

**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.

**Kapitel:** Bryogéographie écologique : Autoécologie : étude des facteurs écologique

**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:** 07.01.2026

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

## 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  $+50^{\circ}$  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.<sup>1</sup>

Par contre, dans les stations découvertes des Hautes-Alpes, les mousses peuvent être soumises occasionnellement à des températures très basses, atteignant et dépassant parfois  $-37^{\circ}$ .

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).

<sup>1</sup> 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  $40^{\circ}$ .

*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<sup>h</sup>),  $+52^{\circ}$  (air  $31,5^{\circ}$ ).

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  $16^{\circ}$ . Dans une touffe de *Racomitrium lanuginosum*, au soleil  $60^{\circ}$ , sous une couverture mince de mousse  $50,2^{\circ}$ .

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 thermophilie 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  $-80^{\circ}$  et  $-100^{\circ}$ , durant plusieurs heures, et même  $-120^{\circ}$  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<sup>1</sup>.

SCHADE (1917) a observé la marche de la température dans les touffes du *Leptoscyphus Taylora*, et trouvé des maxima de  $14,9$  à  $17^{\circ}$  et des minima de  $-1,9$  à  $-6^{\circ}$ . Il est probable, selon GAMS (1927), que des chiffres analogues valent pour l'*Amphidictum Mougeotii* de la zone nébuleuse du Valais.

Pour le *Pohlia nutans* (thermo-adiaphore), SCHADE a constaté une amplitude thermique de  $54$  à  $58^{\circ}$ . 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

<sup>1</sup> 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*,  $+48^{\circ}$ .

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  $-40^{\circ}$ , l'amplitude de la variation annuelle de température, à laquelle sont adaptées ces mousses, est de  $80$  à  $90^{\circ}$ .

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 parce qu'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.<sup>1</sup>

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

---

<sup>1</sup> On sait qu'en général, l'inactivation, par la chaleur, de la plupart des ferments organiques, survient lorsqu'ils sont soumis, pendant un certain temps, à une température de  $+55$  à  $58^{\circ}$ . 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  $60^{\circ}$ .



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.<sup>1</sup>

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  $-20^{\circ}$ , et cependant bien vertes et parfaitement vivantes.

*Observations:* Touffes de *Drepanium Vaucheri*, à 2400 m., en novembre  $-11^{\circ}$ .

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.

<sup>1</sup> 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 concomitantes 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  $-20^{\circ}$  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 abaisser de 10 à  $20^{\circ}$  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 érythrophyllé) 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:

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

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

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

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

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

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

<i>Gymnostomum calcareum</i>	<i>Schistidium brunnescens</i>
<i>Weisia crispata</i>	<i>Grimmia tergestina</i>
<i>Pottia Heimii</i>	<i>Enthostodon ericetorum</i>
<i>Pterigoneurum cavifolium</i>	<i>Neckera turgida</i>
<i>Trichostomum Bambergeri</i>	<i>Brachythecium campestre</i>
<i>Crossidium griseum</i>	— <i>Rotaeum</i>
<i>Syntrichia papillosa</i>	

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

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

## 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:

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

#### B. De la zone alpine:

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

<i>Streblotrichum bicolor</i>	<i>Bryum archangelicum</i>	<i>Brachythecium tauriscorum</i>
<i>Barbula poenina</i>	— <i>languardicum</i>	<i>Ptychodium abbreviatum</i>
<i>Desmatodon Laureri</i>	— <i>rutilans</i>	<i>Amblystegium</i>
— <i>Wilczekii</i>	— <i>Lindbergii</i>	— <i>pachyrhizon</i>
— <i>spelaeus</i>	— <i>opsicarpum</i>	— <i>ursorum</i>
<i>Dissodon splachnoides</i>	— <i>Colombi</i>	<i>Hygrohypnum arcticum</i>
<i>Tetraplodon urceolatus</i>	— <i>oxycarpum</i>	— <i>norvegicum</i>
<i>Pohlia rubella</i>	— <i>inflatum</i>	— <i>styriacum</i>
	— <i>micans</i>	<i>Hylocomium alaskanum</i>
	— <i>Kindbergii</i>	
	— <i>pseudo-Kunzei</i>	
	— <i>microcaespitium</i>	
	— <i>subglobosum</i>	
	— <i>limosum</i>	
	— <i>subcirratum</i>	

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

<i>Dicranoweisia crispula</i>	<i>Mniobryum albicans</i> v. <i>glaciale</i>
<i>Oreas Martiana</i>	<i>Polytrichum piliferum</i> Hoppei
<i>Dicranum Muehlenbeckii</i>	— <i>juniperinum alpinum</i>
<i>Grimmia funalis</i>	

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

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

## E. De la zone alpine à l'étage nival:

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

## F. Dans l'étage nival seulement:

<i>Syntrichia gelida</i>	<i>Lesquereuxia glacialis</i>
<i>Bryum arduum</i>	<i>Pseudoleskeella ambigua</i>
— <i>Dixonii</i>	
— <i>perlimbatum</i>	

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

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

*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 %	
	<u>133</u>		(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.<sup>1</sup>

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

<sup>1</sup> 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  $\text{CO}_2$  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  $45^\circ$  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.<sup>1</sup>

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

---

<sup>1</sup> 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 asplenoides*: 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):

<i>Tortella tortuosa</i> 5 <sup>1</sup>	<i>Hyophila riparia</i> 2
<i>Ctenidium molluscum</i> 5	<i>Syntrichia montana</i> 2
<i>Drepanium cupressiforme</i> 4	<i>Trichostomum crispulum</i> 2
<i>Schistidium apocarpum</i> 4	<i>Hygrohypnum palustre</i> 1
<i>Bryum gemmiparum</i> 2	<i>Bryum caespiticiu</i> 1
— <i>capillare</i> 2	<i>Camptothecium lutescens</i> 1

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

<i>Mnium rostratum</i> 3	<i>Fissidens</i> sp. 1
<i>Leptodon Smithii</i> 2	<i>Scapania</i> sp. 1
<i>Eurynchium praelongum</i> 1	

## 2° Faces sud

<i>Grimmia tergestinoides</i> 5	<i>Syntrichia montana</i> 4
<i>Schistidium apocarpum</i> 4	

## 3° Surfaces horizontales:

<i>Dialytrichia Brebissoni</i> 4	dans une cavité (éclairage 1 : 50):
<i>Drepanium cupressiforme</i> 2	<i>Anomodon viticulosus</i> 2
<i>Schistidium apocarpum</i> 2	<i>Neckera Besseri</i> 1
<i>Eurynchium crassinervium</i> 1	<i>Rhynchostegium murale</i> 1

## Et pour un mur de soutènement:

## Exposition W:

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

## Exposition E:

<i>Barbula revoluta</i> 4	<i>Homalothecium sericeum</i> 1
<i>Tortula muralis</i> 5	<i>Amblystegium serpens</i> 1
<i>Bryum caespiticiu</i> 2	<i>Funaria hygrometrica</i>
— <i>capillare</i> 1	

## Exposition S:

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

<sup>1</sup> Ces chiffres indiquent la fréquence relative à l'échelle de 1—5.

## Exposition N:

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

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).<sup>2</sup>

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 atténuée la lumière directe du soleil,

<sup>1</sup> Mousses *euryphotes* de H. GAMS (1927).

<sup>2</sup> 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 cela 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 microphylls 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* (Pl. XXI), *Homalia*, *Pterigophyllum* (Pl. XXIV 3), *Plagiothecium* (Pl. XXII 3), etc. Ces mousses «en mosaïque» sont rares ou nulles dans les forêts peu ombrueuses (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 détritiques, 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,<sup>1</sup>

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

<sup>1</sup> 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 punctuations 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, regardée 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 atrofusum*, *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.

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 radulaire; 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

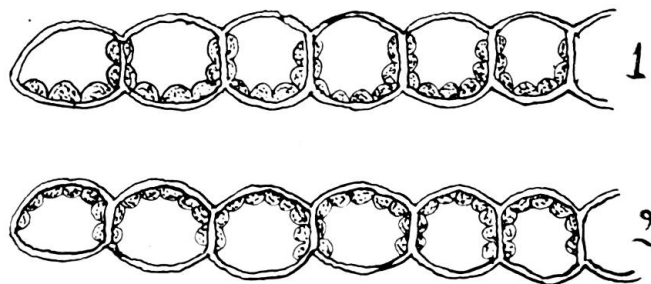


Fig. 1

*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.)

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 bistraté des *Timmia*, 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).

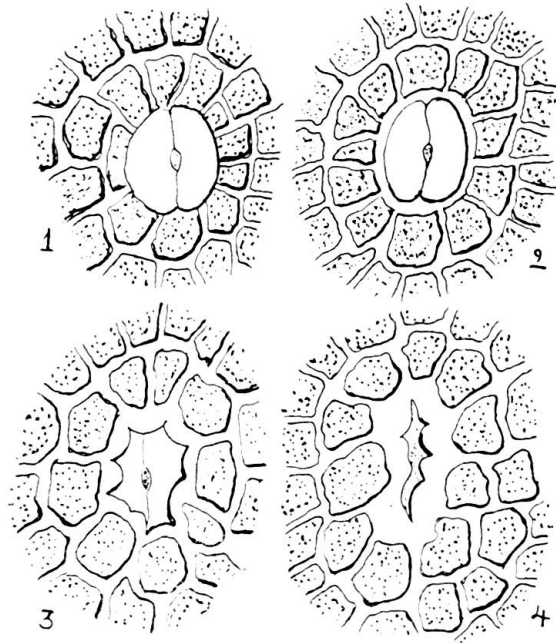


Fig. 2

1. Stomate phanéropore (*Orthotrichum gymnostomum*).
2. Stomate hémipériphaste (*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 dorsiventrals 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 tissu 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.<sup>1</sup>

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.

<sup>1</sup> 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 tissu foliaire, la réduction ou disparition des poils hyalins (*formae pilosae*), 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

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

## b) Saxicoles

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

## B. Habitant les zones inférieures et supérieures :

## a) Terricoles, humicoles, etc.

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

## b) Saxicoles

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

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

## a) Terricoles, humicoles, etc.

<i>Dicranum brevifolium</i>	<i>Ditrichum nivale</i>
— <i>albicans</i>	<i>Pottia latifolia</i>
<i>Campylopus Schimperi</i>	<i>Streblotrichum bicolor</i>
<i>Trematodon brevicollis</i>	<i>Desmatodon latifolius</i>

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

## b) Saxicoles

<i>Dicranoweisia crispula</i>	<i>Grimmia alpestris</i>
<i>Schistidium sphaericum</i>	— <i>mollis</i>
— <i>atrofuscum</i>	<i>Orthotrichum Killiasii</i>
<i>Grimmia sessitana</i>	<i>Bryum Muehlenbeckii</i>
— <i>Limprichtii</i>	<i>Pseudoleskeella ambigua</i>
— <i>caespiticia</i>	

## 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:

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

Et pour les saxicoles proprement dites (au nombre de 86): *Andreaea petrophila*, *Gymnostomum rupestre*, *Gyroweisia*, *Anoetangium*, *Molendoa*, *Rhabdoweisia*, *Cynodontium*, *Oreoweisia*, *Dichodontium*, *Arctoa*, *Dicranum fulvum*, *Fissidens* sp., *Seligé-riacées*, *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 concinnum*, *Plagiobryum Zierii*, *Bartramia Halleriana*, *B. pomiformis*, *Plagiopus*, *Neckera* sp., *Anomodon apiculatus*, *A. longifolius*, *Eurynchium* sp., *Brachythecium* sp., *Rhynchostegiella* sp., *Rhynchostegium* 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. denticulatum*, *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:

<i>Seligeria brevifolia</i>	<i>Heterocladium heteropterum</i>
— <i>pusilla</i>	<i>Thamnium Lemani</i>
<i>Brachyodus</i>	<i>Isopterygium Muellerianum</i>
<i>Schistostega</i>	<i>Drepanium Sauteri</i>
<i>Tetrodontium</i>	<i>Mnium hymenophylloides</i>

### 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 émergence accidentelle et passagère qui peut survenir dans certains cas.

### Mousses aquatiques

Les mousses aquatiques proprement dites (hydrotophytes) 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. X1), *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 «né-réïdes» 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. fluviale*, *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 faisceau 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 radriculaire, 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*, *Calliargon cordifolium* var. *fontinaloides* Lange, *C. sarmetosum* 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 *Gyrouveisia 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), *Hypophila 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 substérile, la nervure très robuste, biconvexe, etc.

Le bombement ou creusement du limbe foliaire (feuilles cochléari-formes, 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 ( $\Delta = 0,05—0,06^\circ$ ).

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  $\text{CO}_2$  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  $\text{O}$  et  $\text{CO}_2$ , tandis que les eaux calmes et immobiles en sont pauvres.

Au point de vue de leurs exigences pour l' $\text{O}$  et  $\text{CO}_2$ , 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<sub>2</sub> 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 asexuée; 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 dessèchement 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 dessiccation: 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  $1\frac{1}{2}$  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 agrégats 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 *Burbaumia*, peuvent servir à la collection des gouttelettes d'eau qui, en se réunissant, finissent par couler le long du seta sur le périchète 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.<sup>1</sup>

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).<sup>2</sup>

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

<sup>1</sup> 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.

<sup>2</sup> 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 m<sup>3</sup> (gouttelettes de 25  $\mu$  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 amphibiés et héliophiles), 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 DÜGGEL, 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<sup>3</sup> 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<sup>3</sup> pour le temps du 25 VIII au 1<sup>er</sup> 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 continu 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.).<sup>1</sup>

<sup>1</sup> 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<sup>2</sup>, 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.<sup>1</sup>

Les hyalocytes des mousses hétérodyctées (*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*).<sup>2</sup>

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-*

<sup>1</sup> LOESKE (1910, p. 57) considère les fibres spirales des *Sphaignes* comme étant en relation avec l'assimilation dans un milieu pauvre en substances minérales.

<sup>2</sup> 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 dessiccation 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)

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

#### 2° Mousses hélophiles saxicoles (des rochers mouillés)

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



<i>Philonotis laxa</i>	<i>Rhynchostegiella Teesdalei</i>
<i>Orthothecium rufescens</i>	<i>Amblystegium Juratzkanum</i>
<i>Brachythecium plumosum</i>	— <i>trichopodium</i>
<i>Rhynchostegiella curviseta</i>	<i>Cratoneurum sulcatum</i>
— <i>Jacquini</i>	

## 3° Mousses fonticoles:

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

## 4° Mousses litophiles (des rivages)

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

*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.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> 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 continu de cette couche qui joue le rôle principal dans la dessiccation.

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 répanse, en Suisse, des mousses et des sociétés de mousses néphélophiles (*Ulotaires* 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: *Molendia* 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 sciaiphiles 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 mousses 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 dessiccation 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 xéro-  
philes.

La résistance à la dessiccation 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 dessiccation 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 caespitium* 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 caespitium*, *Barbula revoluta*, *Tortula muralis*, contenaient encore 10,30 % d'humidité, qui ne pouvait leur être enlevée que par une dessiccation 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 dessiccation.

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 dessiccation. 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.<sup>1</sup>

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

<sup>1</sup> Chez *Tortula muralis*, ces papilles sont au nombre d'environ 2 000 000 par cm<sup>2</sup> 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 dessiccation des feuilles, sont:

1° l'incurvation et l'application de la feuille contre la tige, son imbrication (feuilles cymbiformes, engainantes) (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.<sup>1</sup>

Puis le limbe foliaire bistraté (*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).<sup>2</sup>

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

<sup>1</sup> 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 C O<sub>2</sub>) est notablement diminuée. (E. BASTIN, 1891.)

<sup>2</sup> 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 dessiccation. 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 dessiccation, 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 (*Isoetecium 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 *Porothea*, 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 dessiccation: ces paraphyses font défaut aux inflorescences des mousses aquatiques.

Le sporophyte, tout particulièrement, présente des dispositions protectrices spéciales contre la dessiccation.

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 dessiccation du col de la capsule (LOESKE 1910, p. 171).

Chez nombre d'espèces, la capsule est protégée par sa position insérée ou incluse dans le périchète, 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 dessiccation.

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 dessiccation, 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 dessiccation.

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 *Orlhotrichum 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 hygrophiles de la même espèce. Exemples:

*Grimmia mollis* fo. *terrestris*: Indice cellulaire (cellules moyennes médianes) 5000 à 5400 au mm<sup>2</sup>; fo. *aquatica*: 3400 à 3900.

*Bryum Schleicheri* fo. *typica* 600 à 800 cel. au mm<sup>2</sup>; var. *latifolium* (fonticole): 200 à 600 (Pl. III 2).

*Oligotrichum hercynicum*: stations sèches: 4900 à 7000 au mm<sup>2</sup>; 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.

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

<sup>1</sup> *C. Schimperi*, nettement xérophile dans les Alpes, paraît être hydrophile en Islande où il se trouve avec les Sphaignes dans les «myrar» (HESSELBO, 1912).

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

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)<sup>1</sup>,

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 dessiccation 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-

<sup>1</sup> 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 hygrophiles 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 ἀπένεμος à l'abri du vent); telles sont, entr'autres toutes les espèces silvicoles et la plupart des sciaphiles. Ces mousses apénémophiles, sensibles à la dessiccation, 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 Kiliassii*, *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 radulaire, 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,<sup>1</sup> 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.<sup>2</sup>

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.

<sup>1</sup> 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.

<sup>2</sup> 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. crista*, *D. rufescens*, *Fissidens exilis*, *F. taxifolius*, *Ditrichum tortile*, *D. homomallum*, *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 un rôle actif pour la désagrégation de ces roches. On observe assez fréquemment des cas où le feutre formé par les radicules pénètre à l'intérieur de la roche par des fentes capillaires, jusqu'à plus d'un décimètre de profondeur.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> *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 morphologiques 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 radicata*, *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., *Timmia*, *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.<sup>1</sup>

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

*Ephemerum* sp., *Phascum cuspidatum*, *curvicolium*, *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.

<sup>1</sup> 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*, on 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*, *eury stomum*.

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*, *Scleropodium*, 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*, *sagittae-folium*, *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 détritiques, 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. *Schimperii*, *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 asplenoides* 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*, *Sporobolus*, *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*, *trifarum*, *revolvens*, *vernicosum*, *stramineum*, *pratense*, etc.

La «*tourbe sèche*» (RAMANN) formée sur les terrains secs, est un substrat stérilisé par la dessiccation 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. Schimperii*, *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 épi-phytes, 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: <sup>1</sup>

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-

<sup>1</sup> 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 épiphyllles font presque entièrement défaut à la flore européenne. Il faut cependant indiquer, comme épiphyllle 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*, *Ulotia* 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.  $\frac{1}{2}$ , 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, dans 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 détrit: 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 dessiccation temporaire et prolongée propres aux stations de la crevnée.

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 *Anoetangium*, *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'incrument 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.<sup>1</sup>

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

<sup>1</sup> 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 terri- coles 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
<i>Dicranoweisia intermedia</i>	<i>D. crispula</i>
<i>Dicranum Sauteri</i>	<i>D. longifolium</i>

arboricoles ou lignicoles	saxicoles
<i>Tortula pulvinata</i>	<i>T. ruralis</i>
<i>Orthotrichum pallens</i>	<i>O. paradoxum</i>
— <i>sramineum</i>	— <i>alpestre</i>
— <i>speciosum</i>	— <i>Killiasii</i>
<i>Zygodon viridissimus</i>	<i>Z. rupestris</i>
<i>Neckera pennata</i> ou <i>pumila</i>	<i>N. oligocarpa</i>
<i>Fabronia pusilla</i>	<i>F. octoblepharis</i>
<i>Entodon cladorrhizans</i>	<i>E. Schleicheri</i>
<i>Lesquereuxia striata</i>	<i>L. saxicola</i>
<i>Eurynchium germanicum</i> <sup>1</sup>	<i>E. Vaucheri</i> <sup>1</sup>
<i>Hypnum orthocarpum</i>	<i>H. fastigiatum</i>

<sup>1</sup> (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 *pélo-morphoses*. 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*, *Ditrichum 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 cm<sup>2</sup>, 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 m<sup>2</sup>. 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 racicules 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 siliceux: 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.<sup>1</sup>

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  $\text{Ca}^{++}$  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  $\text{CaCO}_3$  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*, *squarrosus*, *riparium*; *S. subsecundum* est presque indifférent.

La constatation que l'action des différentes combinaisons du

<sup>1</sup> 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  $\text{CaO}$ .

calcium, sur les mousses, est fort différente, m'a conduit (AMANN 1891) à faire la distinction entre les terrains *achaliques* ne contenant pas de Ca ou le contenant sous des formes inactives, et les terrains *chaliques* 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 achaliques. Pour certaines mousses, il paraît que l'ion  $\text{Ca}^{++}$  exerce une certaine influence, même lorsqu'il provient de la dissociation du  $\text{CaSO}_4$ . Il est vrai que les substrats gypseux présentent souvent, sinon toujours, du  $\text{CaCO}_3$  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 %,  $\text{CaCO}_3$  suivant les espèces.

Le fait que la dolomie a la même flore que le calcaire se comprend, car les terrains dolomitiques contiennent toujours du  $\text{CaCO}_3$  en notable proportion (10 % env.) à côté du  $\text{MgCO}_3$ .<sup>1</sup>

L'agent le plus actif de solubilisation des sels de Ca est l'eau chargée de  $\text{CO}_2$ , 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 milieu 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

<sup>1</sup> 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  $\text{Ca}^{++}$  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  $\text{Ca}''$  sur les déchets résultant de l'activité vitale, chez certaines catégories de plantes qui ne peuvent vivre que sur des substrats présentant des ions  $\text{Ca}''$ , 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  $\text{Ca}''$  pour neutraliser l'action nocive d'autres éléments (les ions  $\text{K}'$  p. ex.). Pour certains substrats, riches en ions toxiques, et pour certaines catégories de plantes, la présence des ions  $\text{Ca}''$  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  $\text{CaCO}_3$  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.<sup>1</sup>

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  $\text{Mg}''$  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,<sup>2</sup>
- espèces calcifuges (préférantes, tolérantes, exclusives).

Si des observations très nombreuses imposent en quelque sorte cette répartition des mousses en trois catégories principales, les diffi-

<sup>1</sup> 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  $\text{Ca}''$  n'exerce pas d'action toxique en lui même sur les sphaignes.

<sup>2</sup> 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.<sup>1</sup>

Or, même sur les terrains et les formations calcaires, les substrats achalciques 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 substrat 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

<sup>1</sup> Il va sans dire que le dégagement de CO<sub>2</sub> 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 achalcique 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<sup>1</sup> ou par l'eau qui s'est chargée de cet élément sur son parcours. Cette modification accidentelle ou habituelle du substrat achalcique 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

<sup>1</sup> 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 Cluoz, JENNY a trouvé un dépôt annuel (en 1924) de 1,4 kg. de poussière par m<sup>2</sup>, soit 14.000 kg. par hectare. Cette poussière contenant 37 % de CaCO<sub>3</sub> à l'Alpe Murtèr (2340 m.), cela correspond à 5180 kg. CaCO<sub>3</sub> par hectare. Et, à l'altitude de 1850 m., 0,75 kg. par m<sup>2</sup>, soit 7500 kg. par hectare, avec 15 % CaCO<sub>3</sub>, correspondant à 1125 kg. CaCO<sub>3</sub>.

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,<sup>1</sup> je donne, ci-après, les listes des espèces qui en découlent.

### A. Espèces calcifuges

#### a) plus ou moins exclusives

<i>Sphagnum</i> sp.	— <i>brevipilus</i>
<i>Andreaea</i> sp.	<i>Dicranodontium aristatum</i>
<i>Dicranoweisia cirrata</i>	<i>D. circinatum</i>
<i>D. intermedia</i>	<i>Metzleria</i>
<i>Eucladium verbanum</i>	<i>Leucobryum</i>
<i>Rhabdoweisia</i>	<i>Octodiceras</i>
<i>Oreas</i>	<i>Ditrichum tortile</i>
<i>Oreoweisia</i>	— <i>nivale</i>
<i>Dicranella carviculata</i>	— <i>vaginans</i>
<i>Dicranum fulvellum</i>	— <i>zonatum</i>
— <i>falcatum</i>	<i>Leptodontium</i>
— <i>pumilum</i>	<i>Schistidium pulvinatum</i>
— <i>spurium</i>	<i>Grimmia triformis</i>
— <i>Bergeri</i>	— <i>arenaria</i>
— <i>montanum</i>	— <i>Doniana</i>
— <i>flagellare</i>	— <i>unicolor</i>
— <i>Sendtneri</i>	— <i>apiculata</i>
— <i>fulvum</i>	— <i>Holleri</i>
— <i>viride</i>	— <i>incurva</i>
— <i>Sauteri</i>	— <i>elongata</i>
<i>Campylopus Schwarzii</i>	— <i>sessitana</i>
— <i>subulatus</i>	— <i>trichophylla</i>
— <i>turfaceus</i>	— <i>Lisae</i>
— <i>flexuosus</i>	— <i>Mühlenbeckii</i>
— <i>fragilis</i>	— <i>decipiens</i>
— <i>Mildei</i>	— <i>elatior</i>
— <i>atrovirens</i>	— <i>funalis</i>
— <i>polytrichoides</i>	— <i>torquata</i>

<sup>1</sup> 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.

<i>Grimmia caespiticia</i>	<i>Habrodon</i>
— <i>montana</i>	<i>Lesquereuxia striata</i>
<i>Dryptodon</i>	<i>Pseudoleskea patens</i>
<i>Racomitrium</i> sp.	<i>Heterocladium heteropterum</i>
<i>Brachysteleum</i>	<i>Cylindrothecium cladorrhizans</i>
<i>Braunia</i>	<i>Isothecium myosuroides</i>
<i>Amphidium lapponicum</i>	<i>Brachythecium Payotianum</i>
<i>Zygodon viridissimus</i>	<i>Plagiothecium piliferum</i>
<i>Ulota</i> sp.	— <i>undulatum</i>
<i>Orthotrichum</i> sp.	— <i>neckeroideum</i>
<i>Georgia</i>	— <i>laetum</i>
<i>Tetrodontium</i>	— <i>striatellum</i>
<i>Schistostega</i>	<i>Drepanocladus contiguus</i>
<i>Tetraplodon urceolatus</i>	— <i>purpurascens</i>
<i>Enthostodon</i>	— <i>Rotae</i>
<i>Pohlia sphagnicola</i>	<i>Drepanium pallescens</i>
<i>Bryum Mühlenbeckii</i>	— <i>fertile</i>
<i>Mnium hornum</i>	— <i>reptile</i>
<i>Aulacomnium androgynum</i>	— <i>orthocarpum</i>
<i>Catharinea angustata</i>	— <i>hamulosum</i>
— <i>tenella</i>	— <i>callichroum</i>
<i>Oligotrichum</i>	— <i>imponens</i>
<i>Polytrichum gracile</i>	— <i>revolutum</i>
— <i>sexangulare</i>	<i>Heterophyllum Haldanianum</i>
— <i>juniperinum</i>	<i>Hygrohypnum styriacum</i>
— <i>strictum</i>	— <i>arcticum</i>
<i>Buxbaumia</i>	— <i>norvegicum</i>
<i>Fontinalis squamosa</i>	— <i>cochlearifolium</i>
<i>Cryphaea</i>	— <i>alpinum</i>
<i>Neckera pennata</i>	— <i>molle</i>
— <i>pumila</i>	— <i>dilatatum</i>
<i>Pterigophyllum</i>	<i>Calliergon sarmentosum</i>

## b) plus ou moins tolérantes:

<i>Sphagnum cymbifolium</i>	<i>Dicranella crispa</i>
— <i>medium</i>	— <i>subulata</i>
— <i>squarrosum</i>	— <i>curvata</i>
— <i>fimbriatum</i>	<i>Dicranum congestum</i>
— <i>Girgensohnii</i>	— <i>fuscescens</i>
— <i>quiquefarium</i>	— <i>elongatum</i>
— <i>acutifolium</i>	— <i>strictum</i>
— <i>subsecundum</i>	— <i>longifolium</i>
— <i>rufescens</i>	— <i>albicans</i>
<i>Andreaea petrophila</i>	<i>Dicranodontium longirostre</i>
<i>Archidium</i>	<i>Seligeria brevifolia</i>
<i>Pleuridium nitidum</i>	— <i>erecta</i>
<i>Anoetangium compactum</i>	<i>Blindia</i>
<i>Dicranoweisia crispula</i>	<i>Brachydontium</i>
<i>Cynodontium</i> sp.	<i>Campylosteleum</i>
<i>Diobelon</i>	<i>Trichodon</i>

<i>Syntrichia papillosa</i>	<i>Polytrichum formosum</i>
— <i>laevipila</i>	— <i>piliferum</i>
— <i>pulvinata</i>	— <i>commune</i>
<i>Schistidium lineare</i>	<i>Diphyscium</i>
— <i>confertum</i>	<i>Antitrichia</i>
<i>Coscinodon</i>	<i>Fabronia</i>
<i>Grimmia leucophaea</i>	<i>Anomodon tristis</i>
— <i>commutata</i>	— <i>apiculatus</i>
— <i>ovata</i>	<i>Pterogonium</i>
— <i>pulvinata</i>	<i>Pterigynandrum</i>
— <i>alpestris</i>	<i>Lesquereuxia saxicola</i>
— <i>mollis</i>	<i>Ptychodium decipiens</i>
<i>Racomitrium mollissimum</i>	— <i>pallescent</i>
<i>Hedwigia</i>	<i>Brachythecium albicans</i>
<i>Anomobryum filiforme</i>	— <i>Starkii</i>
<i>Pohlia cruda</i>	— <i>glaciale</i>
— <i>cucullata</i>	— <i>plumosum</i>
— <i>commutata</i>	<i>Eurynchium velutinoides</i>
— <i>gracilis</i>	<i>Rhynchostegiella Jacquini</i>
— <i>grandiflora</i>	<i>Rhaphidostegium</i>
— <i>Rothii</i>	<i>Plagiothecium Roeseanum</i>
— <i>bulbifera</i>	— <i>silvaticum</i>
— <i>elongata</i>	— <i>denticulatum</i>
— <i>longicolla</i>	— <i>Ruthei</i>
— <i>Ludwigii</i>	<i>Isopterygium elegans</i>
<i>Bryum Duvalii</i>	<i>Hygroamblystegium fluviatile</i>
— <i>sagittaeifolium</i>	<i>Cratoneurum decipiens</i>
— <i>alpinum</i>	<i>Drepanocladus revolvens</i>
<i>Mnium spinosum</i>	— <i>uncinatus</i>
— <i>spinulosum</i>	— <i>exanulatus</i>
— <i>stellare</i>	— <i>fluitans</i>
<i>Bartramia ithyphylla</i>	<i>Ptilium</i>
<i>Philonotis marchica</i>	<i>Ctenium subplumiferum</i>
— <i>fontana</i>	<i>Hygrohypnum ochraceum</i>
<i>Catharinea undulata</i>	<i>Calliergon stramineum</i>
<i>Pogonatum nanum</i>	— <i>nivale</i>
<i>Polytrichum alpinum</i>	— <i>cordifolium</i>

## c) Espèces préférantes

<i>Pleuroidium alternifolium</i>	<i>Dicranum majus</i>
— <i>subulatum</i>	<i>Fissidens osmundoides</i>
<i>Dicranoweisia compacta</i>	<i>Ceratodon</i> sp.
<i>Aongstroemia</i>	<i>Ditrichum homomallum</i>
<i>Dichodontium</i>	— <i>pallidum</i>
<i>Oncophorus</i>	<i>Trichostomum cylindricum</i>
<i>Dicranella Schreberi</i>	— <i>viridulum</i>
— <i>Grevilleana</i>	<i>Schistidium papillosum</i>
— <i>heteromalla</i>	— <i>alpicola</i>
<i>Dicranum Blyttii</i>	<i>Rhacomitrium canescens</i>
— <i>Starkei</i>	<i>Amphidium Mougeotii</i>

*Mnium cuspidatum*  
*Bartramia pomiformis*  
*Pogonatum aloides*  
*Pseudoleskea radicata*  
*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*  
     — *pallidescuspidatum*  
     — *Geheebii*  
     — *Gerwigii*  
     — *gemmiparum*  
*Mnium hymenophyllodes*  
*Plagiopus*  
*Amblyodon*  
*Meesea trichodes*

<i>Catascopium</i>	<i>Amblystegium confervoides</i>
<i>Philonotis calcarea</i>	— <i>Sprucei</i>
<i>Timmis</i> sp.	— <i>ursorum</i>
<i>Neckera jurassica</i>	<i>Hygroamblystegium</i> sp.
— <i>Besseri</i>	<i>Cratoneurum</i> sp.
<i>Myurella</i>	<i>Chrysohypnum</i> sp.
<i>Anomodon</i> sp.	<i>Drepanocladus Sendtneri</i>
<i>Pseudoleskea filamentosa</i>	— <i>Wilsoni</i>
<i>Pseudoleskeella catenulata</i>	— <i>hamifolius</i>
— <i>ambigua</i>	— <i>lycopodioides</i>
<i>Orthothecium</i> sp.	<i>Ctenidium</i> sp.
<i>Cylindrothecium</i> sp.	<i>Homomallium incurvatum</i>
<i>Homalothecium</i> sp.	<i>Drepanium fastigiatum</i>
<i>Camptothecium lutescens</i>	— <i>dolomiticum</i>
<i>Ptychodium plicatum</i>	— <i>recurvatum</i>
— <i>affine</i>	— <i>Sauteri</i>
— <i>abbreviatum</i>	— <i>Bambergeri</i>
<i>Brachythecium glareosum</i>	— <i>Vaucheri</i>
— <i>laetum</i>	— <i>arcuatum</i>
— <i>Mildeanum</i>	— <i>pratense</i>
<i>Eurynchium</i> sp.	<i>Hygrohypnum palustre</i>
<i>Rhynchostegiella</i> sp.	— <i>subenerve</i>
<i>Rhynchostegium rotundifolium</i>	<i>Calliergon turgescens</i>
<i>Thamnium</i>	— <i>giganteum</i>

### 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.<sup>1</sup>

On peut encore étendre la désignation d'halophiles *sensu lato* à certaines espèces calcifuges telles que *Ditrichum zonatum*, *Drytodon atratus*, *Mielichhoferia*, *Merceya ligulata*, *Gymnocolea acutiloba*

<sup>1</sup> 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.<sup>1</sup>

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.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> 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.

<sup>2</sup> *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 step-pique 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 aachaliques. 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*, *Tetraxis*.

D'autre part, la plupart des mousses saxicoles qui passent occasionnellement 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
<i>Stylostegium caespiticium</i>	<i>Blindia acuta</i>
<i>Grimmia anodon</i>	<i>G. plagiopodia</i>
<i>Orthotrichum cupulatum</i>	<i>O. nudum</i>
<i>O. Sturmii</i>	<i>O. rupestre</i>
<i>Zygodon gracilis</i>	<i>Z. viridissimus</i>
<i>Philonotis calcarea</i>	<i>P. fontana</i>
<i>Heterocladium dimorphum</i>	<i>H. heteropterum</i>
<i>Anomodon viticulosus</i>	<i>A. apiculatus</i>
<i>Ptychodium plicatum</i>	<i>P. pallescens</i>
<i>Brachythecium populeum</i>	<i>B. amoenum</i>
<i>Rhynchostegium murale</i>	<i>R. confertum</i>
<i>Hypnum protensum</i>	<i>H. stellatum</i>
<i>H. fastigiatum</i>	<i>H. hamulosum</i>
<i>H. Vaucheri</i>	<i>H. cupressiforme</i>
<i>H. palustre</i>	<i>H. eugyrium</i>
<i>H. giganteum</i>	<i>H. cordifolium</i>
<i>H. molluscum</i>	<i>H. subplumiferum</i>

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 protoplasmique, 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.<sup>1</sup>

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.

<sup>1</sup> 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. Graveli*.

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.<sup>1</sup>

On verse dessus 10 cm<sup>3</sup> 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 cm<sup>3</sup> 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

<sup>1</sup> 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<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 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.<sup>1</sup>

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<sup>2</sup>; 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: ammoniacque, etc. (humus animal, fumier).<sup>3</sup>

On observe assez fréquemment des substrats à réaction nettement alcaline, qui, avec les acides, ne dégagent pas de CO<sub>2</sub>. D'autre part, on observe parfois un certain dégagement de CO<sub>2</sub> 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

<sup>1</sup> La mesure du pH par le potentiomètre, plus exacte, exige un appareillage relativement compliqué.

<sup>2</sup> Dont l'acidité a été mesurée exactement par SVEN ODEN (1920).

<sup>3</sup> L'eau distillée, après plusieurs jours de contact avec du calcaire jurassique (lias) contenant 90 % CaCO<sub>3</sub>, 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 dibasiques); par conséquent la réaction acide peut persister, même en présence de  $\text{CaCO}_3$ , 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  $\text{CO}_2$  et non pas de  $\text{CaCO}_3$ .

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  $\text{CaCO}_3$  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  $\text{OH}'$ , 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 Oxycoccus*, etc., *Sphagnum acutifolium*, *S. rubellum*, *Aulacomnium palustre*, *Polytrichum strictum*. Réaction neutre de l'eau et du substrat (humus: = 6,8—7,0.<sup>1</sup>

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<sup>2</sup> environ, avec:

<i>Gyroweisia tenuis</i>	pH = 8,0
<i>Eurynchium strigosum</i>	7,7
<i>Brachythecium rutabulum</i>	7,5
<i>Hypnum palustre</i>	7,5
<i>Rhynchostegium murale</i>	7,3
<i>Encalypta streptocarpa</i>	7,3
<i>Tortula muralis</i>	7,3
<i>Bryum murale</i>	7,0
<i>Lophocolea minor</i>	7,0

à la base des touffes.

<sup>1</sup> 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  $\text{CaCO}_3$  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 préférés, tolérants et exclusifs (obligés).<sup>1</sup>

<sup>1</sup> 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 cela, 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)

<i>Sphagnum</i> spp.	<i>Mielichhoferia</i>
<i>Andreaea nivalis</i>	<i>Mnium hornum</i>
— <i>petrophila</i>	— <i>spinulosum</i>
<i>Brachythecium glaciale</i>	<i>Philonotis tomentella</i>
<i>Bryum ateles</i>	<i>Plagiothecium neckeroideum</i>
<i>Conostomum boreale</i>	<i>Pleuroidium alternifolium</i>
<i>Ceratodon conicus</i>	<i>Pogonatum aloides</i>
— <i>purpureus</i>	— <i>nanum</i>
<i>Dicranella cerviculata</i>	<i>Poklia elongata</i>
<i>Dicranum falcatum</i>	— <i>gracilis</i>
— <i>montanum</i>	— <i>proligerum</i>
<i>Eurynchium myosuroides</i>	<i>Polytrichum septentrionale</i>
<i>Fissidens osmundoides</i>	— <i>strictum</i>
<i>Grimmia unicolor</i>	<i>Tetraphis</i>
<i>Hylocomium loreum</i>	
— <i>umbratum</i>	

b) Espèces observées sur les substrats acides et sur les neutres (pH = 6,0—7,0)

<i>Anomodon attenuatus</i>	<i>Dicranum elongatum</i>
<i>Aulacomnium palustre</i>	— <i>scoparium</i>
<i>Brachyodus</i>	<i>Encalypta rhabdocarpa</i>
<i>Campylopus fragilis</i>	<i>Heterocladium squarrosulum</i>
<i>Campylosteleum</i>	<i>Hylocomium rigosum</i>
<i>Catharinea undulata</i>	— <i>Schreberi</i>
<i>Desmatodon latifolius</i>	— <i>splendens</i>
<i>Dicranella heteromalla</i>	— <i>triquetrum</i>
<i>Diphyscium</i>	<i>Lesquereuxia saxicola</i>

*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*  
 — *Ducalii*  
 — *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*

<i>Ptychodium plicatum</i>	<i>Sphagnum actuiifolium</i>
<i>Rhacomitrium canescens</i>	<i>Tortula aciphylla</i>
— <i>lanuginosum</i>	— <i>laevipila</i>
<i>Schistidium pulvinatum</i>	— <i>serrulata</i>
<i>Seligeria erecta</i>	<i>Trichodon</i>
<i>Sphagnum acutifolium</i>	<i>Ulota crispa</i>
— <i>fuscum</i>	<i>Weisia viridula</i>
— <i>rubellum</i>	<i>Zygodon viridissimus</i>

d) Espèces observées sur les substrats neutres ou basiques (pH = 7,0 ou > 7,0)

<i>Amblystegium fallax</i>	<i>Leptobryum</i>
— <i>irriguum</i>	<i>Leskea nervosa</i>
<i>Anomodon longifolius</i>	<i>Leucodon</i>
<i>Barbula convoluta</i>	<i>Meesea trichodes</i>
<i>Blindia acuta</i>	<i>Mnium hymenophylloides</i>
<i>Brachythecium trachypodium</i>	— <i>punctatum</i>
<i>Bryum Blindii</i>	— <i>stellare</i>
<i>Cynclidium stygium</i>	<i>Myurella julacea</i>
<i>Climacium</i>	<i>Neckera complanata</i>
<i>Cynodontium strumiferum</i>	<i>Orthotrichum diaphanum</i>
<i>Dicranella rufescens</i>	— <i>rupestre</i>
— <i>varia</i>	<i>Philonotis fontana</i>
<i>Didymodon rubellus</i>	— <i>seriata</i>
— <i>spadiceus</i>	<i>Plagiothecium pulchellum</i>
<i>Dicranum viride</i>	<i>Pottia intermedia</i>
<i>Diobelon squarrosum</i>	— <i>lanceolata</i>
<i>Eurynchium crassinervium</i>	— <i>minutula</i>
— <i>praelongum</i>	— <i>Starkeana</i>
<i>Hypnum commutatum</i>	— <i>truncatula</i>
— <i>dilatatum</i>	<i>Pterygoneurum lamellatum</i>
— <i>elodes</i>	— <i>subsessile</i>
— <i>giganteum</i>	<i>Rhynchostegium murale</i>
— <i>intermedium</i>	<i>Schistidium apocarpum</i>
— <i>palustre</i>	<i>Tortella tortuosa</i>
— <i>scorpioides</i>	<i>Tortula inermis</i>
— <i>stramineum</i>	— <i>mucronifolia</i>
— <i>trifarium</i>	— <i>subulata</i>

e) Espèces observées sur les substrats basiques seulement (pH > 7,0)

<i>Amblystegium fluviatile</i>	<i>Bryum Harrimani</i>
— <i>irriguum</i>	— <i>Schleicheri</i>
— <i>serpens</i>	— <i>torquescens</i>
— <i>Sprucei</i>	<i>Catoscopium</i>
<i>Barbula paludosa</i>	<i>Cinclidotus fontinaloides</i>
— <i>poenina</i>	— <i>aquaticus</i>
— <i>reflexa</i>	<i>Crossidium</i>
— <i>unguiculata</i>	<i>Desmatodon cernuus</i>
— <i>vinealis</i>	<i>Dialytrichia</i>
<i>Brachythecium rivulare</i>	<i>Didymodon alpigenus</i>
<i>Bryum elegans</i>	— <i>giganteus</i>

*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*  
 — *riculare*  
*Seligeria Doniana*  
 — *pusilla*  
 — *tristicha*  
*Splachnum sphaericum*  
*Tayloria serrata*  
*Thamnum*  
*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 racines brunes, à parois épaisses et cloisons transversales obliques, sont accompagnées du mycelium d'une mycorrhize ectotrope, incolore hyalin, et beaucoup plus tenu. Les racines 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
<i>perhaloïdes</i> (concentration	$> 2 \text{ ‰}$	<i>perhalicoles</i>
<i>haloïdes</i>	$> 0,5 \text{ ‰}$	<i>halicoles</i>
<i>géloïdes</i>	$0,5-0,2 \text{ ‰}$	<i>gélïcoles</i>
<i>pergéloïdes</i>	$< 0,2 \text{ ‰}$	<i>pergélïcoles</i>

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. GOLLA (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 chotts 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.<sup>1</sup>

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).

---

<sup>1</sup> 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 ( $2\frac{6}{100}$ ), 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.<sup>1</sup>

D'autre part, le fait que, même dans le cas où elles sont isotoniques, les solutions de différents sels NaCl, CaCO<sub>3</sub>, CaSO<sub>4</sub>, Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>, MgCO<sub>3</sub>, KNO<sub>3</sub>, 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.

<sup>1</sup> 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:

<i>S. cymbifolium</i>	gr. 0,05 à 0,09
— <i>Girgensohnii</i>	0,07
— <i>rufescens</i>	0,08
— <i>amblyphyllum</i>	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 proches 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 vice-versa.

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 conclurai 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 <sup>1</sup> 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 répanion. 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*

---

<sup>1</sup> 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 <sup>1</sup> (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 caespiticiu*m, *Polytrichum commune*

6 ans: *Distichium capillaceu*m, *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*.

<sup>1</sup> 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 détrit 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'enlèvement alluvional ou éolien par une formation active de bourgeons et de pousses bulbi-formes 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 caespitium*, *Racomitrium*

*canescens*, *Camptothecium lutescens*, *Brachythecium albicans*, *Hypnum cupressiforme*, *Rhytidium rugosum*, *Hylocomium triquetrum*, etc.<sup>1</sup>

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 radicaire (*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 radicaire abondant est aussi un moyen efficace de défense contre l'envahissement par d'autres végé-

<sup>1</sup> 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 constaté 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 dessiccation.

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)).<sup>1</sup>

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 achali-ciques, 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

<sup>1</sup> 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. pallens* dans les Alpes), qui les tue.

Les «bosses» que forment les phaïgues 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 détritits 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 détritits épaisse,
- B. taillis et prairies: détritits épais; stations humides où l'eau séjourne souvent et forme des marécages,
- C. prédominance des rochers:
  - 1° stations sèches avec détritits épais, arbustes,
  - 2° stations fraîches avec détritits épais, arbustes,
  - 3° stations humides avec détritits épais, herbes.



## II. Les phanérogames forment un tapis interrompu, avec des lacunes:

- A. arbres, arbustes, prairies,
- B. prairie interrompue seule:
  - 1° stations fraîches à détritits mince: prédominance des mousses,
  - 2° stations sèches à détritits mince,
  - 3° stations humides à détritits épais,
  - 4° stations fraîches à détritits épais,
  - 5° stations sèches à détritits épais.

## III. Les phanérogames font à peu près complètement défaut:

- A. stations inondées périodiquement par l'eau courante:
  - 1° graviers avec détritits grossier,
  - 2° stations avec détritits fin,
  - 3° stations pierreuses,
- B. surfaces rocheuses presque sans détritits:
  - 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).<sup>1</sup> La corrugation de certains *Brachythecium* alpins (*B. tauriscorum* p. ex.) paraît être plutôt en

<sup>1</sup> 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 large, 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 secondaire.<sup>1</sup>

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  $\mu$ ). Chez *Ephemerum*, il y a 50 à 100 spores (60 à 80  $\mu$  diam.). Chez les *Polytrichum*, où leur diamètre est réduit à 8 à 15  $\mu$ , 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.

---

<sup>1</sup> 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 *rhéxocarpie* (LOESKE 1910, p. 76), comme chez les sphagnes 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 chute de celui-ci. Jusqu'à sa maturité, la capsule est protégée, en général, contre la dessiccation 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 dessiccation 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.<sup>1</sup>

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 dessiccation, l'eau qu'il contient, les cellules de l'anneau restent dilatées alors

<sup>1</sup> 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  $\infty$  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 périchète 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 régulateur 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 dessiccation.

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.<sup>1</sup>

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 dessiccation 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,

<sup>1</sup> 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*, *Ulot*a, *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 dessiccation 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 caespitium*, 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 dessiccation 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 hygroscopie. 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.<sup>1</sup>

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.

<sup>1</sup> 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 inversement proportionnels au carré de la vitesse de chute dans l'air calme et au cube de leurs dimensions linéaires. Pour les spores de *Polytrichum* (diam. 8—10 $\mu$ ), cette vitesse de chute 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 (*Emberiza 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.<sup>1</sup>

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).

<sup>1</sup> 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 archégonies, 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.<sup>1</sup> 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.<sup>1</sup>

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*, *Polypodium 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°.

<sup>1</sup> 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 répanion 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.	<i>Autoïques</i>	<i>Dioïques</i>	<i>Synoïques</i>	<i>Polygames</i>
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 hétérandrie 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*, *Ulot*, *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 %
2 <sup>e</sup>	52 %
3 <sup>e</sup>	25 %
4 <sup>e</sup>	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.<sup>1</sup>

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-

<sup>1</sup> 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 disparition 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 chez 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. *juratum* 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.