ P. G. et L. MOLENDO L. Moosstudien. Leipzig 1864.

LÜDI W. Die Sukzession der Pflanzenvereine ... etc. Mitteil. Naturf. Ges. Bern 1919.

LÜTSCHG O. Über Niederschlag und Abfluss im Monte Rosa-Gebiet. Verhandl. Schweiz. Naturf. Ges. 1923.

MAGDEBURG P. Neue Beiträge zur Kenntnis der Ökologie und Geographie der Algen der Schwarzwaldhochmoore. Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. B. XXIV.

MALTA N. Versuche über die Widerstandsfähigkeit der Moose gegen Austrocknung. Acta Univers. Latviensis 1921.

— Über die Lebensdauer der Laubmoossporen. Ibidem 1922.

— Das kritische *Orthotrichum callistomum* v. FISCHER-OOSTER, etc. Acta Horti Botan. Univ. Latviensis III 1928 p. 55.

MASSART J. Essai de Géographie botanique des districts littoraux et alluviaux de la Belgique. Extrait du Recueil de l'Institut botanique Leo Errera T. VII. Bruxelles 1907.

MESSIKOMMER E. Biolog. Studien im Torfmoor von Robenhausen. Zürich 1927.

MEVIUS W. Beiträge zur Physiologie kalkfeindlicher Gewächse. Jahrb. für wiss. Botanik p. 147 1921.

MEYLAN C. Catalogue des Mousses du Jura. Bull. Soc. vaud. Sc. nat. XLV 1905 p. 48.

— La Flore bryologique des blocs erratiques du Jura. Ibidem XLVIII 1912 p. 49-70.

— Les Hépatiques de la Suisse. Beitr. zur Kryptogamenflora der Schweiz Vol. VI Fasc. 1 Zürich 1924.

MOLENDO L. Moosstudien in den Allgäuer Alpen. Jahresber. Naturhistor. Verein Augsburg 1865.

— Bayerns Laubmoose. Ber. naturf. Verein Passau. 1875.

MORTON FR. und GAMS H. Höhlenpflanzen. Spelaelogische Monographien. 5. Wien 1925.
MÜLLER H. Ökologische Untersuchungen in den Karrenfeldern des Sigriswilergrates. Ber. Schweizer. Botan. Ges. 1921.
MÜLLER K., Freiburg. Untersuchungen über die Wasseraufnahme durch Moose. Jahresber. f. wiss. Botanik XLVI p. 587.
NATHORST A. Über den gegenwärtigen Standpunkt unserer Kenntnisse von dem Vorkommen fossiler Glazialpflanzen. Bihang tell k. Svenska Vet. Akad. Handlingar Bd. 17 III.
NEGRI G. Su un musco cavernicolo. Rendiconti della r. Academ. dei Lincei Sed. 15 II 1920.
— La vegetazione di Monte Braco (Saluzzo). Memorie Soc. ital. delle Scienze Roma 1920.
NEUWEILER E. Beiträge zur Kenntnis schweizer. Torfmoore. Arbeiten aus dem botan. Museum des eidgen. Polytechnikum. 1901.
ODEN S. Bodenkundliche Forschungen. Revue internat. de Pédologie. 1920.
OEHLMANN. Vegetative Fortpflanzung der Sphagnaceen. Braunschweig 1898.
OETTLI M. Beiträge zur Ökologie der Felsflora. Jahrb. St. Gall. Naturf. Ges. 1905.
OLTMANS F. Über die Wasserbewegung in der Moospflanze und ihren Einfluss auf die Wasserverteilung im Boden. Inaug. Dissert. Breslau 1884.
PARIS E. G. Index bryologicus Ed. II Paris 1904.
PAUL H. Zur Kalkfeindlichkeitsfrage der Torfmoose. Jahresber. d. deutschen botan. Ges. 3 1906.
— Die Kalkfeindlichkeit der Sphagna und ihre Ursachen... Mitteil. k. Bayr. Moorkulturanstalt. Stuttgart 1908.
PENCK A. und E. BRÜCKNER. Die Alpen im Eiszeitalter. Vol. 2 et 3. Leipzig 1909.
PFAEHLER A. Etude biologique et morphologique sur la dissémination des spores chez les mousses. Lausanne 1924.
PFEFFER W. Bryogeographische Studien aus den Rhätischen Alpen. Neue Denkschr. der allgem. schweizer. Ges. XXVII 1871.
PICTET A. La génétique expérimentale dans ses rapports avec la variation et l'évolution. Actes Soc. helvet. Sc. nat. Berne 1922. p. 151.
PODPERA T. Einige Bemerkungen zur geograph. Verbreitung der Laubmoose in Mitteleuropa. Englers Botan. Jahrb. 1902. 31.
QUELLE Dr. Göttingens Moosflora. 1902.
RAMANN. Organogene Ablagerungen der Jetztzeit. Neues Jahrbuch f. mineralog. Geologie u. Paleontologie. Beilage X. 1895—1896.
RENAULD F. et CARDOT J. Musci Americae septentrien. Revue bryolog. 1892 p. 65 et 1893 p. 109.
RICKLI M. Die den 80° N erreichenden oder überschreitenden Gefässpflanzen. Vierteljahrsschrift der Naturf. Ges. Zürich 1917.
RÖLL J. Nordamerikanische Laubmoose. Hedwigia 1893 p. 181.
RÜBEL E. Lichtklima der Bernina. Verhandl. d. Schweiz. Naturf. Ges. Zürich LIII 1908.
— Pflanzengeographische Monographie des Berninagebietes. Englers Botan. Jahrb. XLVII 1912.
— Anfänge und Ziele der Geobotanik. Vierteljahrsschrift der Naturf. Ges. Zürich 1917.
ROTH G. Die europ. Laubmoose. Berlin 1904.
SACHS J. v. Handbuch der experiment. Physiologie der Pflanzen. 1865.
SAPEHIN A. A. Laubmoose des Krimgebirges in ökol. u. floristischer Ansicht. Englers Botan. Jahrb. Beil. 3 1911.

SCHADE F. A. Pflanzenökologische Studien an den Felswänden der Sächsischen Schweiz. Englers Botan. Jahrb. XLVIII 1912.

— Über den mittleren jährlichen Wärmegenuss von *Webera nutans*... und *Leptoscyphus Taylori*... im Elbsandsteingebirge. Ber. Deutsch. Botan. Ges. 35 1917.

SCHARFF. On the origin of the European Fauna. Proceedings of the Royal Irish Academy. July 1897.

SCHIFFNER V. Neue Mitteilungen über Nematoden-Gallen an Laubmoosen. Hedwigia 1906 p. 159—172.

SCHIMPER W. P. Recherches anatomiques et morphologiques sur les Mousses. Strassbourg 1848.

— Traité de Paléontologie végétale. T. I p. 232—254 1869.

— Synopsis muscorum europaeorum Ed. II 1876.

SCHIMPER A. F. W. Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1898.

SCHLAGINTWEIT A. et H. Neue Untersuchungen über die Physikalische Geographie und die Geologie der Alpen. Leipzig 1854.

SCHMIDT W. Die Verbreitung von Samen und Blütenstaub durch die Luftbewegung. Öster. botan. Zeitschr. 1918.

SCHRÖTER C. Notes sur quelques associations de plantes rencontrées pendant les excursions en Valais. Bull. Soc. botan. de France 1894.

— Die Alpenflora der Schweiz und ihre Anpassungserscheinungen. Zürich 1906.

— Pflanzenleben der Alpen Ed. II, Zürich 1924.

SCHRÖTER C. und KIRCHNER O. Die Vegetation des Bodensees. II p. 8. Schriften des Ver. f. Geschichte des Bodensees... H. XXII. Lindau 1902.

SENN G. Die Dunkellage der Chlorophyllkörper. Verhandl. der Schweiz. Naturf. Ges. in Winterthur 1904.

— Untersuchungen über die Physiologie der Alpenpflanzen. Actes Soc. helvet. Sc. nat. Bern. 1922. p. 154.

SIEGRIST R. Die Auenwälder der Aare. Jahresber. d. Aarg. Naturf. Ges. 1913.

SIEGRIST R. und GESSNER. Über die Auen des Tessinflusses. C. Schröters Festschrift. 1925.

SORDELLI. La filliti della folla d'Induno. Atti Soc. ital. Sc. nat. XXI 1877.

SORENSEN S. P. L. Etudes enzymatiques,... Comptes Rendus des travaux du Labor. de Carlsberg, Vol. 8 1909.

SPALDING V. M. Problems of local distribution in arid regions. Ann. Report Smithson. Institute. p. 454 1909.

STÄGER R. Messungen der Temperaturen in hochalpinen Quellen bezw. Quellfluren. Actes Soc. helvet. Sc. nat. Fribourg 1926 p. 208.

STARK P. Die Moore des badischen Bodenseegebietes. Ber. Naturf. Ges. zu Freiburg i. B. 1925.

STEBLER E. G. und SCHRÖTER C. Beiträge zur Kenntnis der Matten und Weiden der Schweiz... Landwirtschaftl. Jahrb. der Schweiz. 6. Zürich 1892.

STEIGER E. Demonstration einiger bemerkenswerter Arten aus der Laubmoosflora des Rheintales. Verh. Schweiz. Naturf. Ges. Schaffhausen 1921.

— Die Flora des Naturschutzreservates an der Rheinhalde oberhalb Basel. Laubmoose in A. BECHERER, E. STEIGER und G. LETTAU. Verh. Naturf. Ges. Basel XXXIII 1922.

TARAMELLI. L'epoca glaciale in Italia. Atti Soc. ital. per l'avanzam. delle Scienze 1910 p. 235—275.

TIMM R. Das Peristom der Laubmoose und seine Funktion. Verhandl. Naturw. Ver. Hamburg 1909.

THURMANN J. Essai de Phytostatique appliquée à la chaîne du Jura et aux contrées environnantes... etc. Berne 1849.

TREBOUX O. Die Keimung der Moossporen in ihrer Beziehung zum Lichte. Ber. d. deutsch. Botan. Ges. 1905.

ULOTH W. Beiträge zur Flora von Kurhessen. Flora 1861 p. 116.

VACCARI L. La Flora nivale del Monte Rosa. Bull. Flore Valdôtaine 1911.

VAUPEL F. Beiträge zur Kenntnis einiger Bryophyten. Flora Heft 3 1903.

VOGT M. Bryophyten aus dem Toggenburg... etc. Jahresber. St. Gall. Naturf. Ges. 1920—1921.

WARMING E. und GRAEBNER P. Eug. Warmings Lehrbuch der ökolog. Pflanzengeographie III. Aufl. Berlin 1918.

WARNSTORF C. Kryptogamenflora der Mark Brandenburg. Laubmoose. Leipzig 1906.

WATSON W. Xerophytic adaptations of Bryophytes in relation to habit. The New Phytologist XIII 1914.

— Sphagna, their habitats, adaptations and associates. Annals of Botany October 1918.

WEBER J. Geologische Wanderungen durch die Schweiz. Clubführer des S.A.C. Chur und Zürich 1911—1915.

WETTER E. Ökologische Felsflora kalkarmer Gesteine. Jahresber. St. Gall. Naturw. Ges. 1917—1918.

WIESNER J. Untersuchungen über den Lichtgenuss der Pflanzen... Sitzungsber. Wiener Akad. CIV. 1895.

— Der Lichtgenuss der Pflanzen. Leipzig 1907.

Table synoptique des matières

Page

Sommaire VII

Préface IX

Introduction, généralités et définitions 1

Ire partie: Bryogéographie écologique. I. Autoécologie 8

A. Facteurs climatiques 8

a) Facteurs énergétiques 8

1° Radiation totale 8

2° Radiation thermique: chaleur 9

Conditions générales 9

Biologie 13

Biomorphoses (thermomorphoses) 15

Statistique 17

3° Lumière 23

Caractères d'adaptation. 29

Biomorphoses (photomorphoses). 35

Statistique 36

b) Facteurs matériels 41

1° Humidité 41

Mousses aquatiques 41

Radiation totale et lumière 47

Radiation thermique 48

Conditions physico-chimiques et chimiques . . . 50

Mousses aériennes 52

Mousses hydrophiles 58

Hydromorphoses et formes saisonnières 59

Mousses hygrophiles 60

Brouillard, rosée 60

Pluie, neige 61

2° Sécheresse 62

Xéromorphoses 68

Etude statistique 69

3° Le vent 70

Biomorphoses 72

B. Facteurs édaphiques: le terrain 72

Mousses terricoles 77

» des cultures 77

» lignicoles et arboricoles 82

» saxicoles 84

Page

Espèces diédaphiques et espèces sœurs 85
Action des mousses saxicoles sur le substrat 87
Statistique 88
Edaphisme chimique et physico-chimique 88
Influence des sels calcaires 89
Espèces calcifuges 96
» franchement calciphiles 99
Statistique 100
Mousses gypsophiles 101
Mousses halophiles 101
Epharmoses et biomorphoses d'ordre chimique . . 103
Edaphisme physico-chimique 105
Réaction chimique dépendant de l'ionisation . . . 105
Méthode expérimentale 107
Action sur les microorganismes 109
Variation de la réaction 109
Observations 113
Epharmoses dues à la réaction 117
Concentration osmotique des liquides du sol 117
Remarques générales et conclusions 121

C. Facteurs biotiques 123
Conquête et défense du terrain 123
Symbioses 128
Durée de la vie des mousses 132
Moyens de répansion et de dispersion 134
Appareil pour l'émission des spores 136
Dissémination des spores 143
Phénologie 147
Statistique 151
Biomorphoses d'ordre phénologique 152

D. Répartition altitudinale (verticale) des espèces 153
Conditions climatiques de la zone alpine 157
Mesures de température 160
Humidité et sécheresse 164
Neige 165
Facteurs biotiques: concurrence vitale et symbiose dans la zone alpine 166
Oréomorphoses 168
Etude statistique de la distribution zonale des mousses suisses. Limites altitudinales 173
Colonies erratiques 175
Elément monozonal 176
» dizonal 178
» trizonal 183
» tétrazonal 184
Remarques générales 185
Conclusions statistiques 186
Limites boréales des mousses des Alpes suisses 199

Page

II. Synécologie des mousses de la Suisse 204
Relevé sociologique des peuplements et sociétés locales des mousses 210
Variation et succession des associations dans le temps . . 214
La forêt 218
Fruticée 234
Lande 236
Steppe 238
Toundra 240
Lande et prairie alpine microthermique 241
Vallécules nivales 245
Prairies et cultures des régions inférieur et moyenne . . 247
Psammée 248
Phellée 251
Cremnée: rocher, blocs, murs 252
Cremnée pariéto-culminale 267
Cremnée littorale et ripariale 269
Cremnée erratique des zones inférieures 271
Murs 274
Succession des mousses muricoles 277
Marécages, marais, tourbières 280
Sociétés fonticoles 281
Marais tourbeux 284
Sagnes, marais bombés 289
Succession des associations dans les marais . . . 295
Sociétés aquatiques 295

IIme partie: Bryogéographie floristique et génétique (chorologie) 300
Eléments de la flore 300
a) Eléments géographiques 300
I. Répartition européenne des mousses suisses 300
Groupe ubiquiste européen 300
central-européen 302
atlantique-européen et atlantique-méditerranéen 302
méditerranéen 306
méridional-européen 308
boréal-alpin et subarctique-alpin 308
alpin (oréophytes) 313
II. Répartition mondiale des mousses suisses 316
Groupe cosmopolite mondial 316
holoarctique et panboréal 317
européen-nordaméricain 318
eurosibérien 319
européen-oriental 319
européen-africain 319
européen proprement dit 320
Statistique 320
Espèces manquant à la flore suisse 320

Page

b) Eléments génétiques 322
Mousses fossiles 323
Exotisme et archaïsme 327
Epoque tertiaire 329
» quaternaire 337
» postglaciaire 346
Reliquats nordiques des marais 352
Résumé du postglaciaire 355
Rôle de l'édaphisme chimique pour le peuplement et l'immigration 355
Origine de la florule des blocs erratiques 356
Considérations générales et phylogénétiques 357
Formation des espèces à partir des types ancestraux . . 359

Répartition régionale (horizontale) des mousses de la Suisse . . 362

Régions 364
Région insubrienne 365
Statistique 374
Région rhodanienne 375
Statistique 386
Région rhénane 388
Région du Plateau suisse 391
Sous-région des lacs 392
Sous-région des collines 394
Les marais 397
Le Jura 398
Les Alpes 406
Espèces calcifuges 417
» calciphiles 418
Zones 419
Districts riches et districts pauvres 422
Flore arctique et flore alpine 424
Oréophytes et endémismes alpins 425
Etude statistique 426

Index bibliographique 439

Table des matières 447

Table des figures, planches et cartes 451

Table des figures, cartes et planches

page

Fig. 1 *Funaria hygrometrica.* Position des grains de chlorophylle 33
» 2 Stomates phanéropores, hémipériphrastes et cryptopores des Orthotrichs 34
» 3 Carte. Répansion européenne d'espèces de l'élément atlantique I . . 303
» 4 do., II 305
» 5 Carte. Répansion européenne d'espèces de l'élément méditerranéen. . 307
» 6 Carte. Répansion européenne d'espèces de l'élément méridional . . . 309
» 7 Carte. Répansion européenne d'espèces de l'élément boréal (reliquats glaciaires) 312
» 8 Carte. Répansion schématique de quelques espèces de l'élément alpin dans la chaîne des Alpes 345
» 9 *Tortula (Syntrichia) spuria* Am. et *T. desertorum* Broth. 381
» 10 Carte. Dispersion en Suisse de quelques espèces méridionales-méditerranéennes 431
» 11 Carte. Dispersion en Suisse de quelques espèces atlantiques-occidentales 433
» 12 Carte. Dispersion en Suisse de quelques espèces de la florule littorale des lacs et grands cours d'eau 435
» 13 Carte. Dispersion en Suisse de quelques espèces alpines et arctiques-alpines 437

Carte de la Suisse (hors-texte). Répartition régionale

Planches

Pl. I Fig. 1 *Aulacomnium palustre* fo. *typica*
» 2 *do.* fo. *fluitans* (hydromorphose)
» II Fig. 1 *Braunia alopecura*
» 2 *Bartramia Halleriana,* forme haut-alpine (oréomorphose)
» 3 *do.* fo. *typica*
» III Fig. 1 *Breutelia arcuata*
» 2 *Bryum Schleicheri* var. *latifolium*
» IV Fig. 1 *Bryum compactum* (oréomorphose)
» 2 *B. orthocarpum*
» 3 *Cinclidium stygium*
» V Fig. 1 *Cinclidotus danubicus*
» 2 *Climacium dendroides,* hydrorhéomorphose
» VI Fig. 1 *do.,* forme hydrostatique
» 2 *do.* fo. *typica*
» VII Fig. 1 *Dicranodontium longirostre* à feuilles caduques
» 2 *Dicranum undulatum*

Pl. VIII Fig. 1 *Eurynchium Vaucheri* var. *fagineum*
» 1bis *do.* fo. *typica*
» 2 *Ctenidium procerrimum*

» IX Fig. 1 *Diobelon squarrosum* var. *frigidum*
» 2 *Heterocladium heteropterum* (cryptomorphose)

» X Fig. 1 *Fontinalis gracilis* (rhéomorphose)
» 2 *F. livonica,* forme hydrostatique

» XI Fig. 1 *F. antipyretica* fo. *typica*
» 2 *Thuidium (Helodium) Blandowii*

» XII Fig. 1 *Hylocomium alaskanum* (arcto-oréomorphose)
» 2 *H. splendens* fo. *typica*

» XIII Fig. 1 *H. loreum*
» 2 *Hypnum (Calliergon) trifarium*

» XIV Fig. 1 *H. (Cratoneurum) sulcatum* var. *subsulcatum*
» 2 *Leptodon Smithii*

» XV Fig. 1 *Orthotrichum Lyellii*
» 2 *Barbula gigantea*
» 3 *Anomodon viticulosus,* forme nématodifère

» XVI Fig. 1 *Hypnum (Drepanocladus) hamifolium*
» 2 *H. (Calliergon) turgescens*

» XVII Fig. 1 *Meesea trichodes* var. *minor*
» 2 *do.* var. *alpina*
» 3 *do.* forma *typica*

» XVIII Fig. 1 *Mnium undulatum* fo. *typica*
» 2 *do.* fo. *aquatica* (hydromorphose)

» XIX Fig. 1 *Mnium hornum,* forme stérile du Jorat
» 2 *M. undulatum,* cryptomorphose
» 3 *do.* forme arboricole

» XX Fig. 1 *Mnium nivale* (oréomorphose)
» 2 *M. orthorrhynchum*
» 3 *M. spinosum*

» XXI Fig. 1 *Neckera jurassica* (oréomorphose)
» 2 *N. turgida*
» 3 *N. crispa*

» XXII Fig. 1 *Oreas Martiana*
» 2 *Octodiceras Julianum*
» 3 *Plagiothecium undulatum*

» XXIII Fig. 1 *Polytrichum alpinum* var. *septentrionale*
» 2 *Orthothecium strictum* (oréomorphose)
» 2bis *O. intricatum*
» 3 *Philonotis alpicola* var. *borealis* (arctomorphose)
» 3bis *do.* fo. *typica*

» XXIV Fig. 1 *Polytrichum sexangulare*
» 2 *Ptilium crista-castrensis*
» 3 *Pterygophyllum lucens*

Pl. XXV Fig. 1 *Rhacomitrium lanuginosum*, oréomorphose
» 2 *do.* fo. *typica*

» XXVI Fig. 1 *Rhynchostegium rusciforme* var. *simplicissimum* (rhéomorphose extrême)
» 2 *do.* fo. *typica*

» XXVII Fig. 1 *Rhytidium rugosum typicum*
» 2 *do.* var. *borealis* (oréomorphose)
» 3 *do.* var. *gracile* (sciamorphose)

» XXVIII Fig. 1 *Splachnum sphaericum* var. *gracile*
» 2 *Sphagnum molluscum*

» XXIX Fig. 1 *Thamnium alopecurum* fo. *typica*
» 2 *T. Lemani* (rhéomorphose abyssale)

» XXX Fig. 1 *T. alopecurum* var. *protensum* (hydromorphose)
» 2 *do.* var. *cavernarum* (cryptomorphose)

» XXXI Fig. 1 *Thuidium abietinum* fo. *typica*
» 2 *do.* var. *gracile* (sciamorphose)
» 3 *Zygodon gracilis*

» XXXII Fig. 1 *Voitia nivalis*
» 2 *Thuidium tamariscinum*

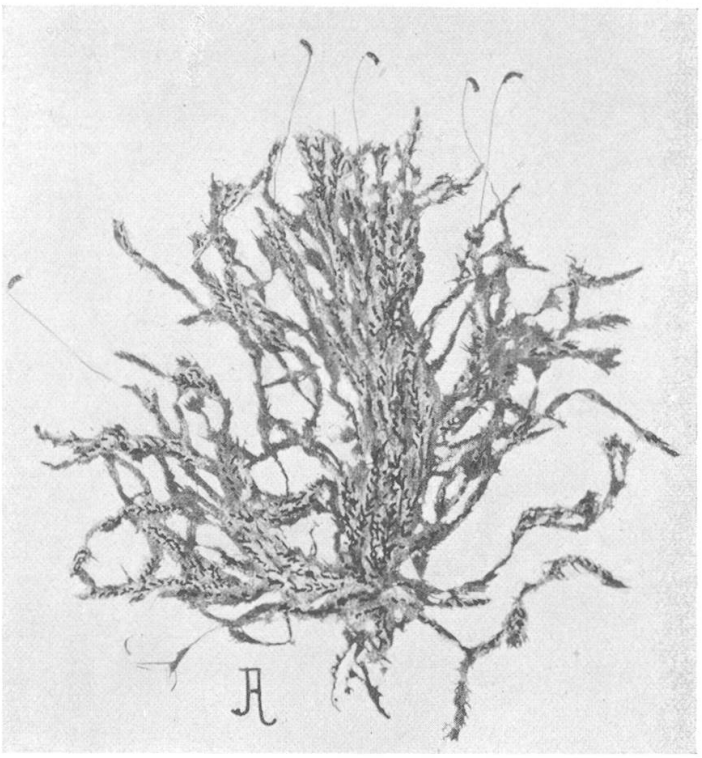


Fig. 1
Aulacomnium palustre Schw.
fo. *typica*

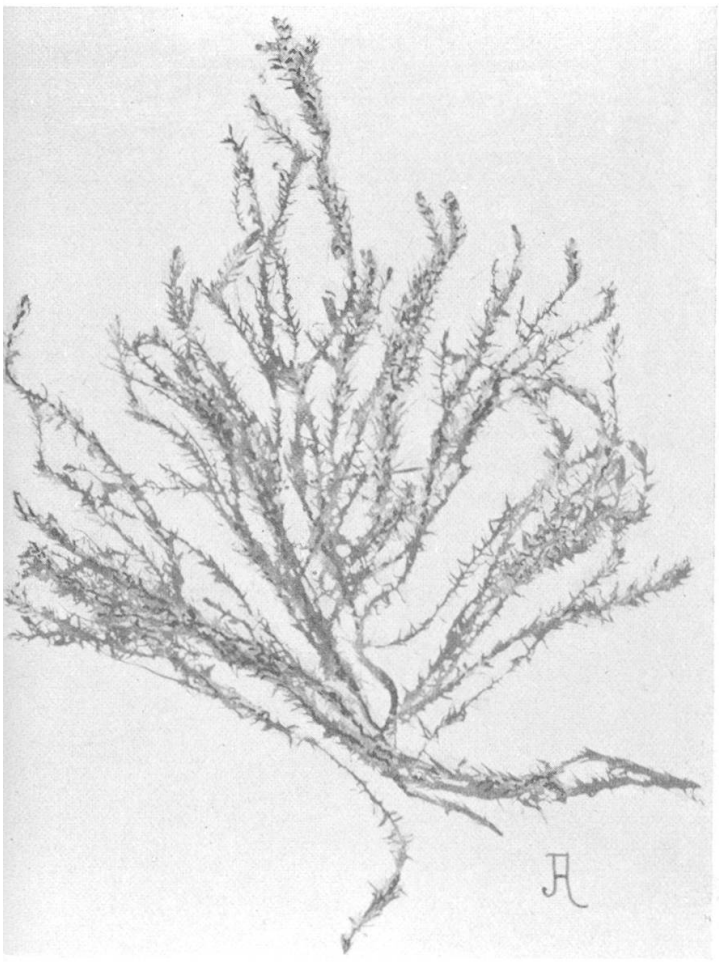


Fig. 2
Aulacomnium palustre fo. *fluitans*
(hydromorphose)

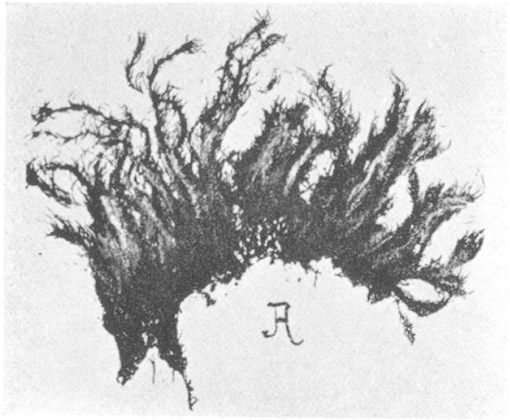


Fig. 2
Bartramia Halleriana Hedw.
fo. haut-alpine (oréomorphose)

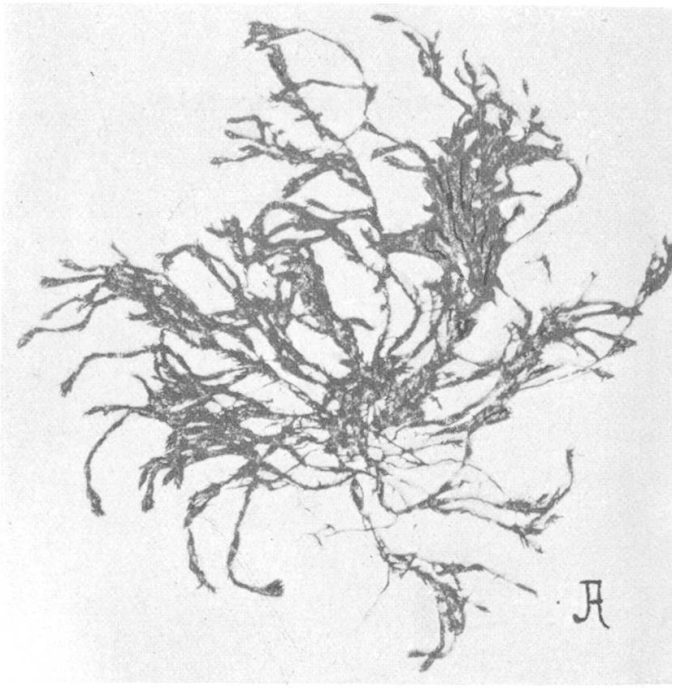


Fig. 1
Braunia alopecura (Brid.)

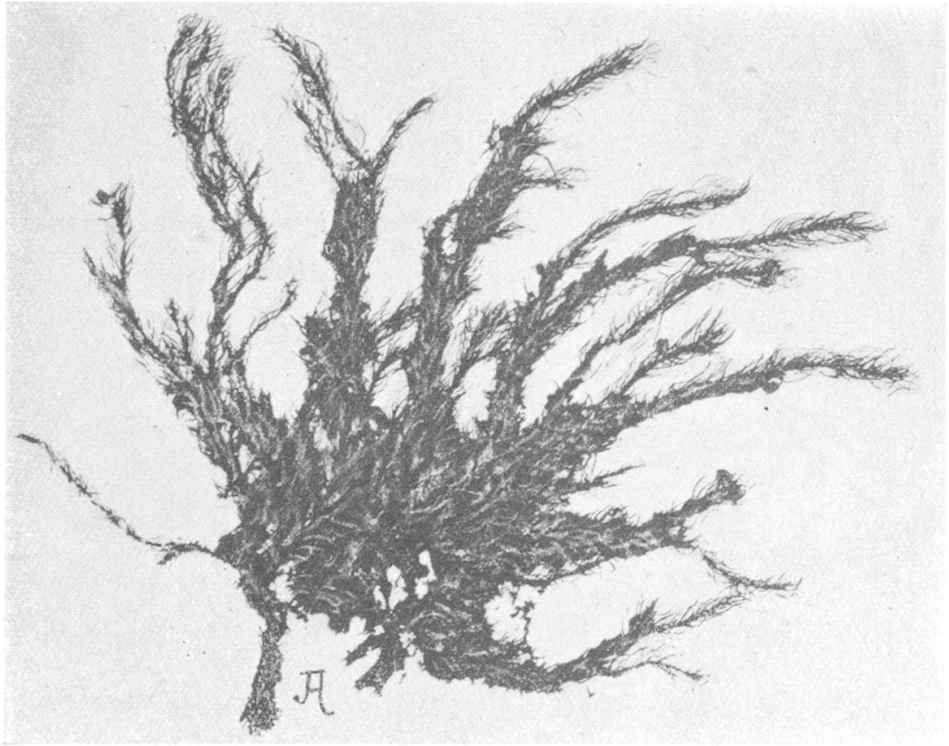


Fig. 3
Bartramia Halleriana fo. *typ*

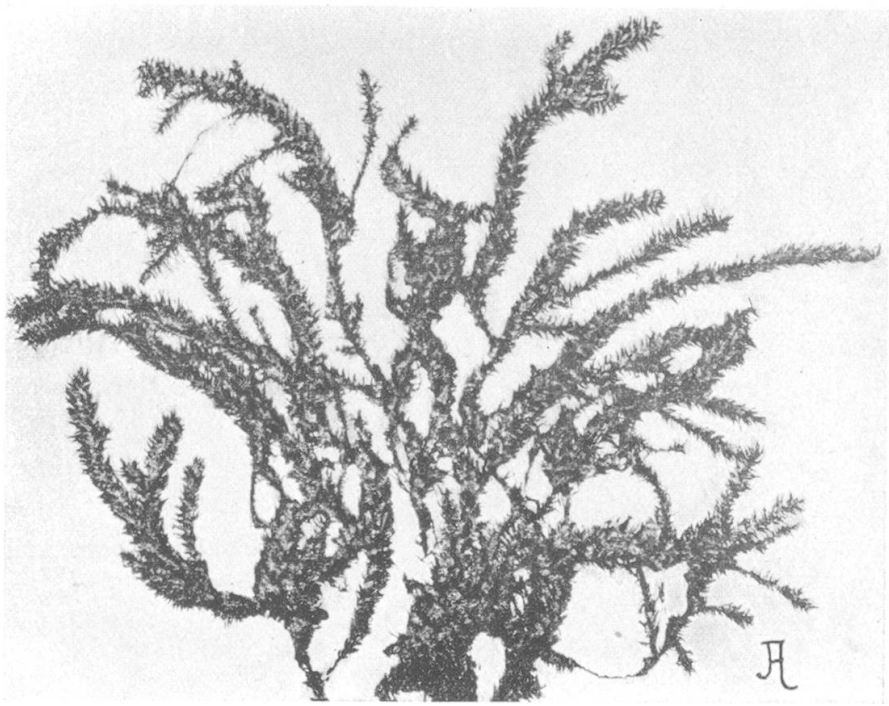


Fig. 1
Breutelia arcuata (Dicks.)

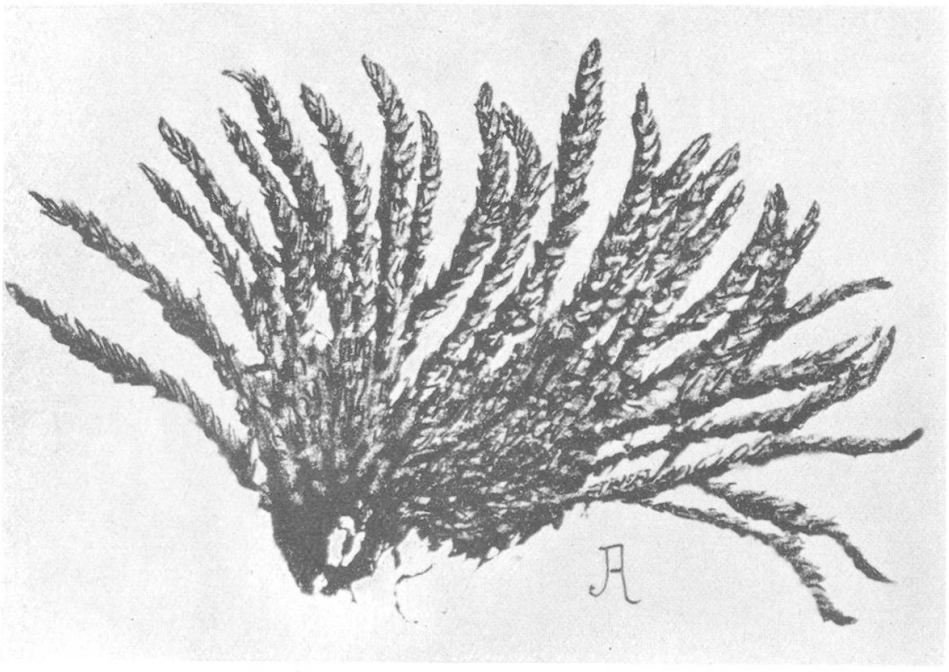


Fig. 2
Bryum Schleicheri Schwaegr. var. *latifolium* Schimp.

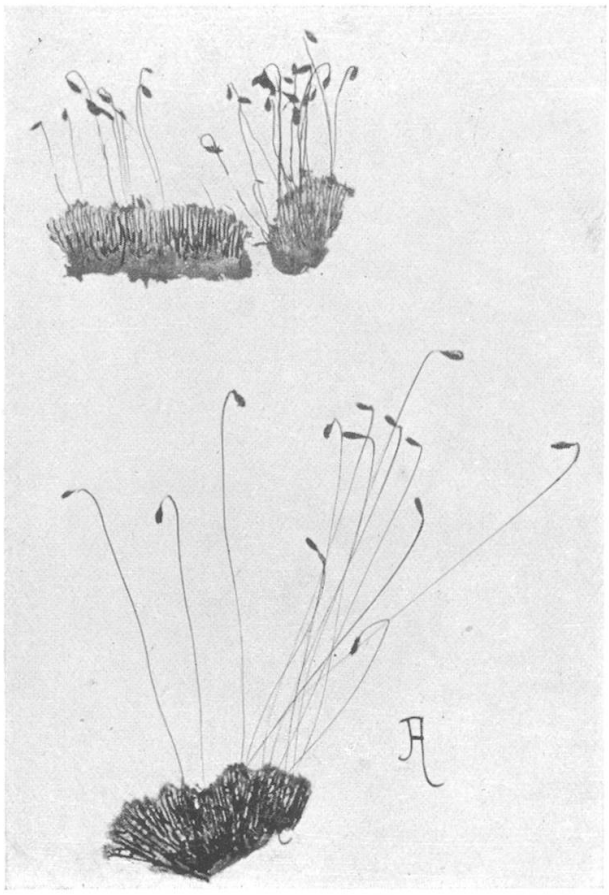


Fig. 1

Bryum compactum Horn. (oréomorphose)

Fig. 2

Bryum orthocarpum Amann

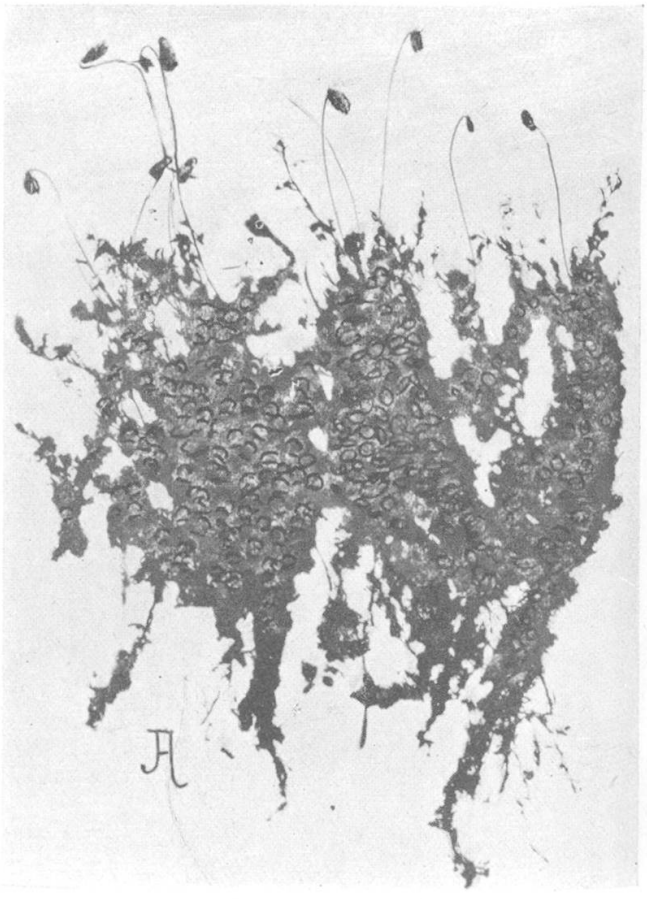


Fig. 3

Cinclidium stygium Sw.

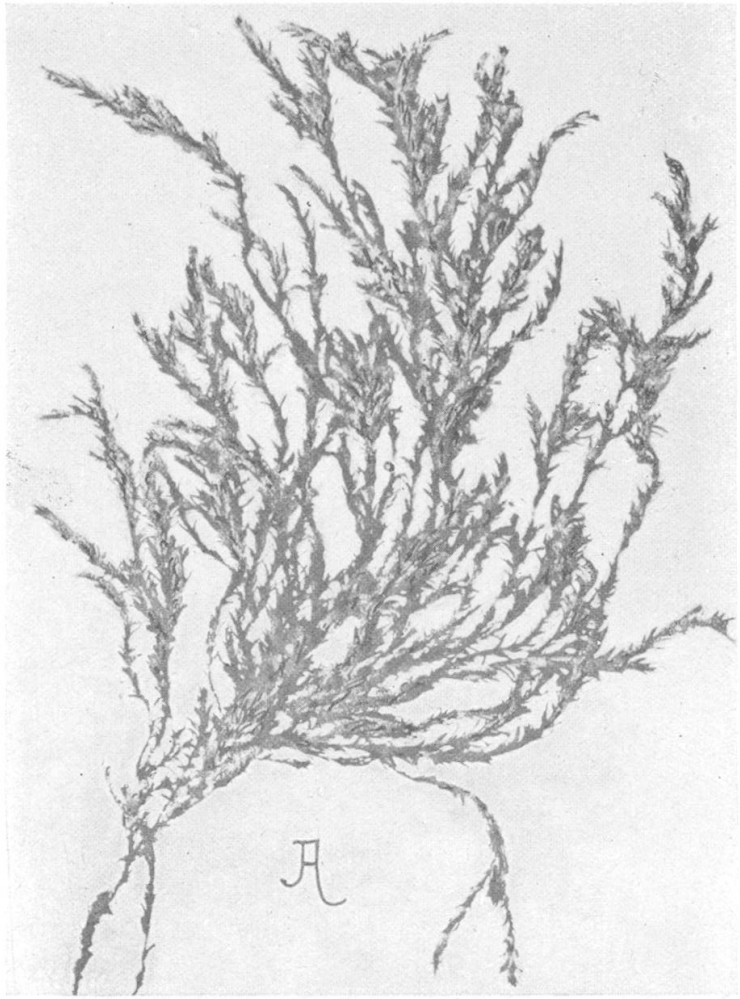


Fig. 1
Cinclidotus danubicus Schiffn. et Baumg.

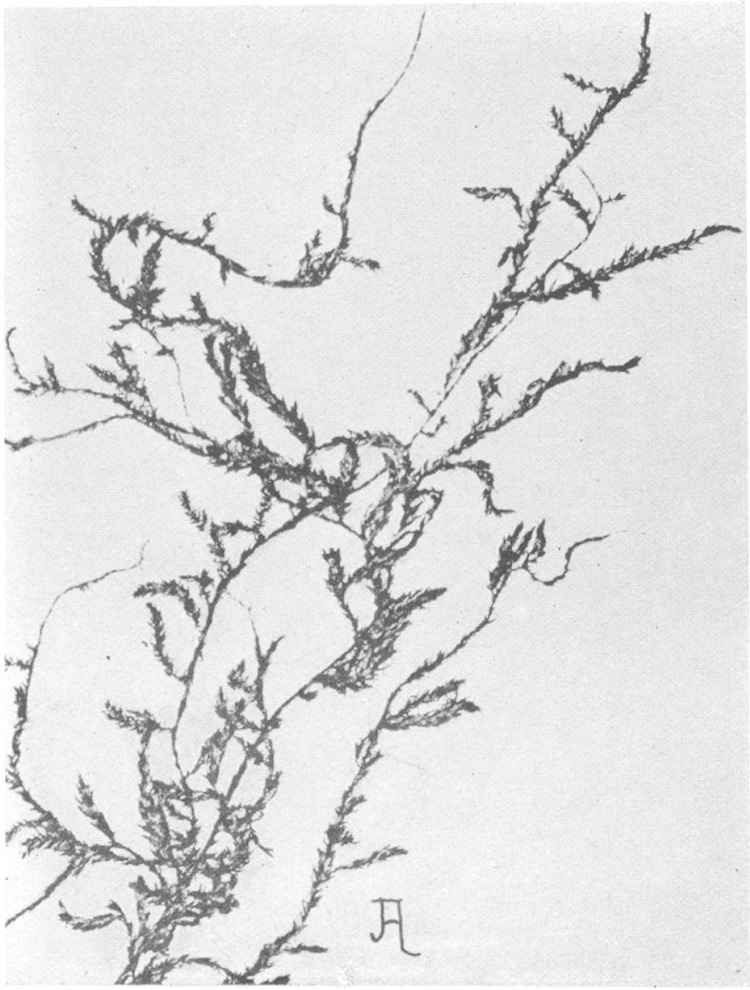


Fig. 2
Climacium dendroides (L.) hydrorhéomorphose

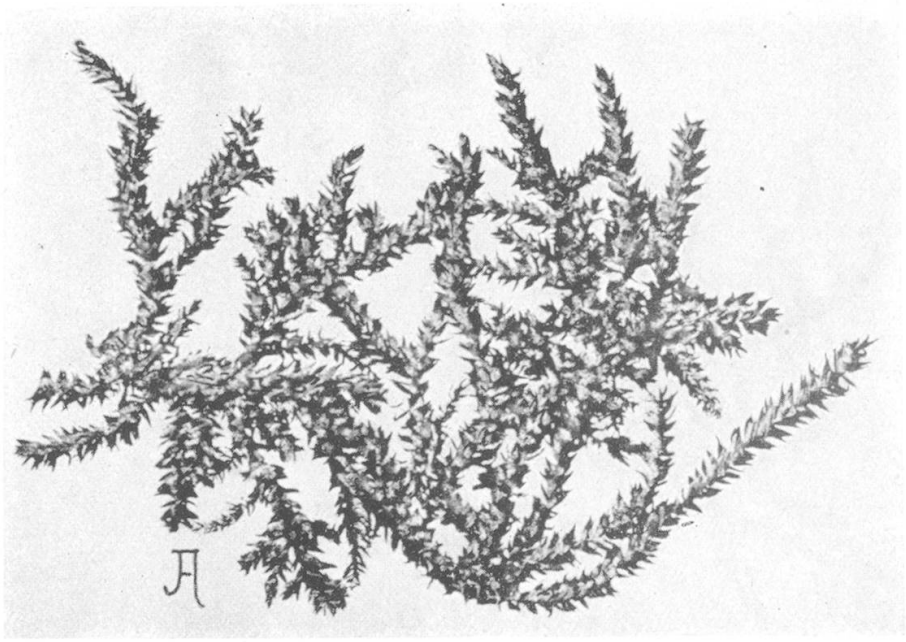


Fig. 1
Climacium dendroides (L.)
forme hydrostatique

Fig. 2
Climacium dendroides (L.) fo. *typica*

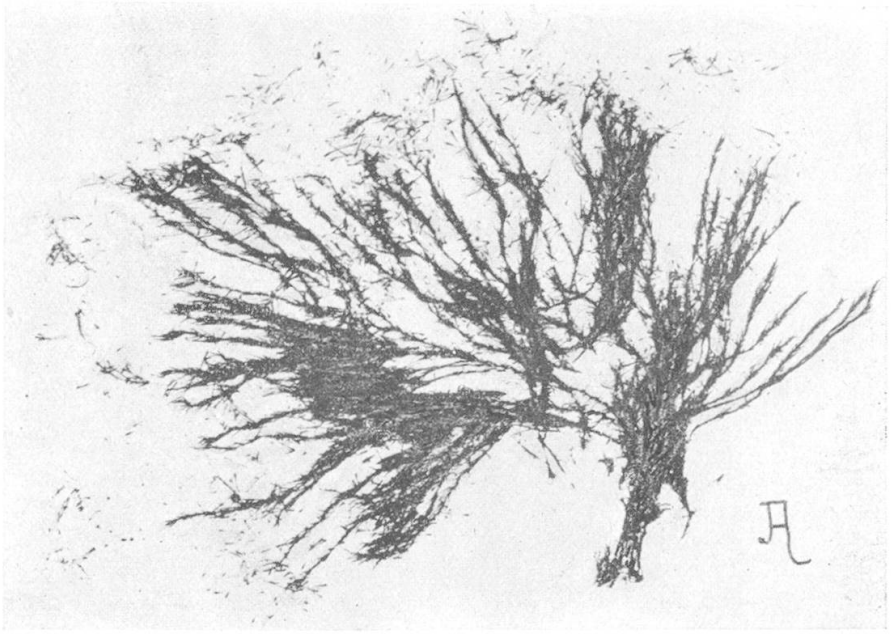


Fig. 1
nodontium longirostre (St.)
euilles caduques servant
de propagules

Fig. 2
Dicranum undulatum Ehrh.

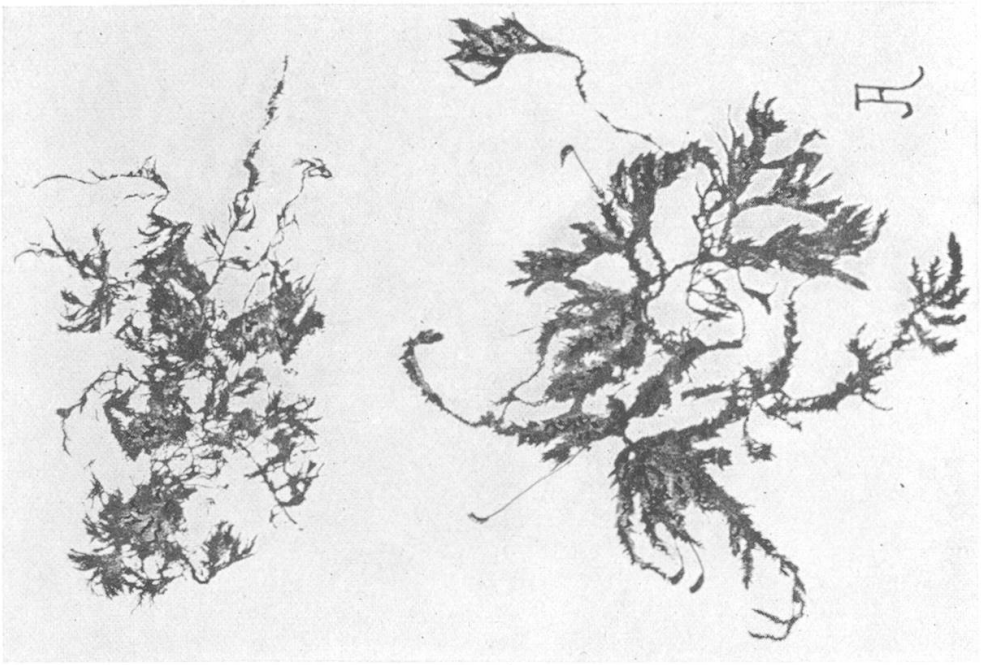


Fig. 1. *Eurynchium Vaucheri* Br. eur.
var. *fagineum* H. M.
Fig. 1[bis]. — — fo. *typica*

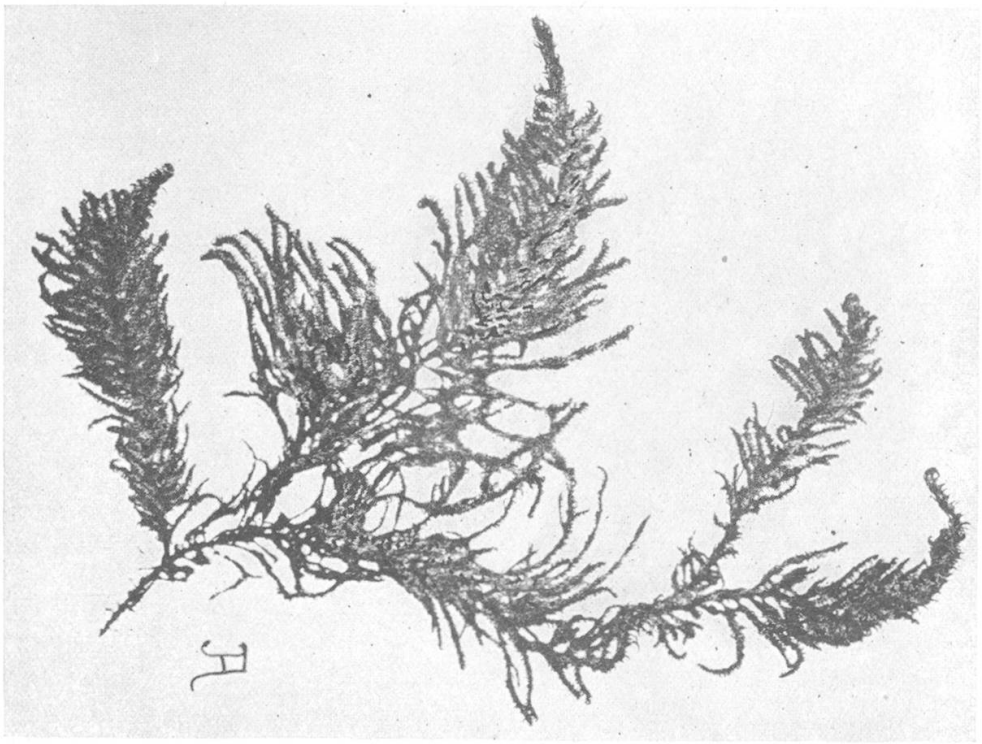


Fig. 2
Ctenidium procerrimum Mol.

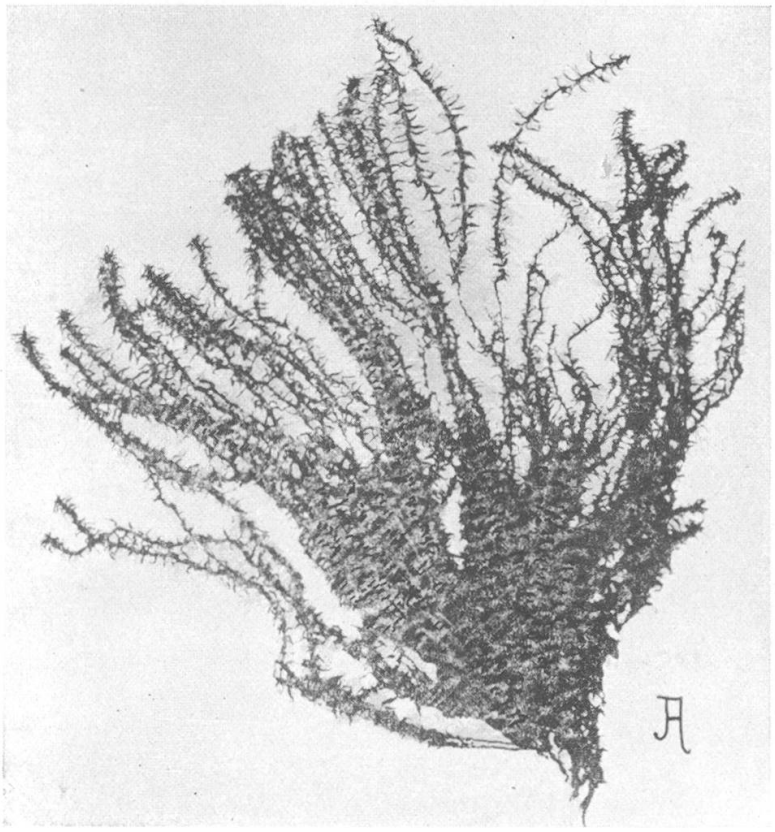


Fig. 1
Diobelon squarrosum (Starke) var. *frigidum* Lor.

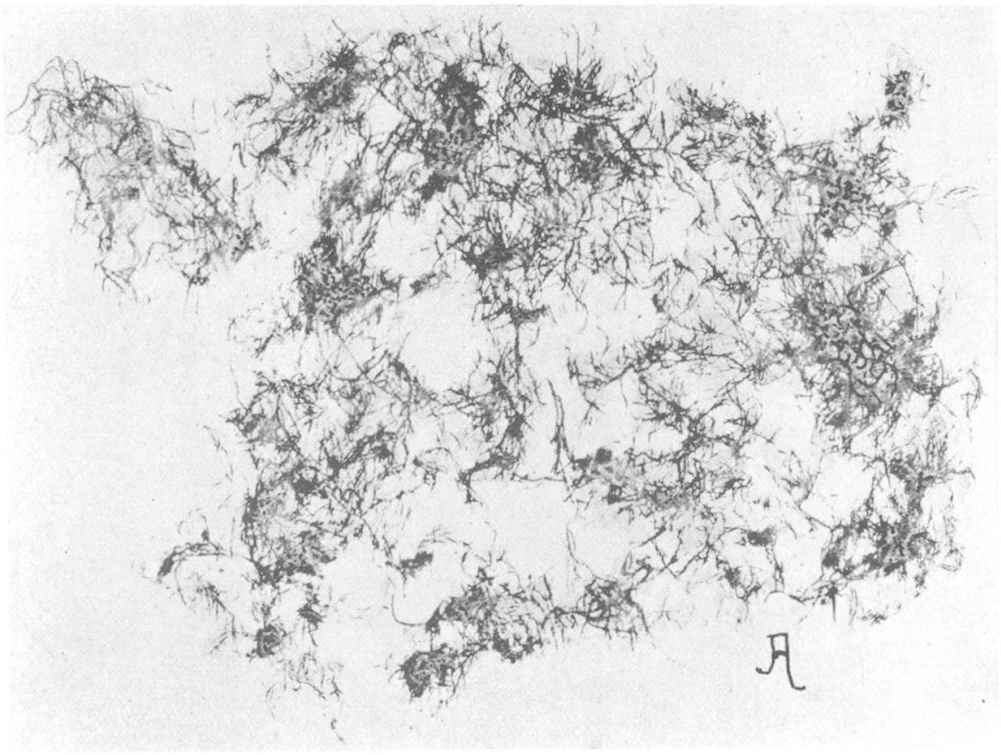


Fig. 2
Heterocladium heteropterum Br. (cryptomorphose)

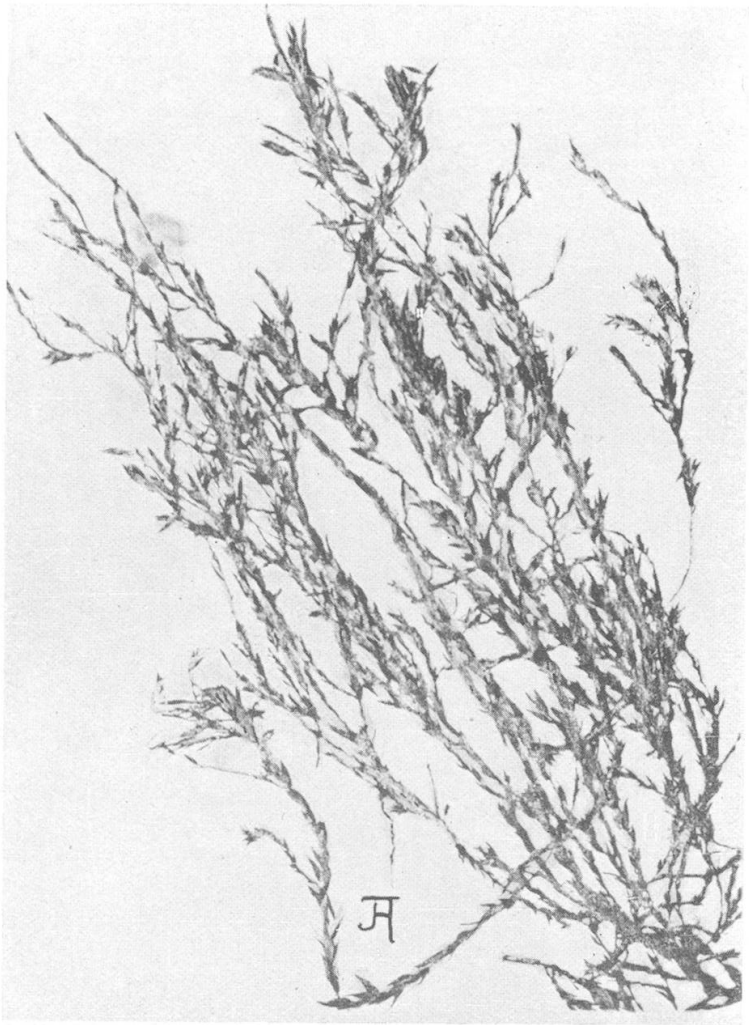


Fig. 1
Fontinalis gracilis Lindb. (rhéomorphose)

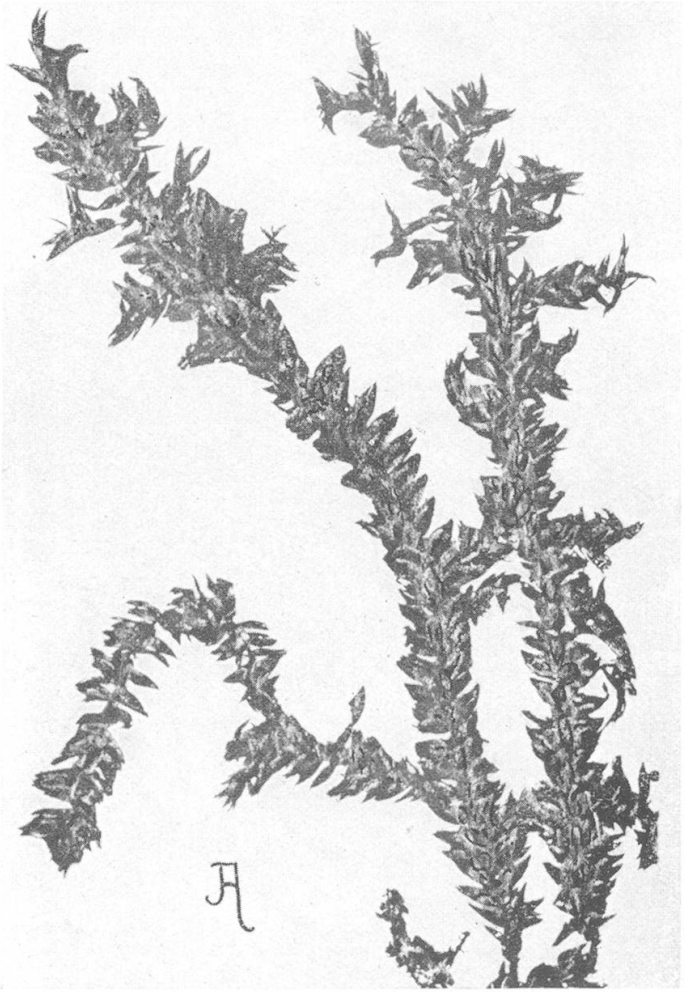


Fig. 2
Fontinalis livonica v. Bock forme hydrostatique

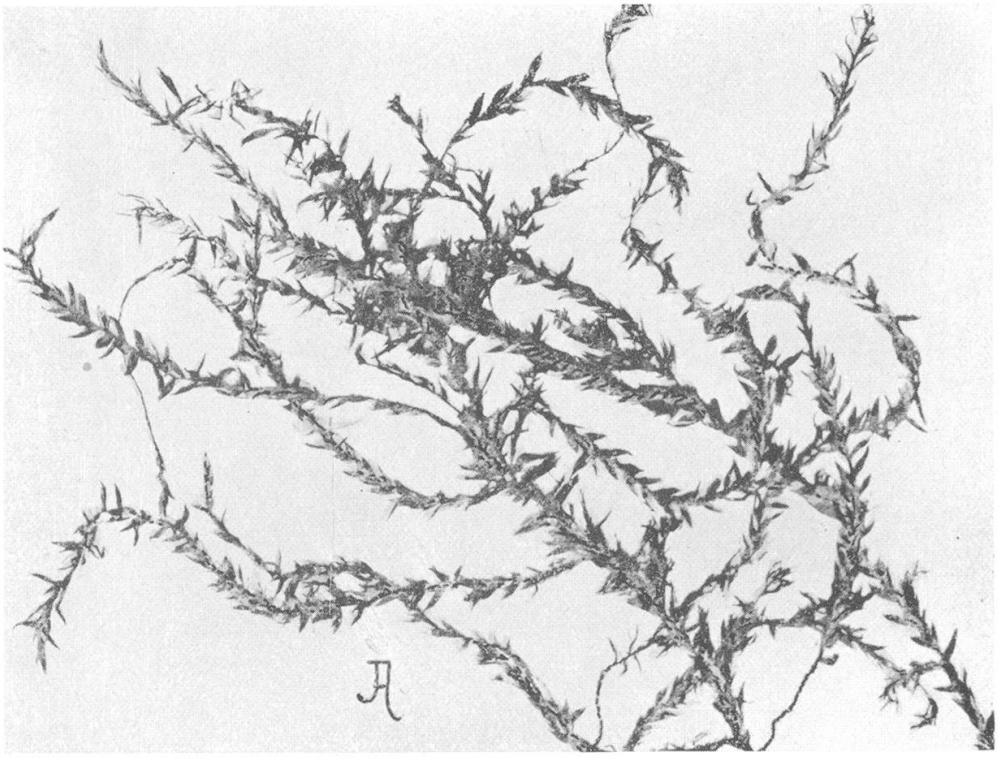


Fig. 1
ntinalis antipyretica L.
fo. *typica*

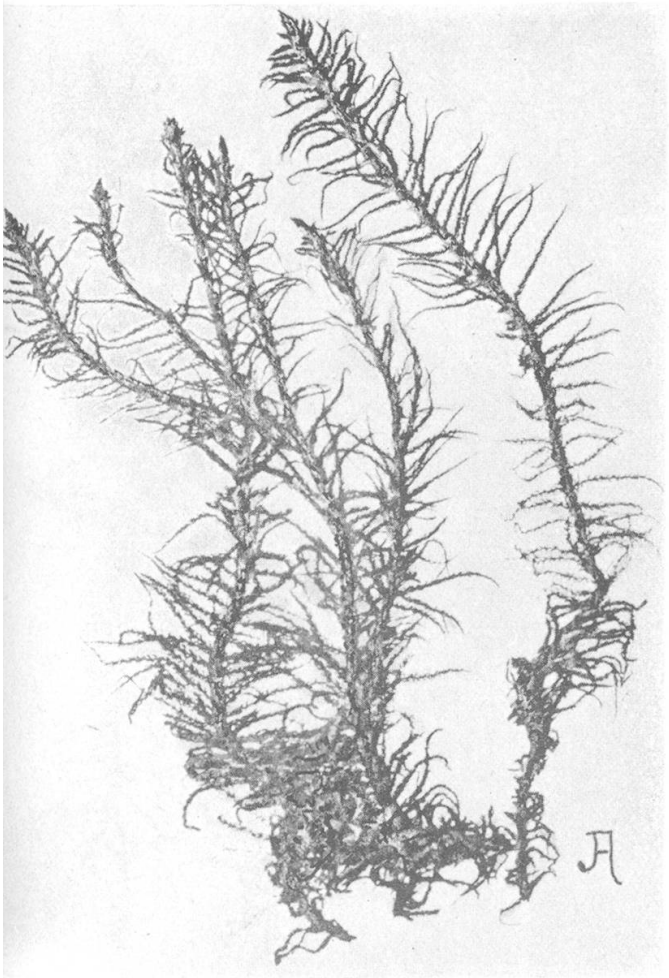


Fig. 2
Thuidium (Helodium) Blandowii W. et M.

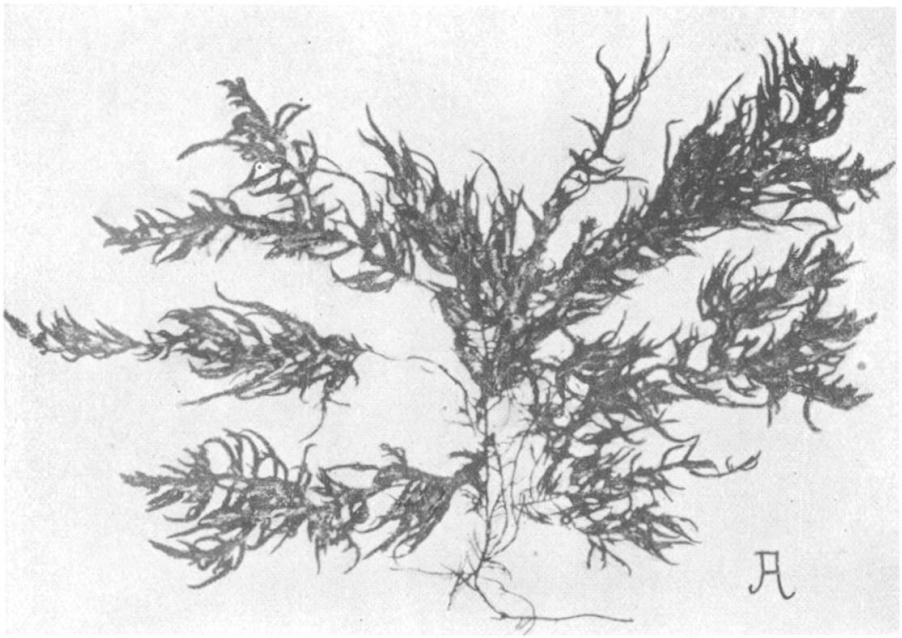


Fig. 1
Hylocomium alaskanum Kin
(arcto-oréomorphose)

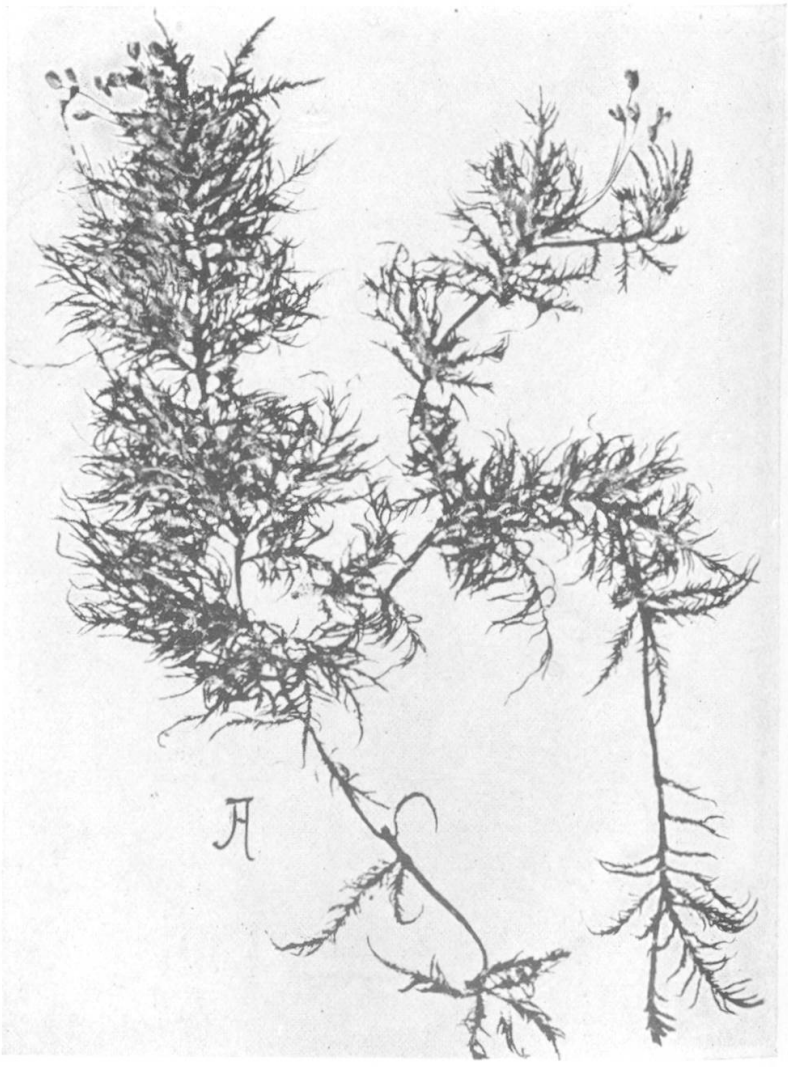


Fig. 2
Hylocomium splendens (Hw.)
fo. *typica*

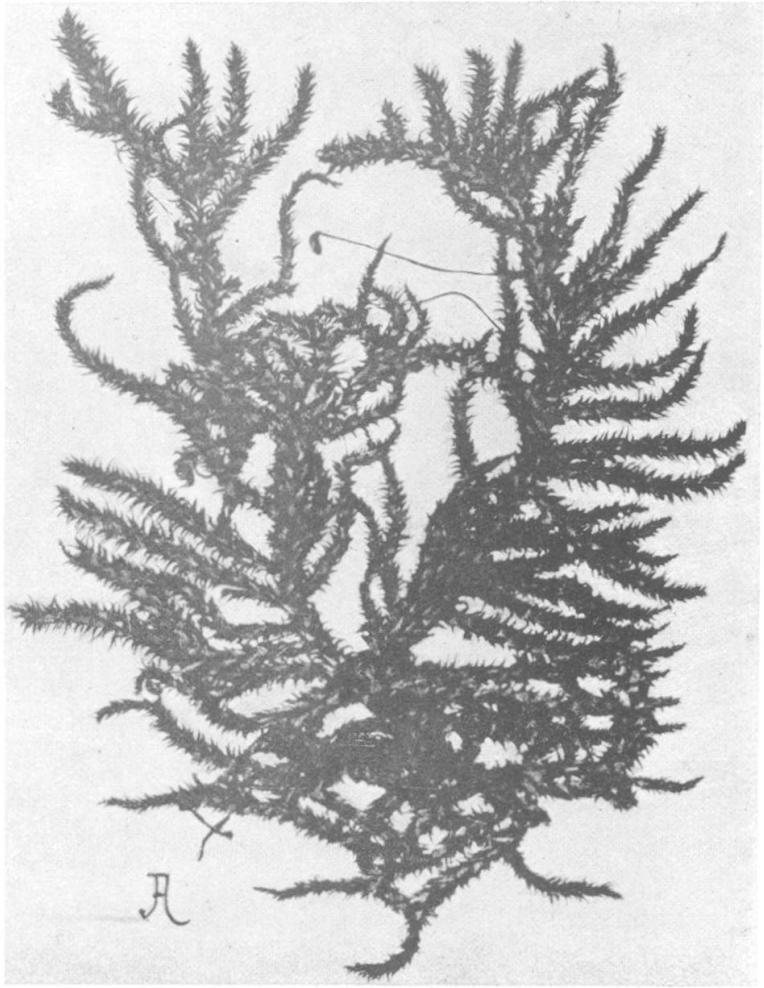


Fig. 1
Hylocomium loreum (L.)

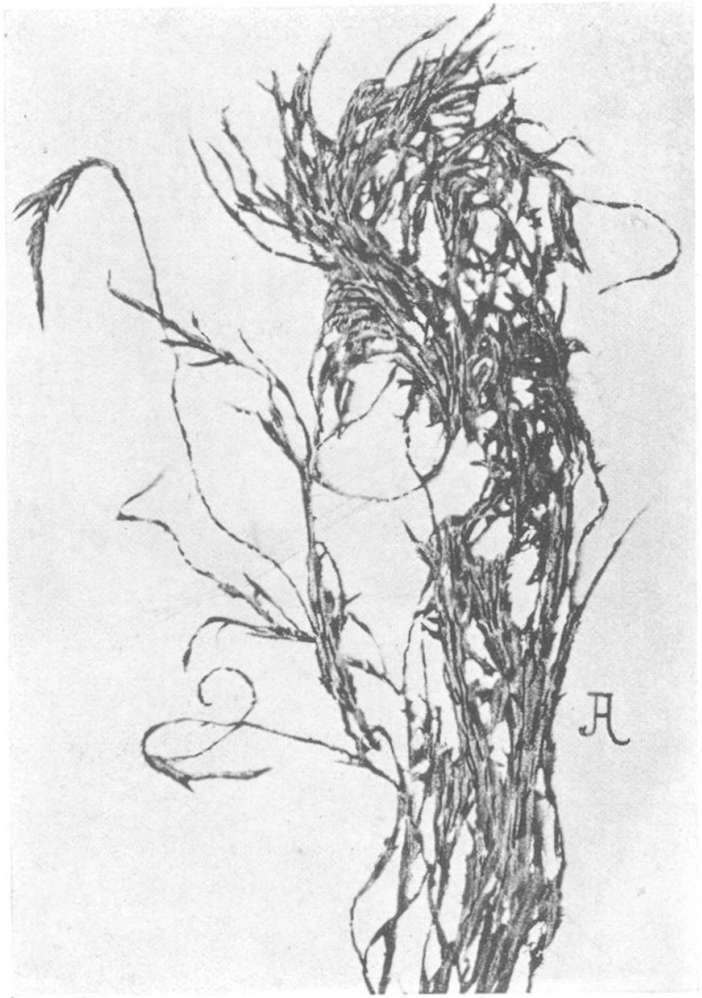


Fig. 2
Hypnum (Calliergon) trifarium W. et M.

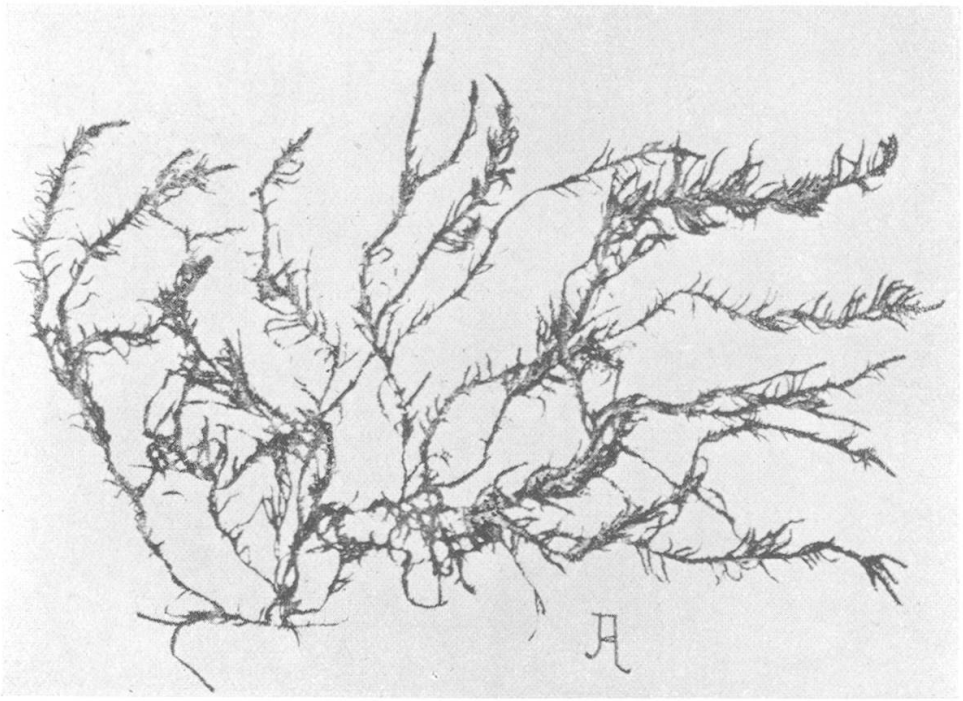


Fig. 1
Hypnum (Cratoneurum) sulcatum Sch. var. *subsulcatum* Sch.

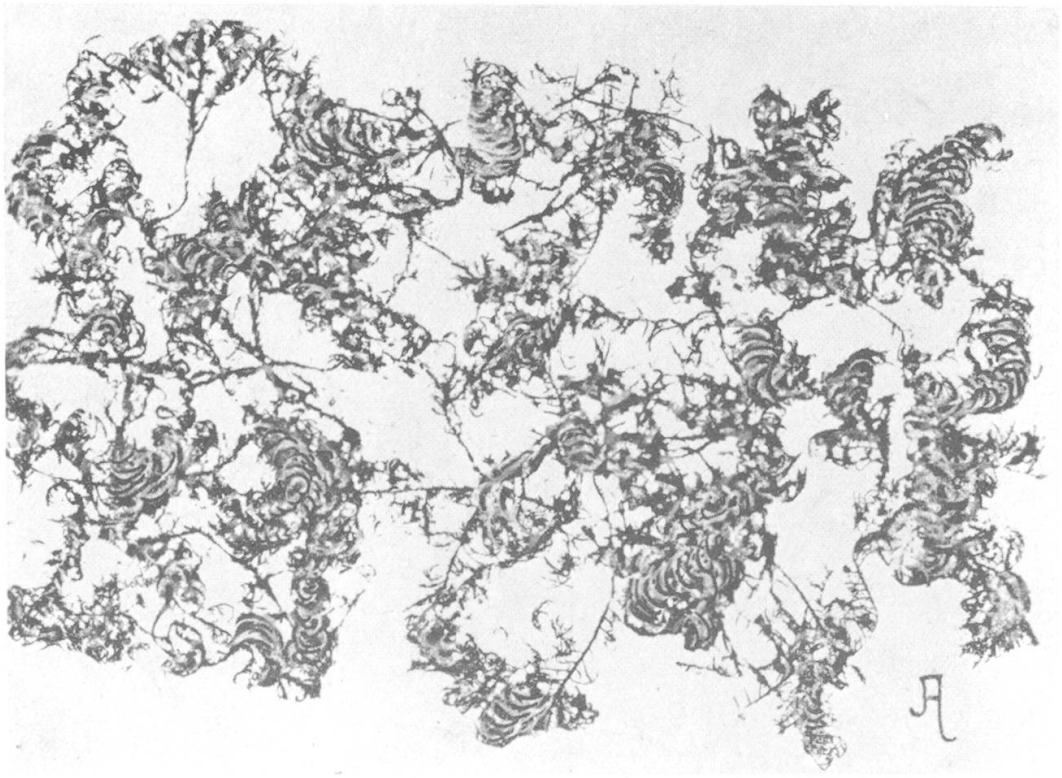


Fig. 2
Leptodon Smithii (Dicks.)

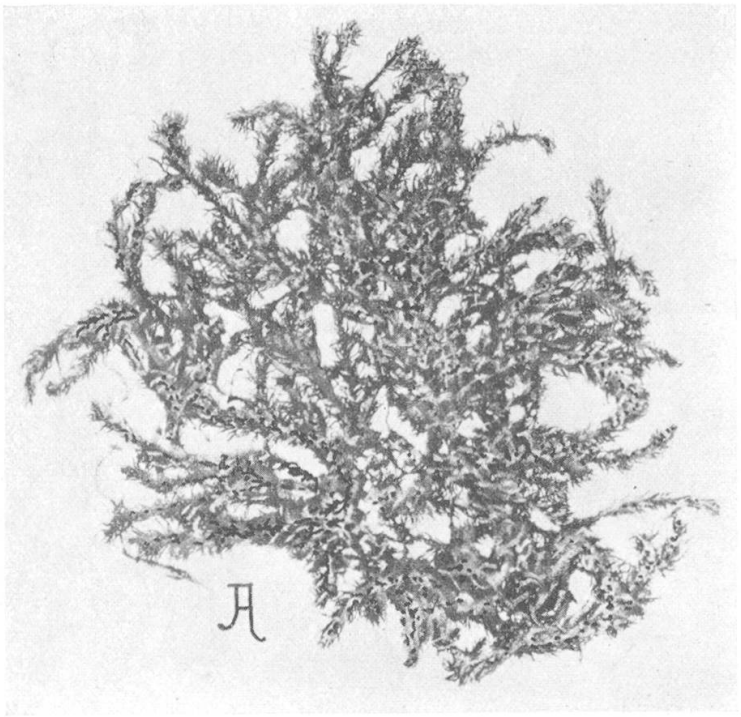


Fig. 1
Orthotrichum Lyellii H. et T.

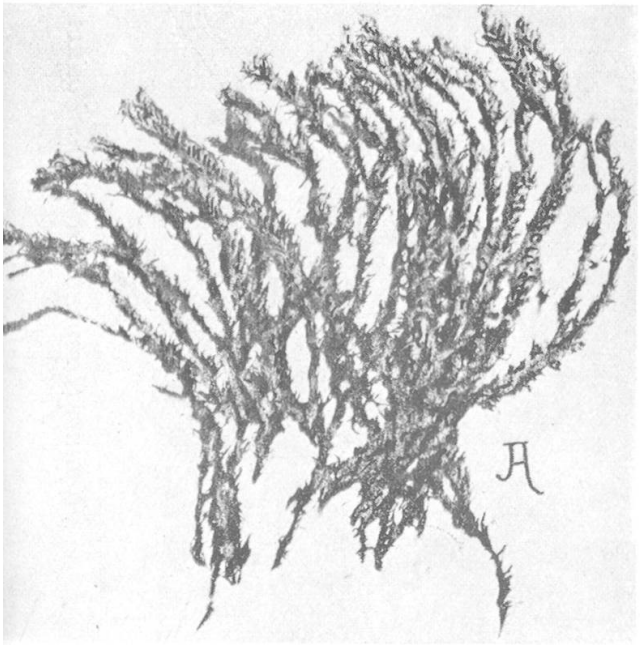


Fig. 2
Barbula gigantea (Funck)

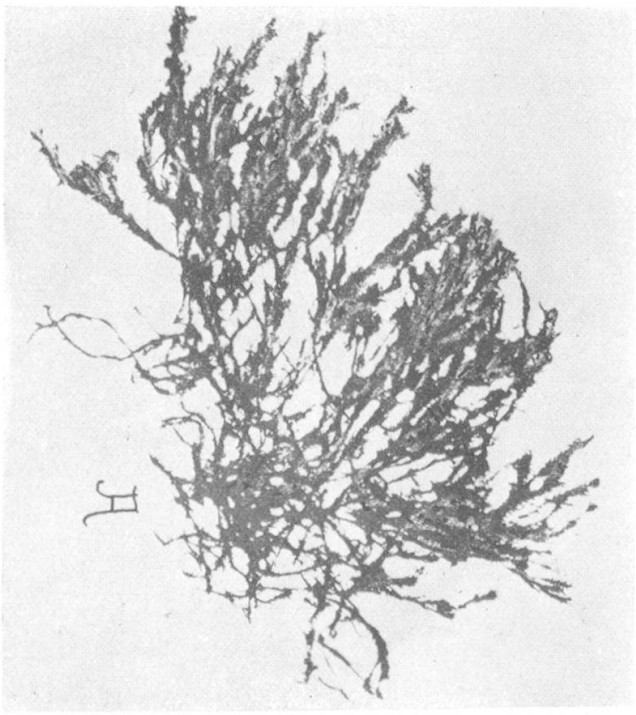


Fig. 3
Anomodon viticulosus (L.) nématodifère

Fig. 1
Hypnum (Drepanocladus) hamifolium Schp.

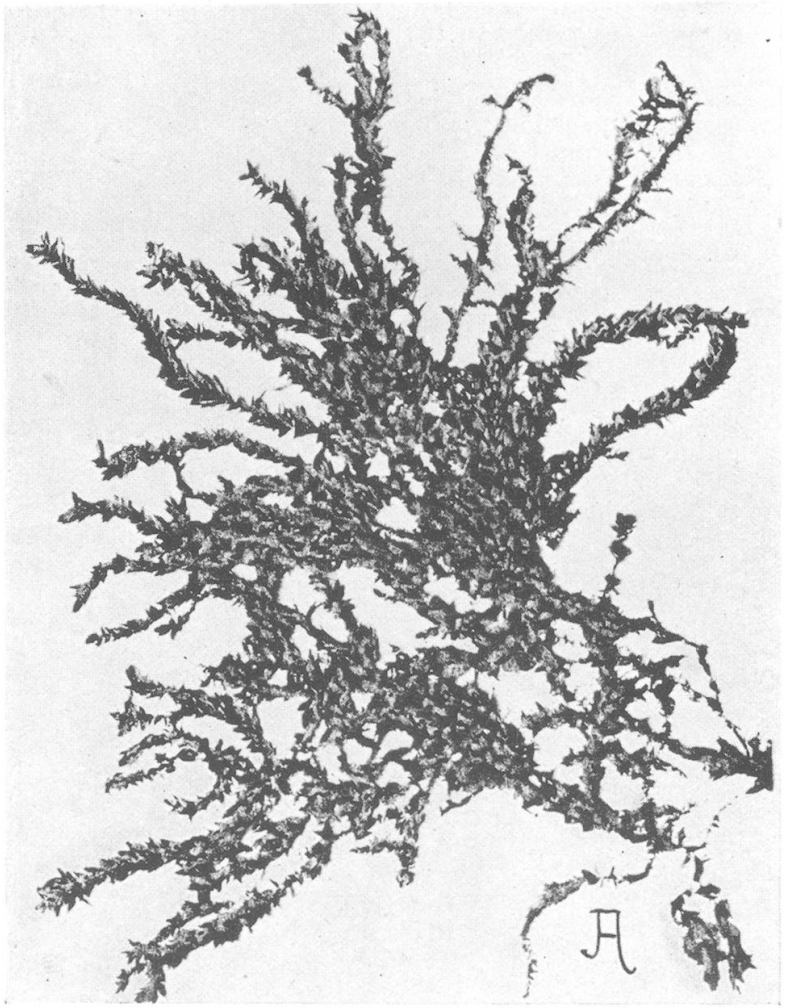


Fig. 2
Hypnum (Calliergon) turgescens Jensen

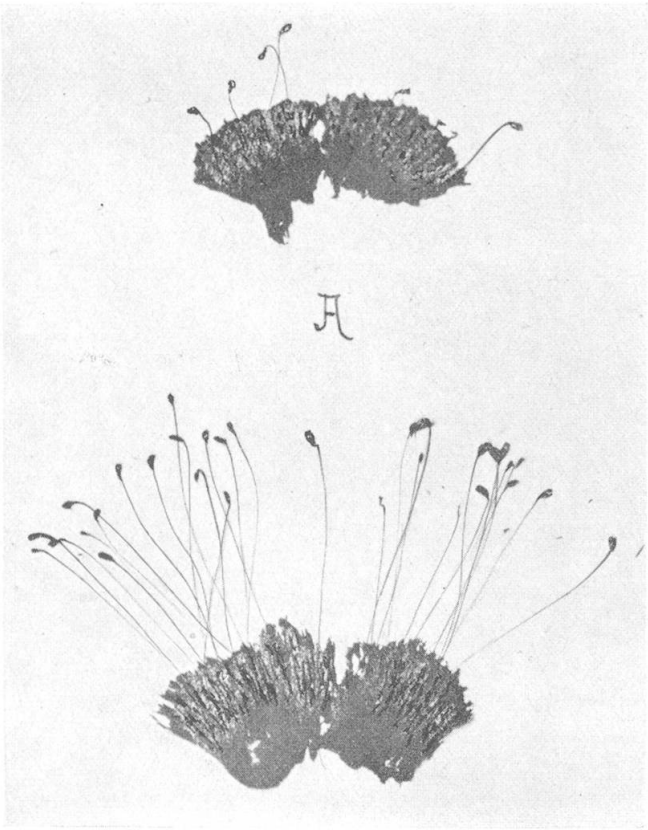


Fig. 1. *Meesea trichodes* (L.) var. *minor* (Brid)
Fig. 2. — var. *alpina* (Funck)

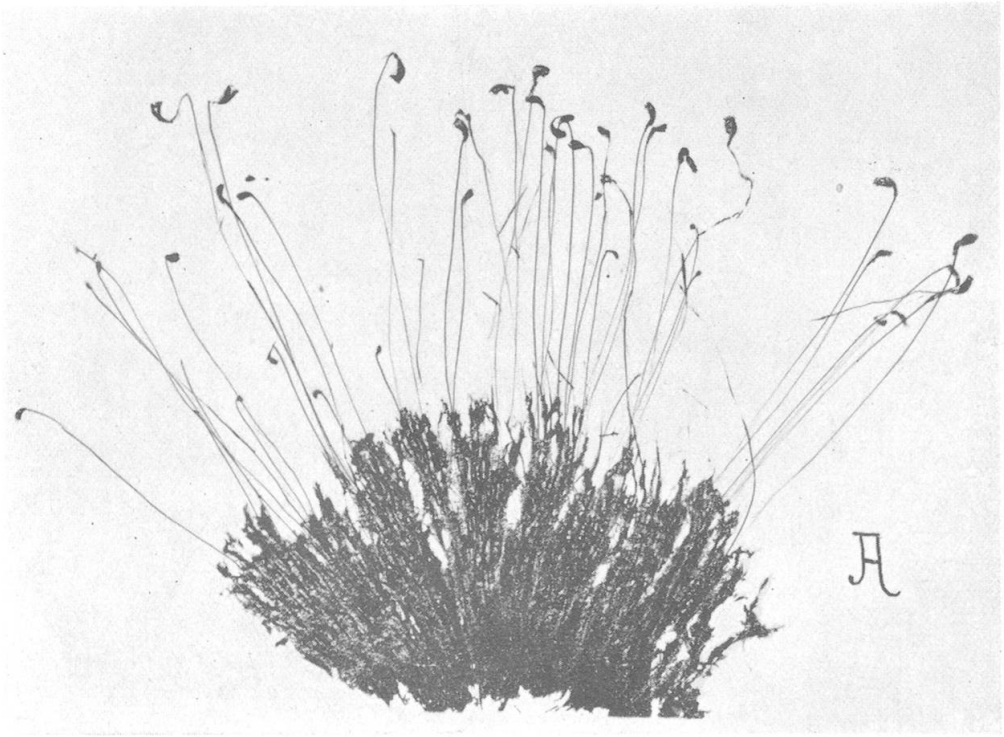


Fig. 3
Meesea trichodes (L.) *typica*

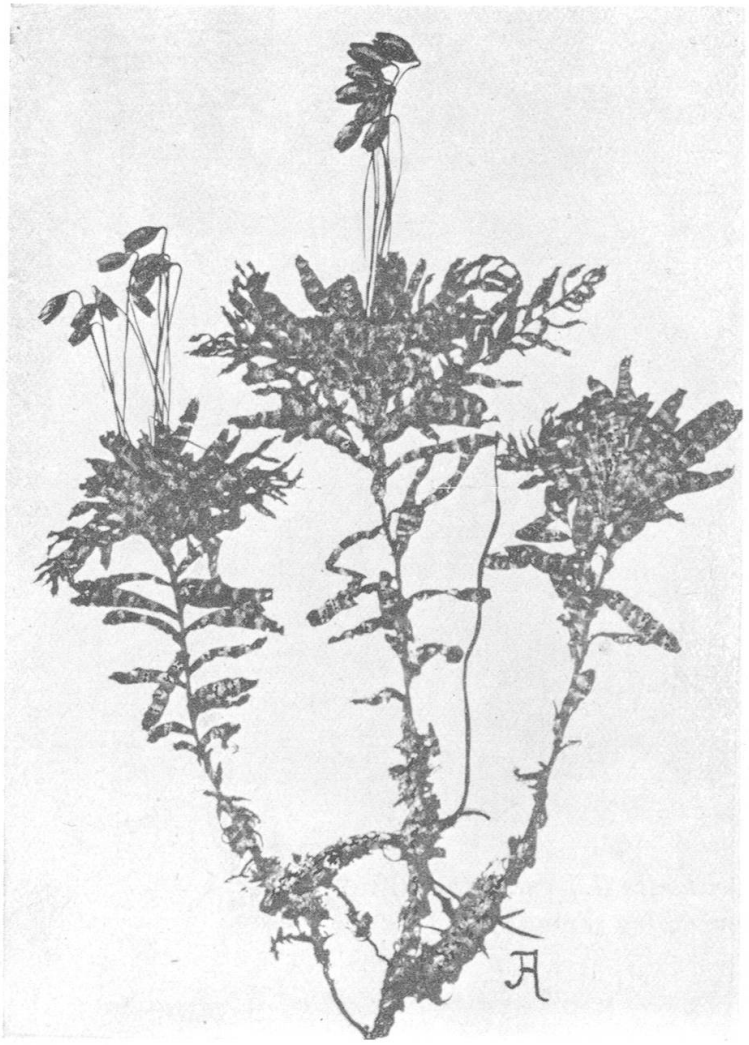


Fig. 1
Mnium undulatum (L.) fo. *typica*

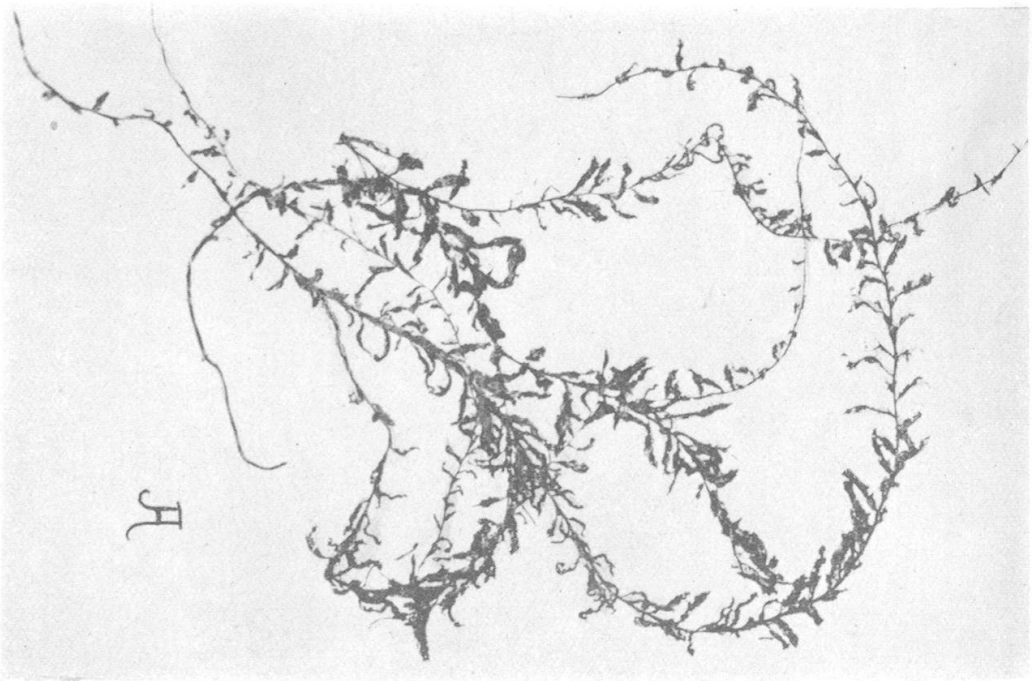


Fig. 2
M. undulatum (L.) fo. *aquatica* (hydromorphose)

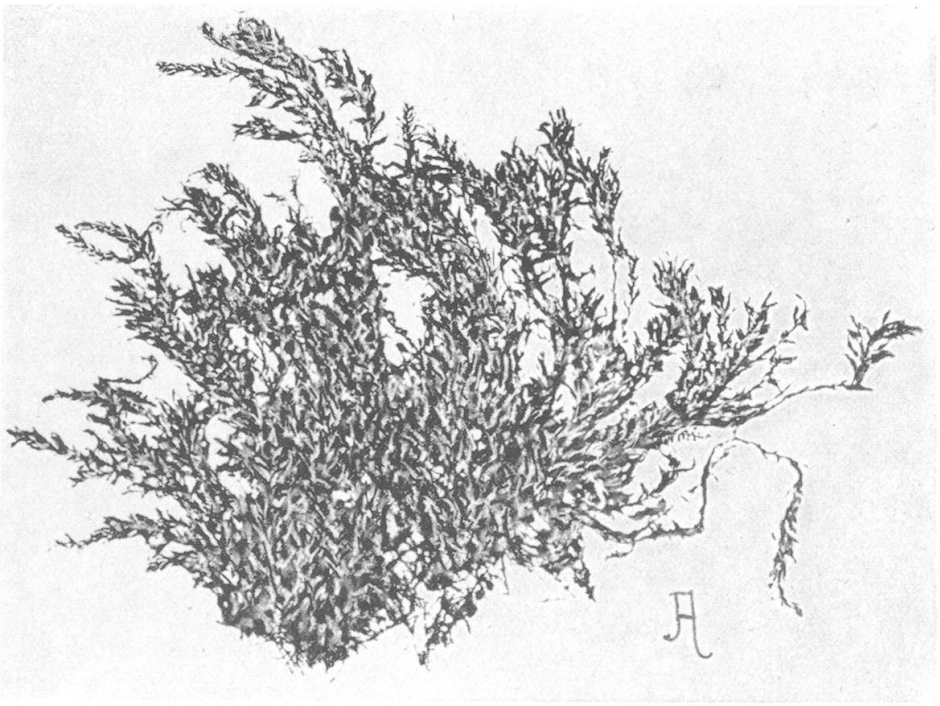


Fig. 1
Mnium hornum L. fo. stérile du Jorat

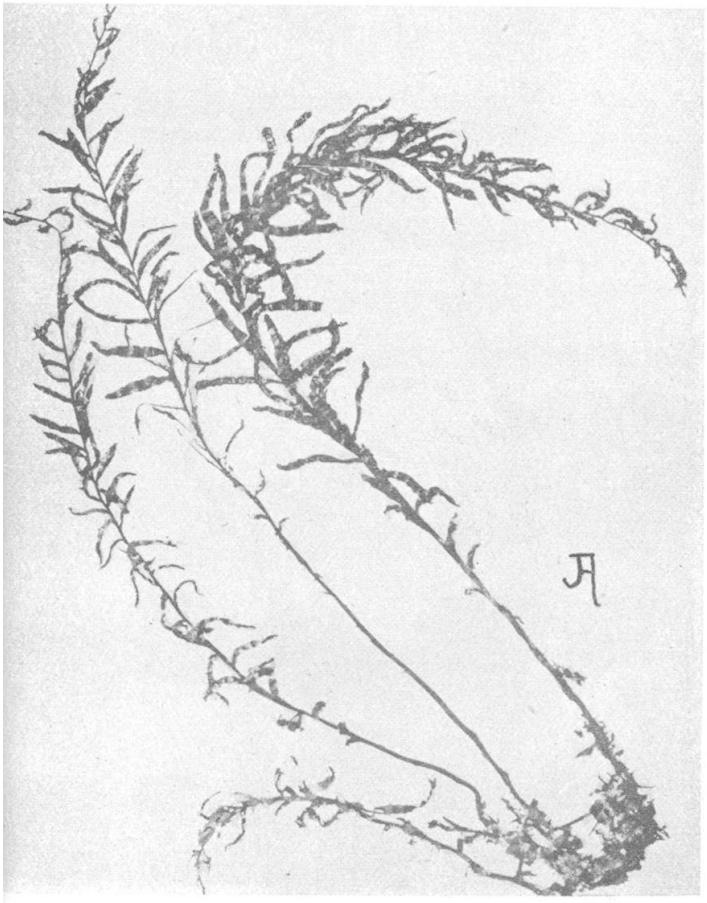


Fig. 2
Mnium undulatum L. cryptomorphose

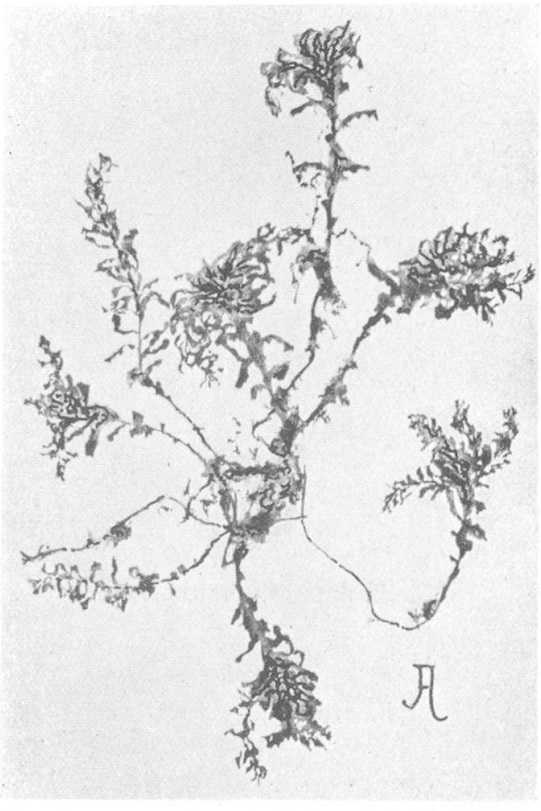


Fig. 3
M. undulatum L. fo. *arboricole*

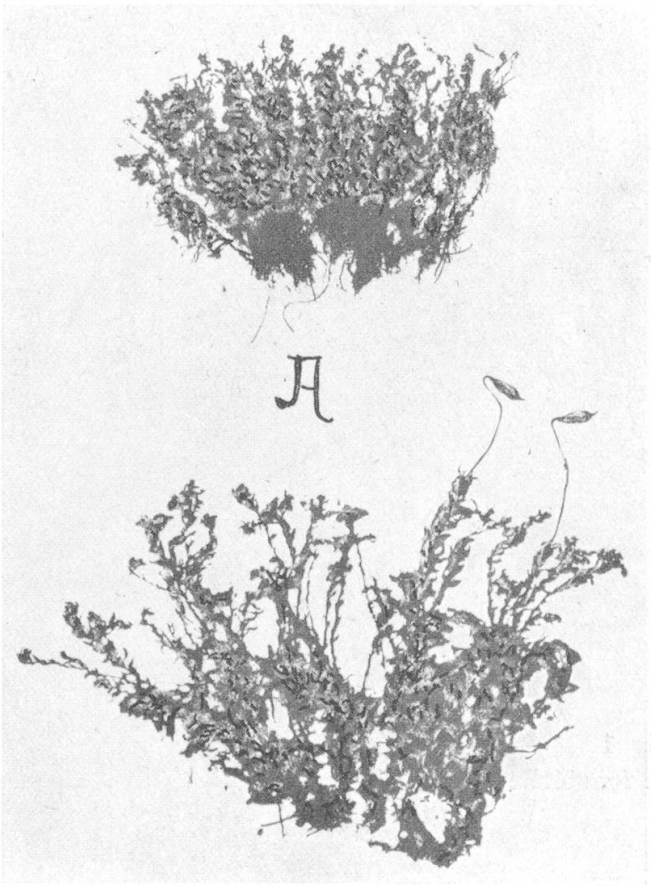


Fig. 1

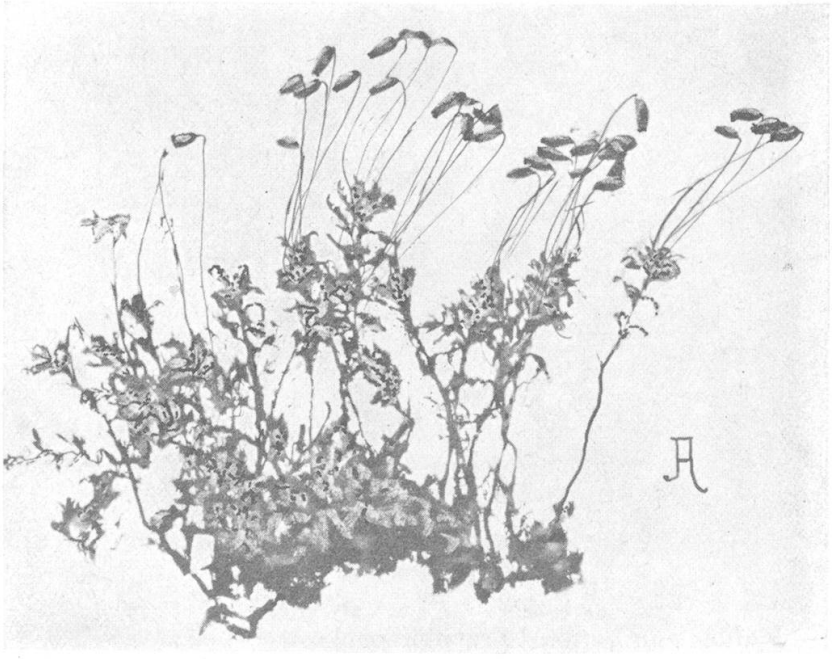
Mnium nivale Amann (oréomorphose)

Fig. 2.

M. orthorrhynchum Bd.

Fig. 3

Mnium spinosum Voit



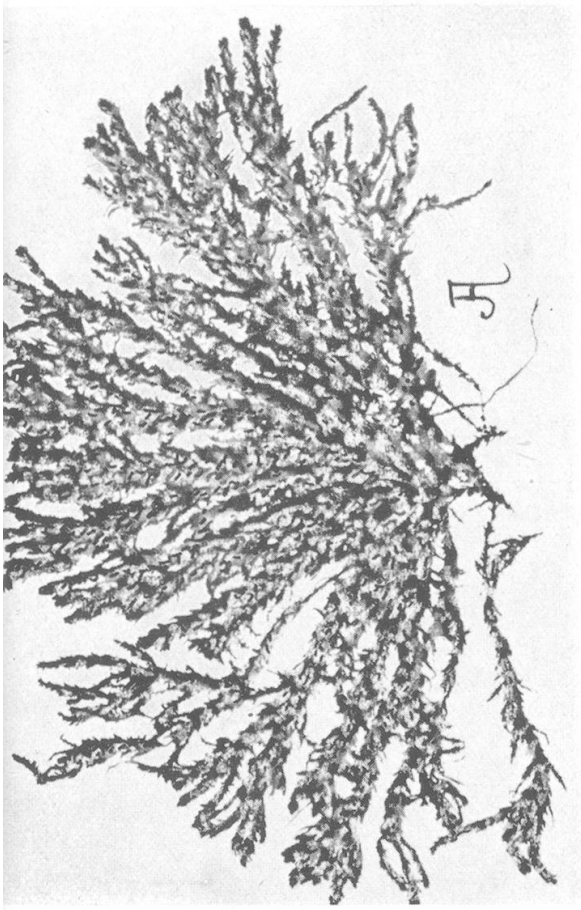


Fig. 1
Neckera jurassica Amann (oréomorphose)

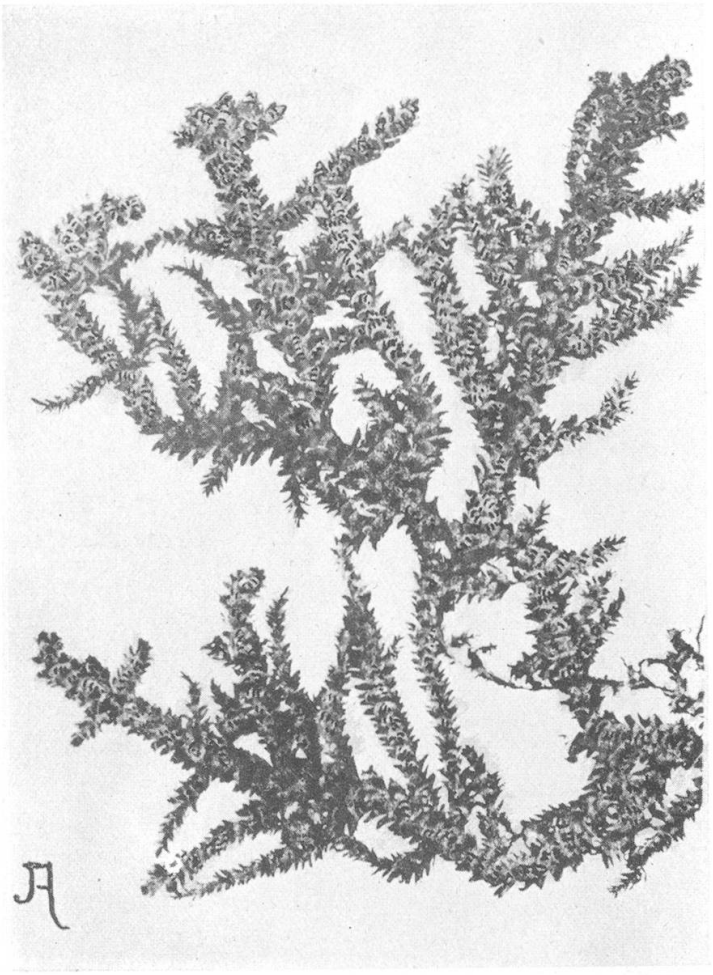


Fig. 3
Neckera crispa Hw.

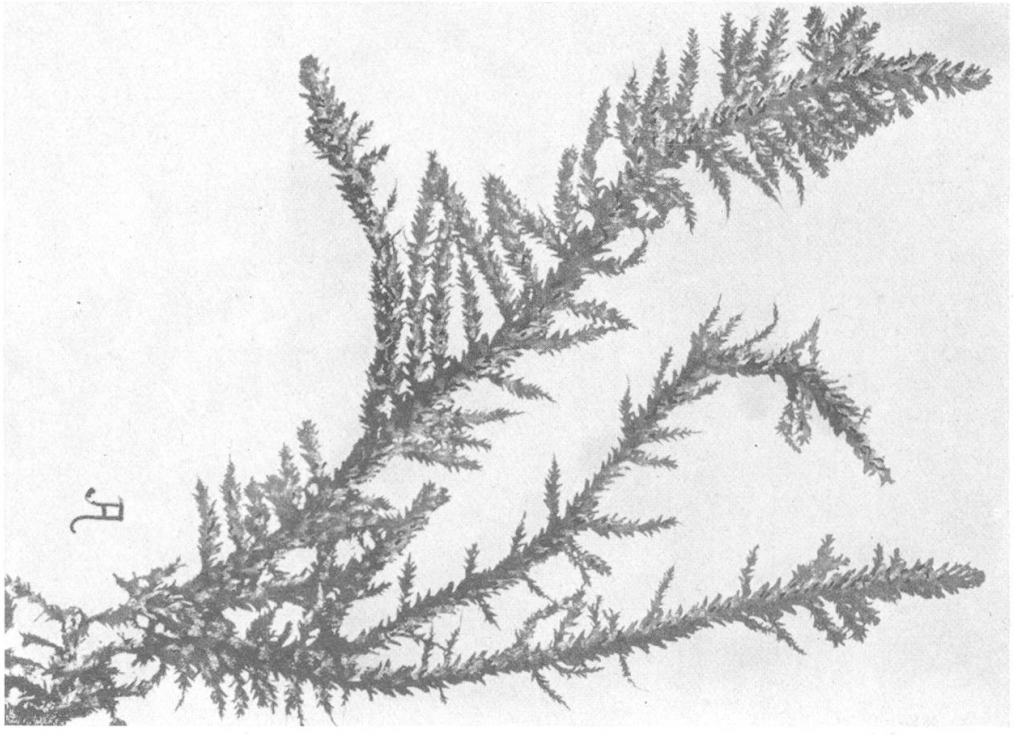


Fig. 2
Neckera turgida Jur.

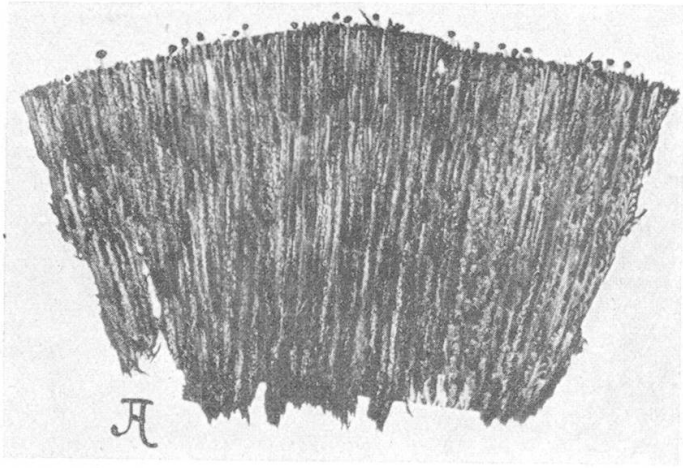


Fig. 1
Oreas Martiana H. et H.

Fig. 2
Octodiceras Julianum (Savi)

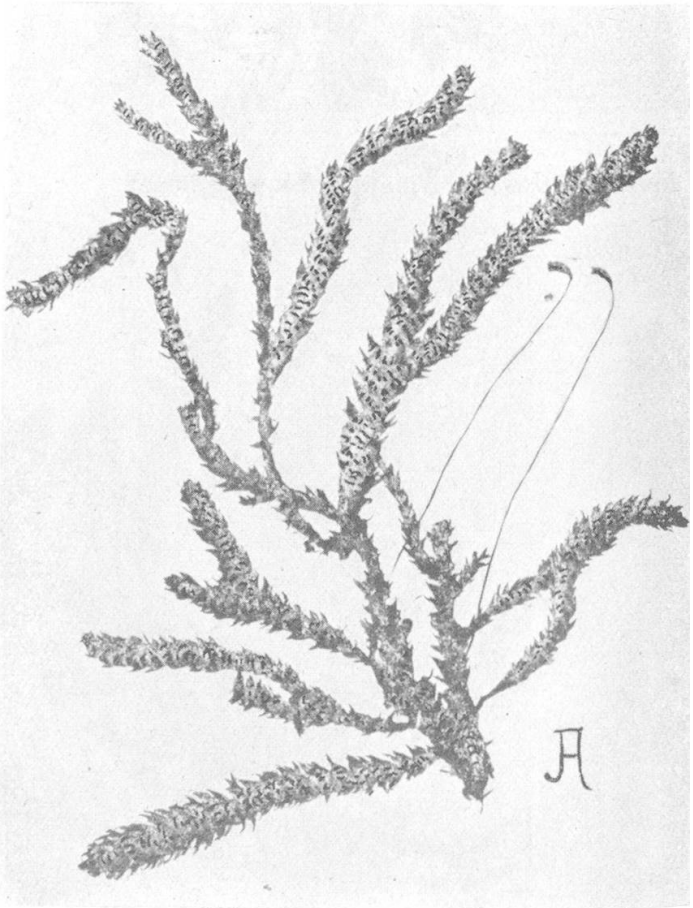


Fig. 3
Plagiothecium undulatum L.

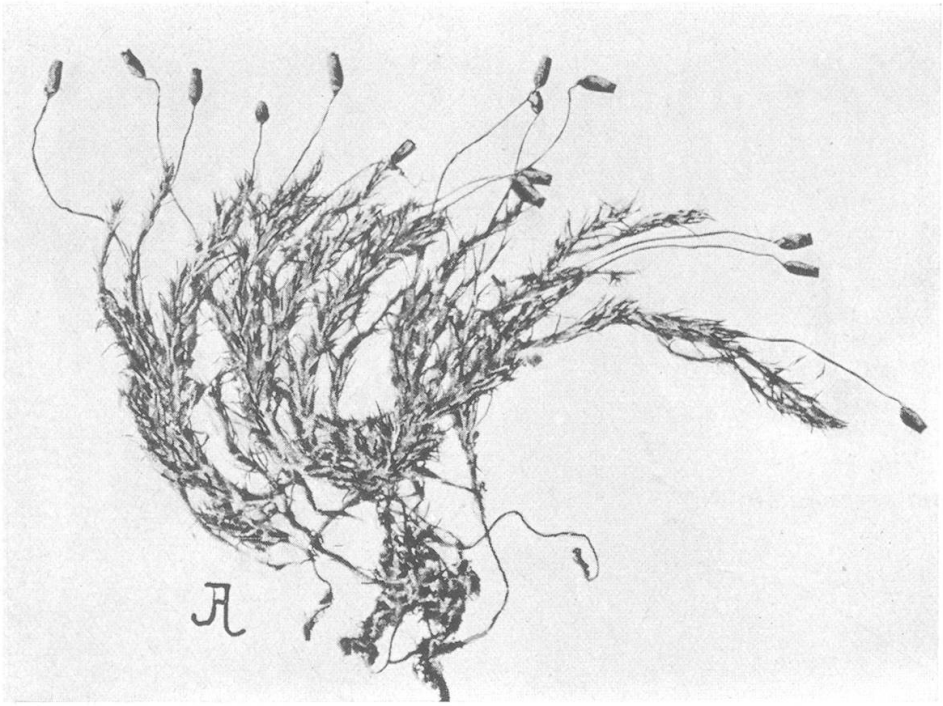


Fig 1. *Polytrichum alpinum* L. var. *septentrionale* (Sw.)

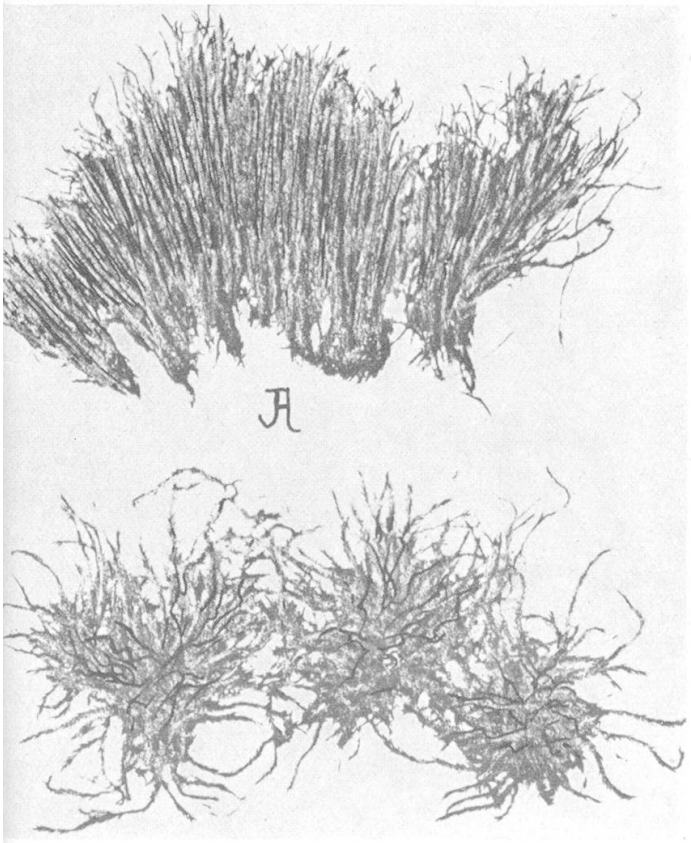


Fig. 2. *Orthothecium strictum* Lor. (oréomorphose)
Fig. 2bis. *O. intricatum* Hartm.

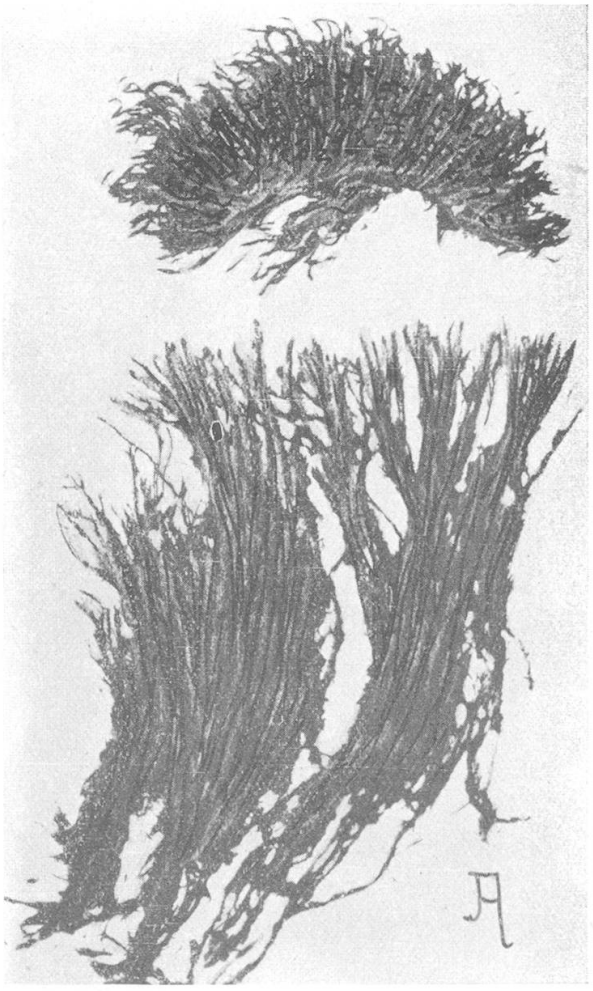


Fig. 3. *Philonotis alpicola* Jur. var. *borealis* (Hagen) (arctomorphose)
Fig. 3bis. *P. alpicola* Jur. fo. *typica*

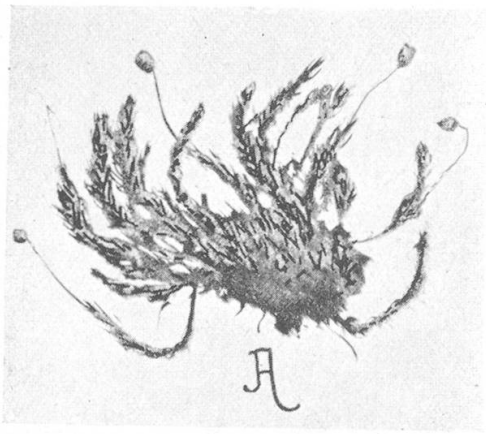


Fig. 1
Polytrichum sexangulare Fl.

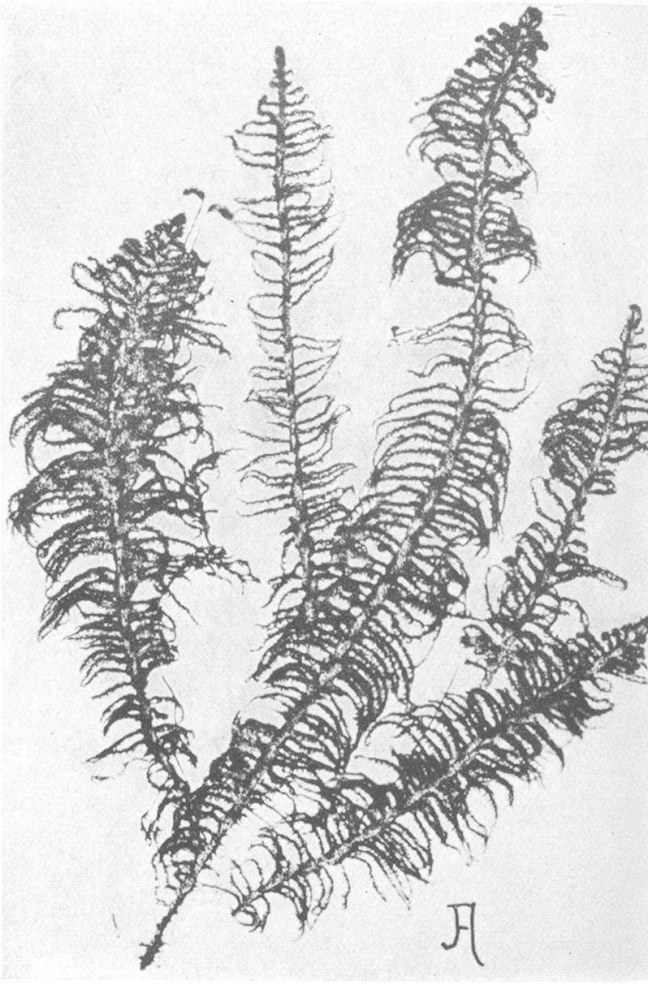


Fig. 2
Ptilium crista-castrensis (L.)

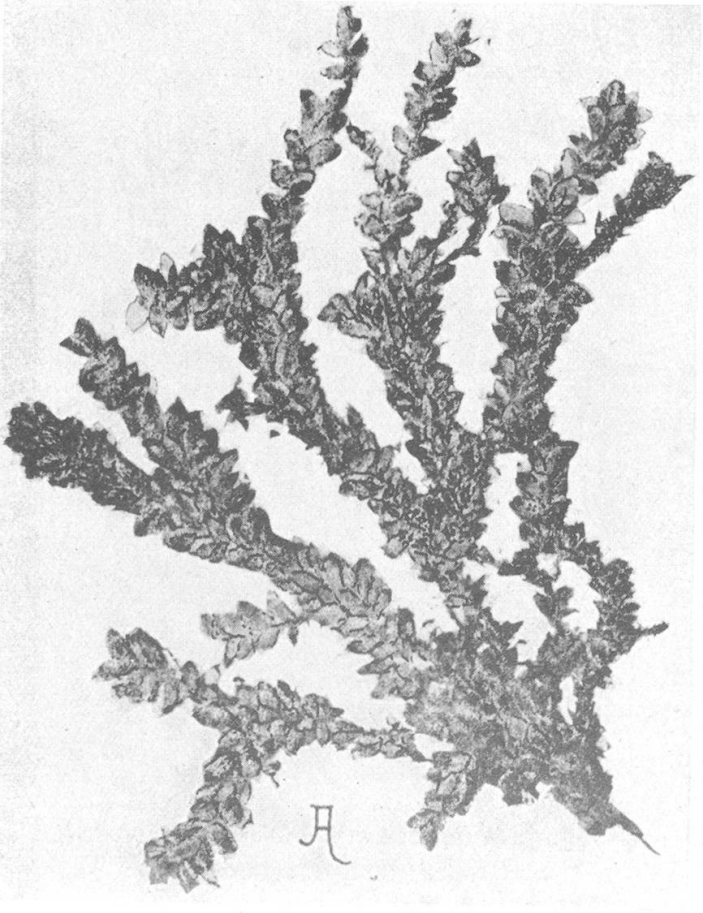


Fig. 3
Pterygophyllum lucens

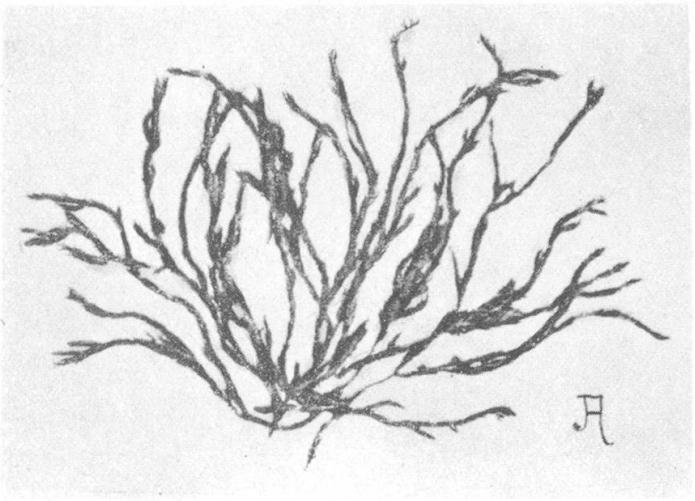


Fig. 1
Rhacomitrium lanuginosum (Ehrh.)
(oréomorphose)

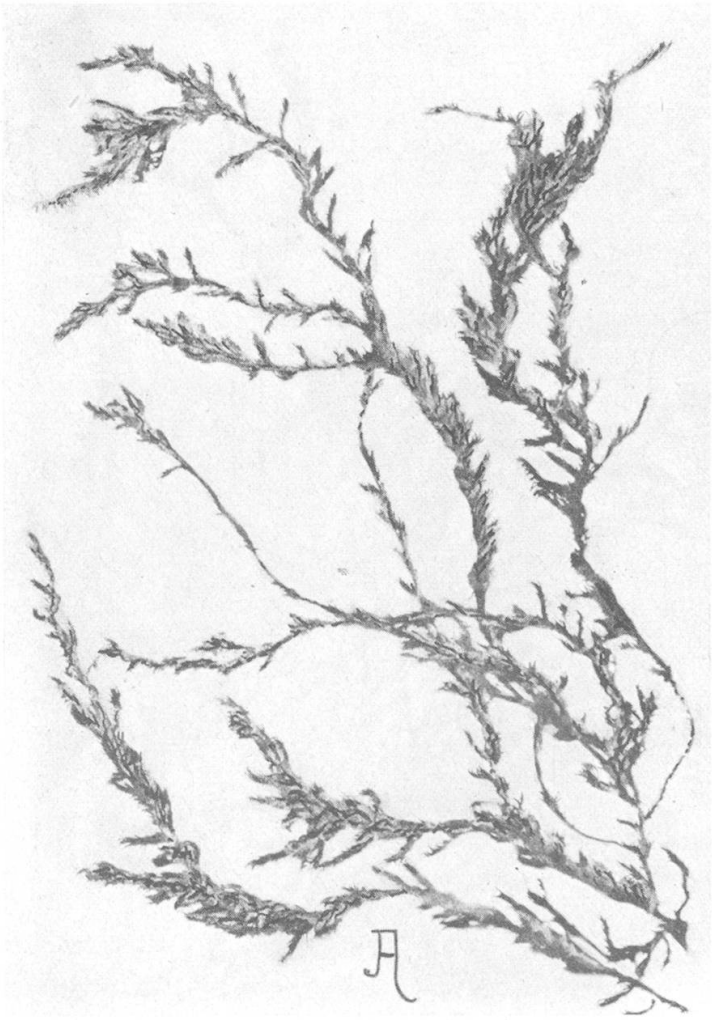


Fig. 2
R. lanuginosum (Ehrs.) fo. *typica*

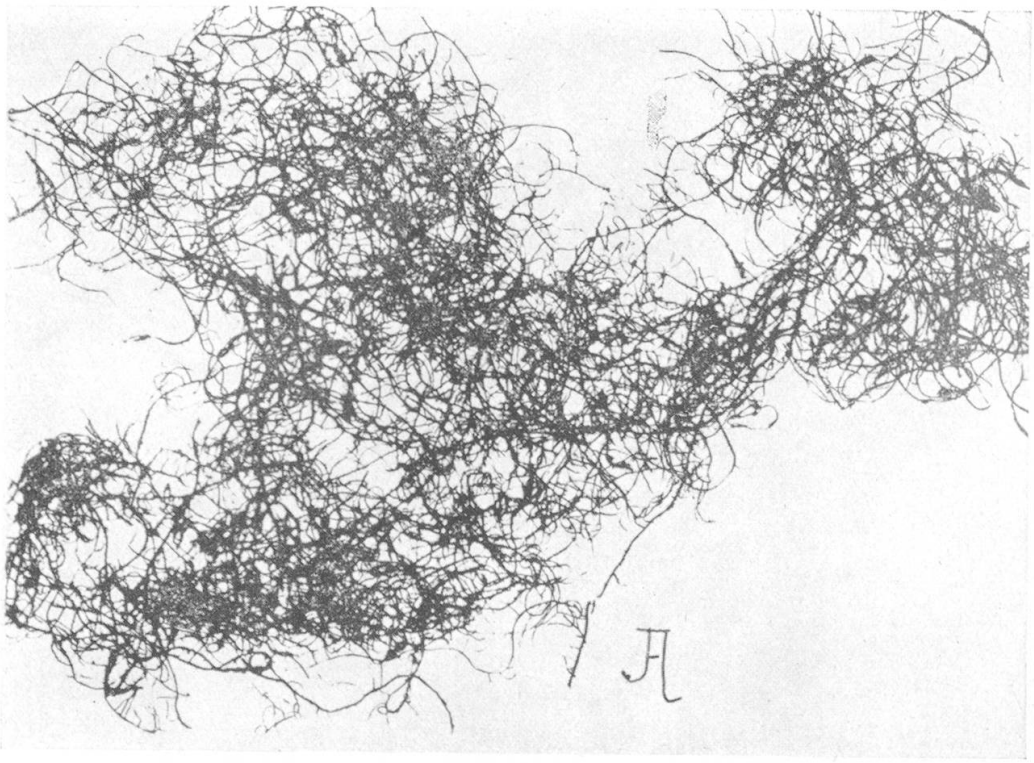


Fig. 1
Rhynchostegium rusciforme (Neck)
var. *simplicissimum* Amann
(rhéomorphose extrême)

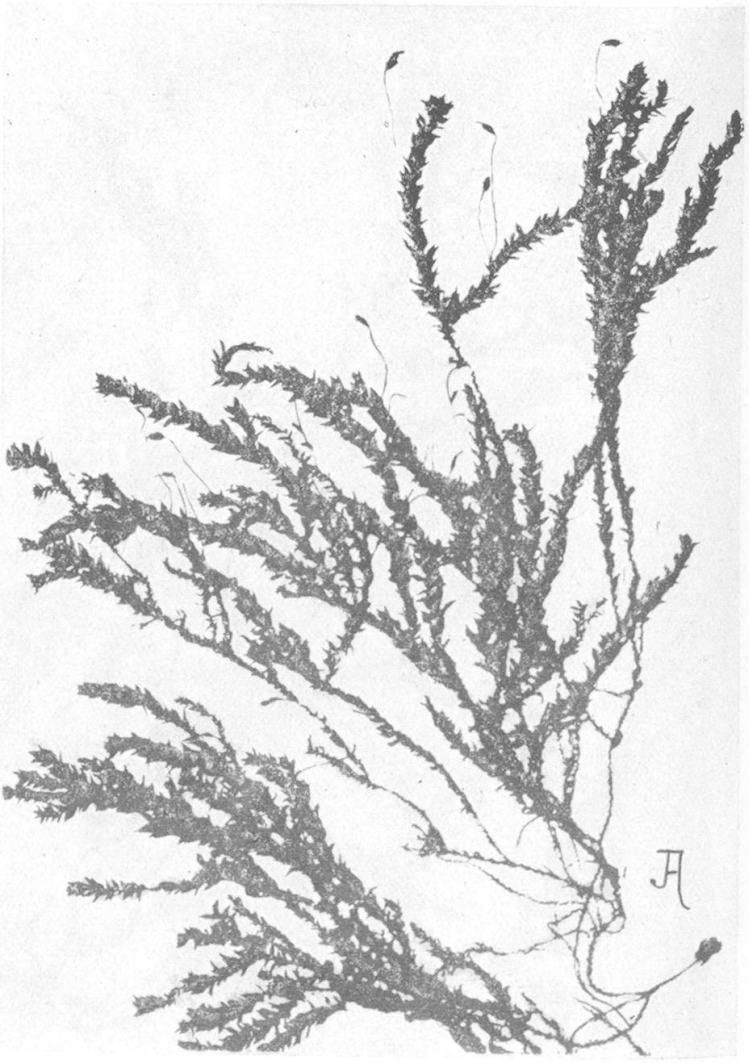


Fig. 2
R. rusciforme (Neck) fo. *typica*

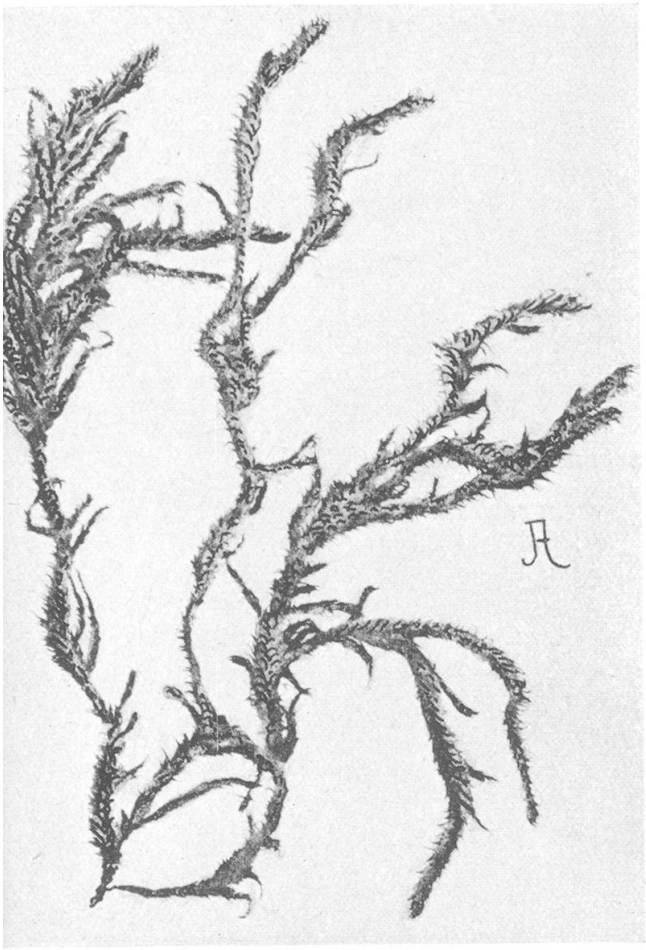


Fig. 1
Rhytidium rugosum (L.) *typicum*

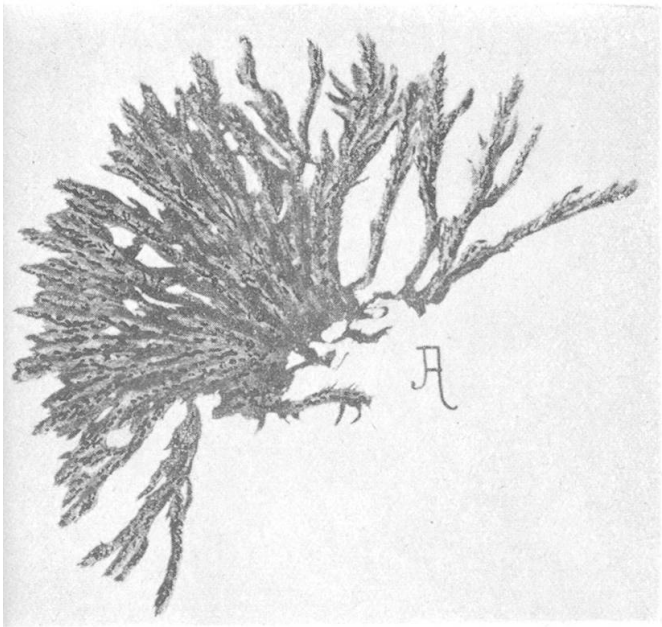


Fig. 2
Rhytidium var. *boreale* (Lange) (oréomorphose)

Fig. 3
Rhytidium var. *gracile* Amann (sciamorphose)

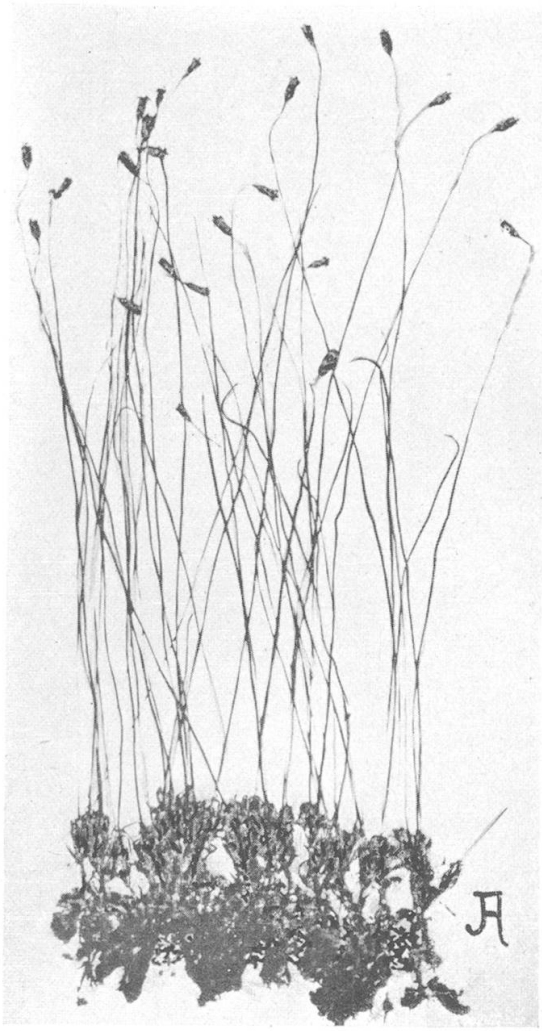


Fig. 1
Splachnum sphaericum (L. fil.)
var. *gracile* (Dicks.)

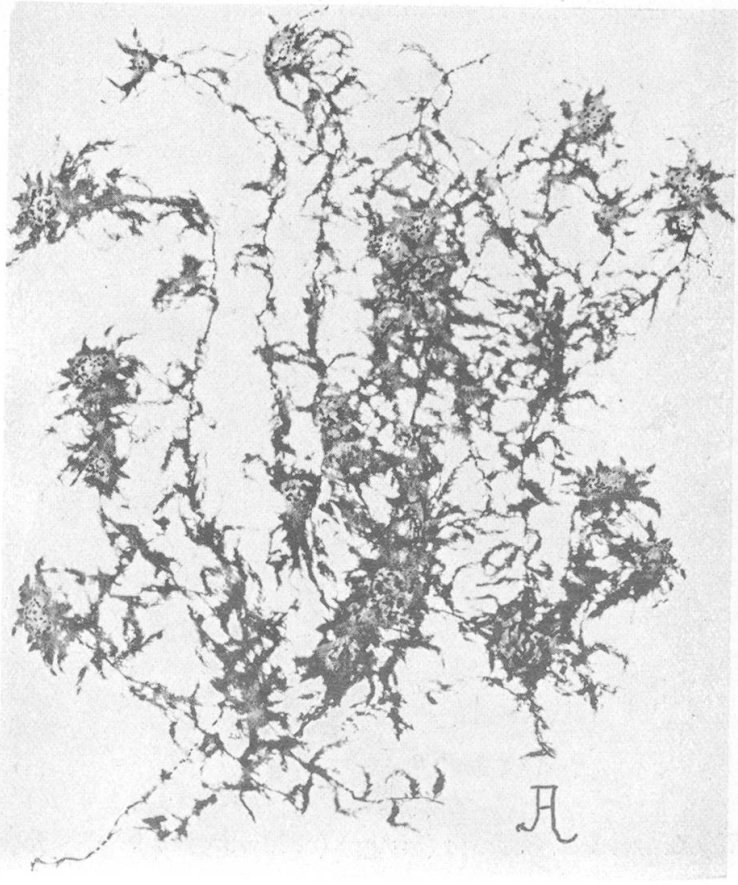


Fig. 2
Sphagnum molluscum Bruch

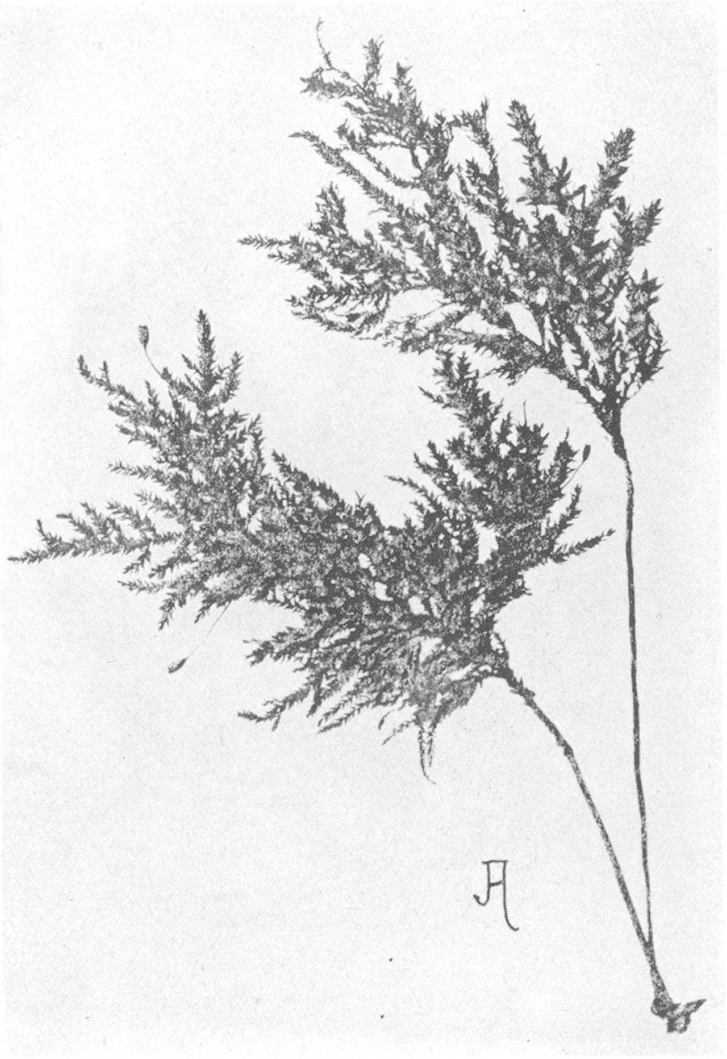


Fig. 1
Thamnium alopecurum L.
fo. *typica*

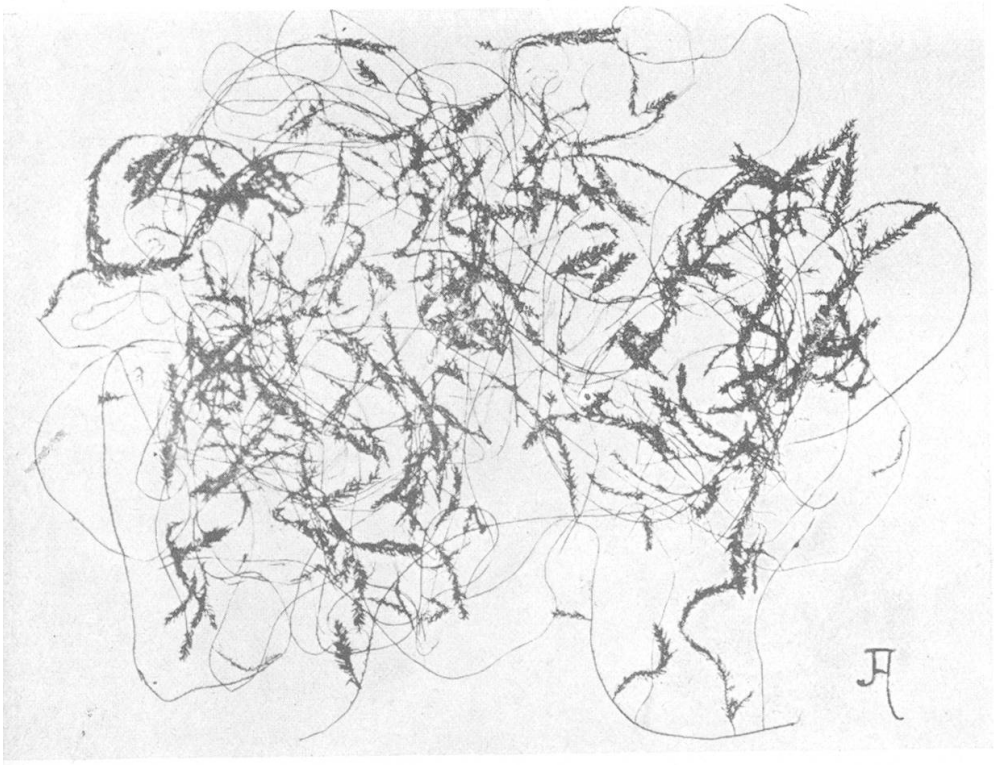


Fig. 2
Thamnium Lemani
Schnetzler
(rhéomorphose abyssale)

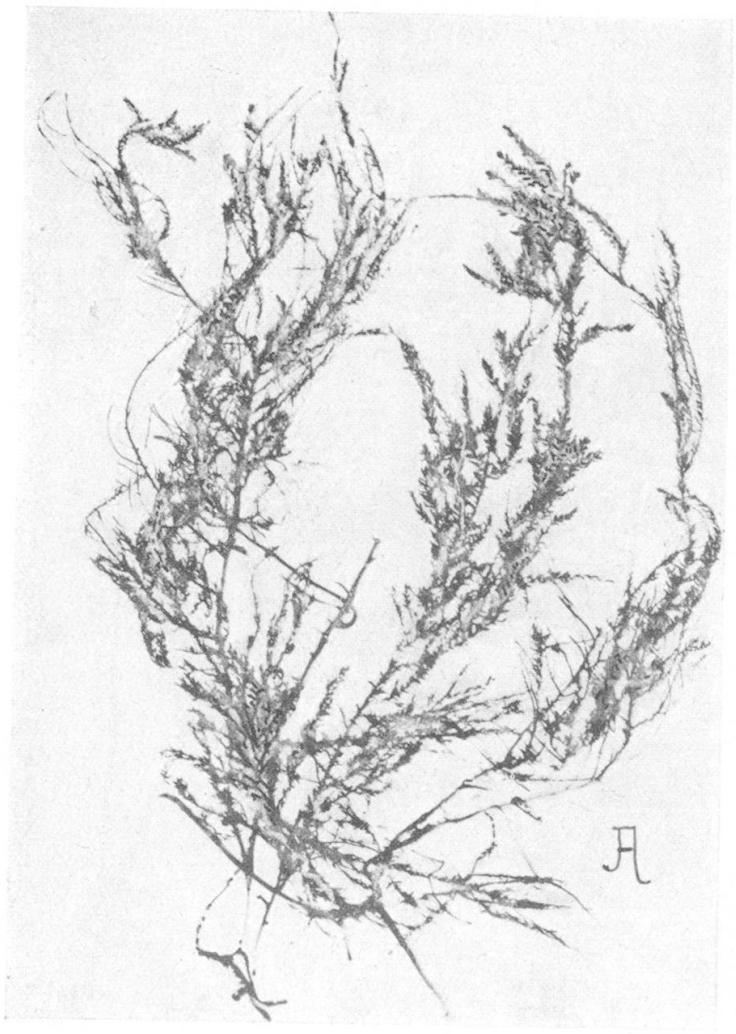


Fig. 1
Thamnium alopecurum L.
var. *protensum* Turn
(hydromorphose)

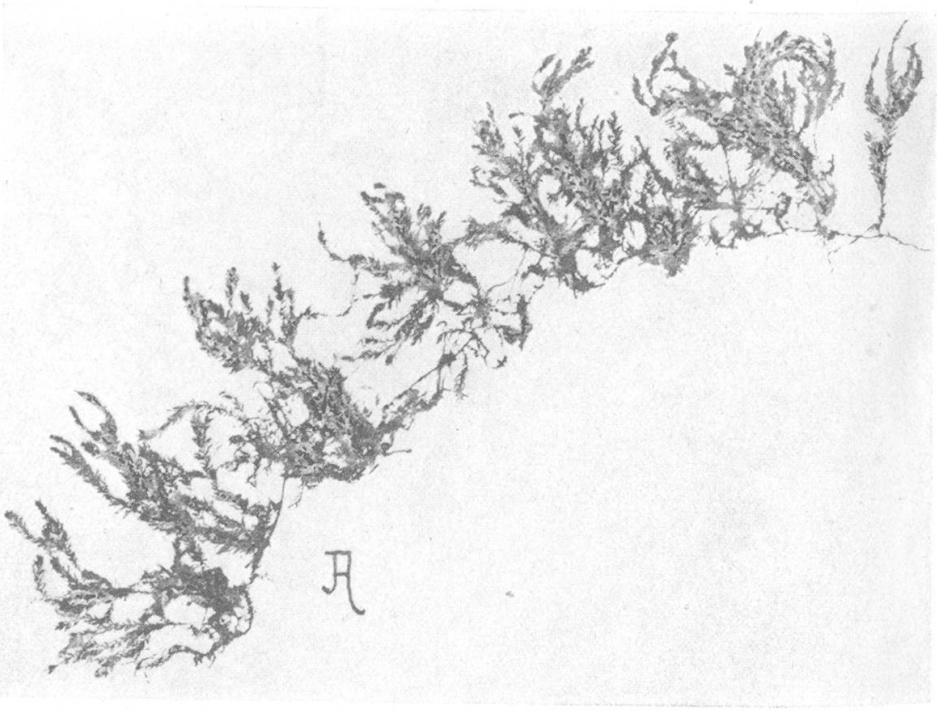


Fig. 2
Thamnium alopecurum L.
var. *cavernarum*
(cryptomorphose)

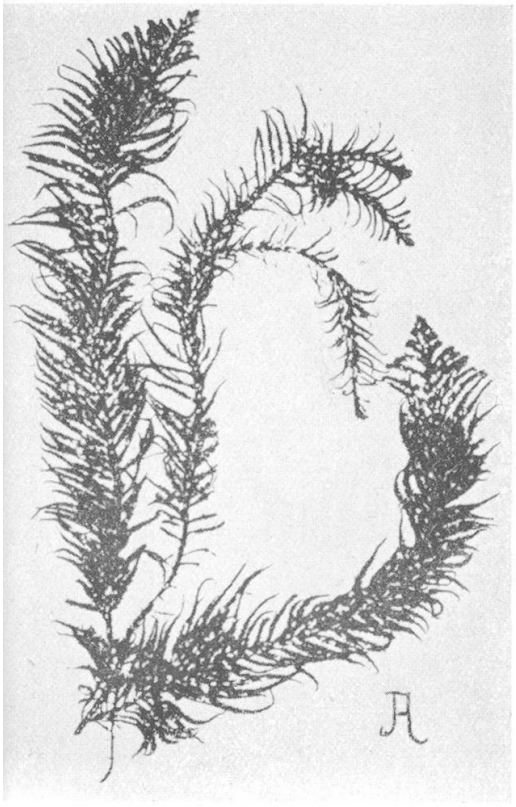


Fig. 1
Thuidium abietinum (L.) fo. *typica*

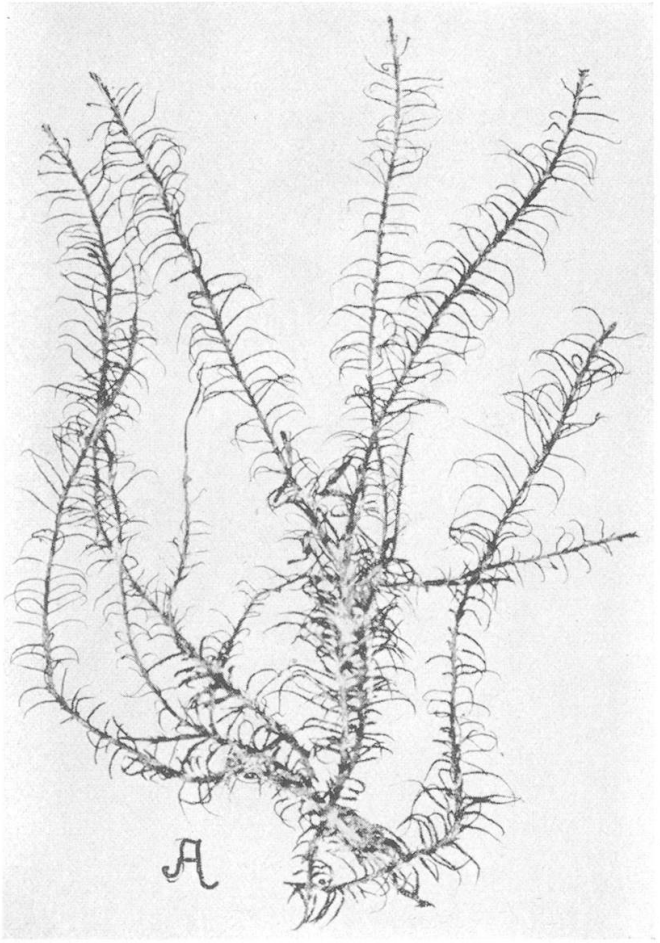


Fig. 2
T. abietinum (L.) var. *gracile* Amann
(sciamorphose)

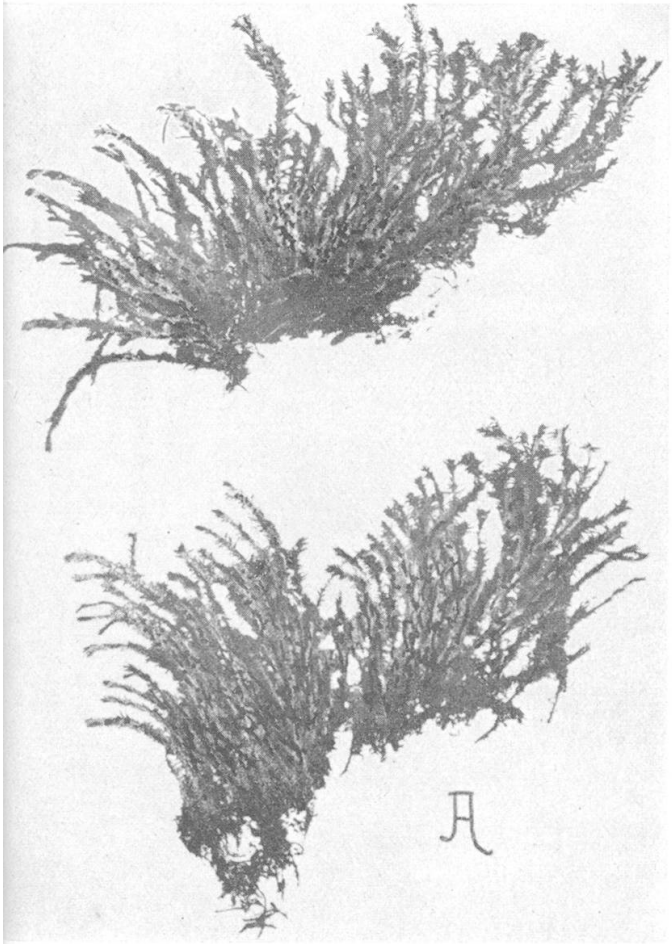


Fig. 3
Zygodon gracilis Wils.

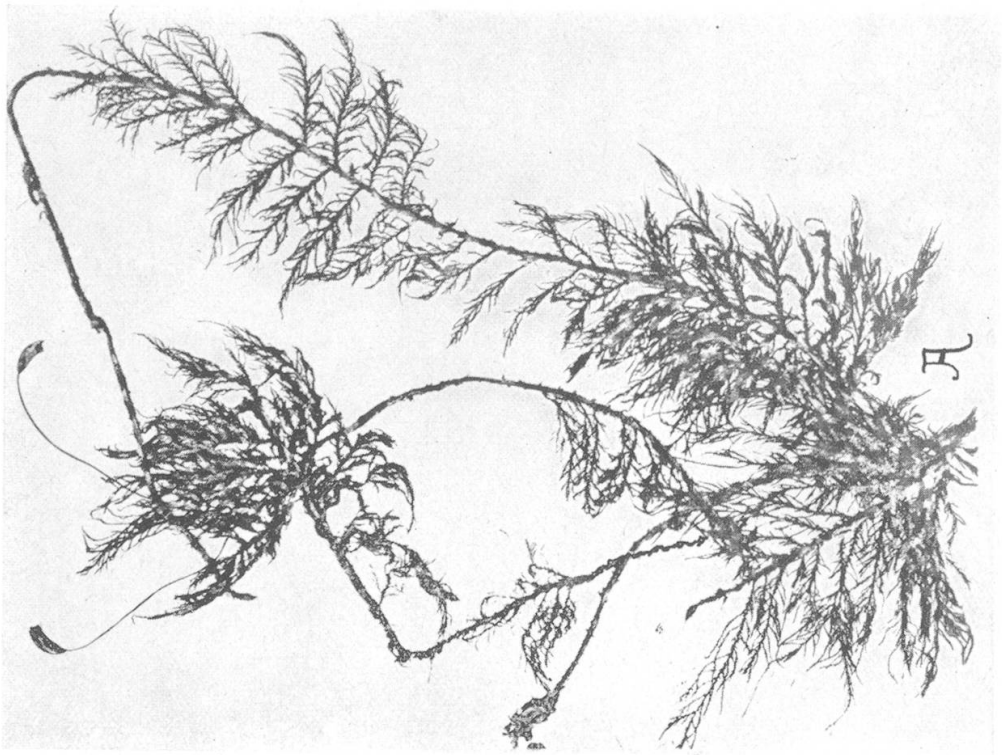


Fig. 2
Thuidium tamariscinum (Hw.)

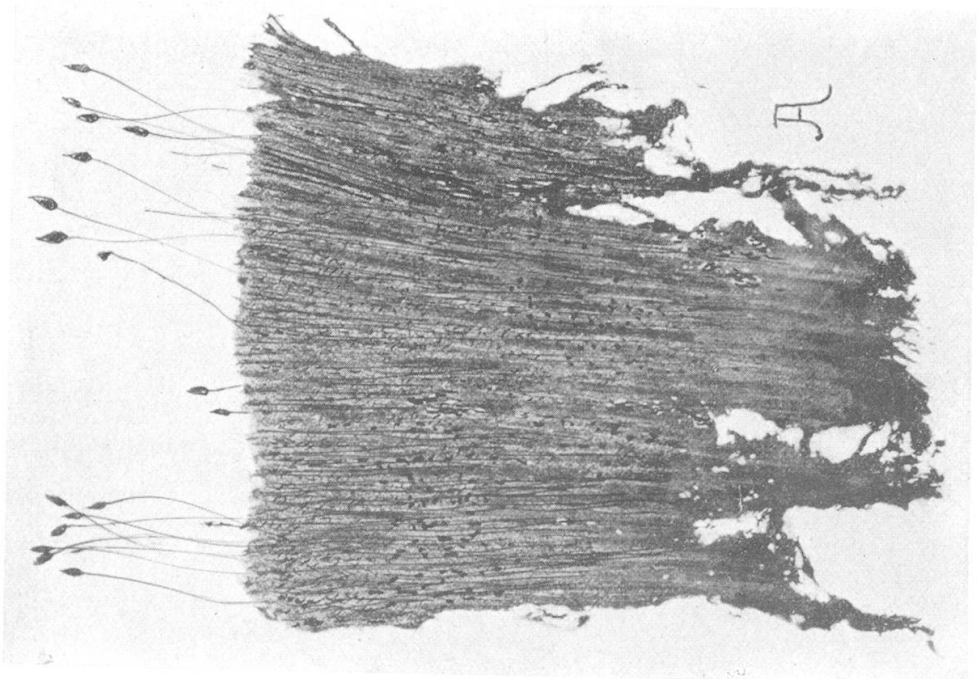


Fig. 1
Voitia nivalis Horn.