

Regard d'ensemble sur les bryophytes du canton de Neuchâtel (CH)

par Jean-Claude Vadam

Jean-Claude Vadam, 17 rue de Montbouton 25230 Dasle.

Résumé – Après un historique succinct, cette contribution propose une approche systématique, écologique et chorologique des mousses et plantes affines dans le canton de Neuchâtel (Suisse). Leur rareté et leur statut de protection sont abordés.

Mots-clés : bryophytes, écologie, espèces protégées, xénophytes, Jura.

☞ Cette version intégrale fait suite à une proposition de la part de Philippe Druart dans le cadre de la réalisation de l'ouvrage « Flores neuchâteloises », dont une version allégée et amendée sera publiée prochainement en Suisse pour la connaissance des bryophytes. Les excursions sur le terrain, qui ont été programmées par Philippe et où Jacques Bovet a souvent assuré la couverture photographique, m'ont laissé un souvenir empreint d'une très vive convivialité. Que ces amis trouvent ici l'expression de mes remerciements.

1– Historique et recherches bryologiques neuchâteloises

Les bryophytes, jusqu'à une date récente, ont peu retenu l'attention des botanistes, peut-être en raison de leur petite taille ou de leurs usages pratiques très restreints.

Dans l'Arc jurassien et les régions avoisinantes, au cours d'un rapide survol chronologique, on peut signaler :

- le calfatage de pirogues néolithiques, découvertes dans le lac de Chalain,
- le colmatage des étais de mines au Moyen Âge,
- le rôle hygiénique au cours de la Renaissance,
- l'élaboration de préparations pharmaceutiques, plus proches des pratiques magiques et superstitieuses que de réels remèdes, rapportée par les botanistes des XVI^e et XVII^e siècles. Pour ces auteurs, les propriétés thérapeutiques supposées des végétaux découlent de la théorie des « signatures », répandue par Philippus Theophrastus Bombastus von Hohenheim, dit Paracelsus (1493-1541), idée selon laquelle les vertus médicinales sont révélées par une ressemblance de tout ou partie du végétal avec des organes humains ; par exemple, les hépatiques ont été ainsi nommées pour leur analogie avec les lobes du foie

et chez les auteurs antiques, elles étaient sensées guérir la jaunisse. Si les bryophytes n'ont conservé aucun intérêt en pharmacologie moderne, elles constituent néanmoins une réserve potentielle de substances naturelles actives !

- une utilisation anecdotique est rapportée par J. Daléchamps dans son Histoire Générale des Plantes (1653), pour la confection dans la région de Rouen de brosses à habits à partir des brins du Dicrane à balai (*Dicranum scoparium*).
- l'emploi comme succédané de la charpie, avant la découverte du coton hydrophile, grâce aux pouvoirs hémostatiques des sphaignes et à leur résistance à la putréfaction.
- un rôle esthétique récent consiste en la réalisation de maquettes et de sujets décoratifs à partir de grosses touffes de mousses compactes (surtout de *Leucobryum glaucum*), parfois accompagnées de lichens.
- enfin, un emploi énergétique et horticole s'est manifesté pour la tourbe, dans la composition de

laquelle entrent surtout des bryophytes hygrophiles.

L'intérêt scientifique des bryophytes apparaît avec Joachim Jungius (1587-1657) et John Ray (1628-1705); mais, en fait, les véritables fondateurs de leur étude se révèlent être Johannes Hedwig (1730-1799) et Antoine-Laurent de Jussieu (1748-1826). Philipp Schimper (1808-1880) fait progresser les connaissances systématiques au XIX^e siècle. Des bases taxonomiques plus modernes sont établies par Max Fleischer (1861-1930) et Viktor-Ferdinand Brotherus (1849-1929).

Un catalogue manuscrit de Chaillot en 1827 recense 206 mousses et 53 hépatiques pour le canton, mais sans indication de stations. Les travaux chorologiques locaux débutent en fait avec Léo Lesquereux (1806-1889) qui s'intéresse à la tourbière de la Brévine, avant de s'expatrier aux États-Unis. Une notice de Charles-Henri Godet de 1844 sur la collecte des mousses du canton de Neuchâtel par le bryologue de Fleurier mentionne 271 espèces et aborde succinctement les problèmes d'écologie et de répartition géographique.

Le XX^e siècle constitue une sorte d'âge d'or de la bryologie régionale avec Jules Amann (1859-1939), Paul-Frédéric Culmann (1860-1936) et Charles Meylan (1868-1941) qui produisent une « Flore des Mousses de la Suisse » en 1918 avec clés de détermination et informations bryogéographiques. Cet ouvrage fondamental est complété par des « Révisions et additions » en 1933.

Charles Meylan publie seul « Les Hépatiques de la Suisse » en 1924,

suivi d'un « Supplément aux Hépatiques de la Suisse » en 1933.

Plus près de nous, Albert Eberhardt (1875-1952) a laissé un « Catalogue des Muscinées du Val de Saint-Imier, du Chasseral et du Mont-Soleil » en 1949. Willy Matthey a travaillé sur l'écologie des tourbières, milieu où les bryophytes jouent un rôle essentiel (Observations écologiques dans la tourbière du Cachot, 1964. Signification de la butte à sphaignes dans l'évolution de la haute tourbière, 1971).

2– La reproduction sexuée et la multiplication végétative

Les bryophytes, désignées communément sous le nom de mousses, sont de petites plantes sans fleurs, dépourvues de racines véritables et de vaisseaux conducteurs. Leur cycle de reproduction admet deux phases (fig. 1) :

– la phase gamétophytique ou haploïde, productrice de gamètes, comporte des parties filamenteuses (protonéma, caulonéma) et la tige feuillée en est la partie la plus visible. Les organes reproducteurs mâles (anthéridies) et femelles (archégones) peuvent être portés par des pieds différents (diécie) ou fixés sur un même individu (monoécie), avec divers degrés de proximité des gamétanges (autoécie, parécie ou synécie).

– la phase sporophytique ou diploïde, qui résulte de la fusion des gamètes en milieu aqueux, produit des spores. Son développement (sporogone) s'effectue au détriment du stade précédent (mousses porteuses de capsules). Le mode de déhiscence de la capsule pour libérer

les spores revêt une grande importance systématique.

La prédominance du gamétophyte constitue un caractère archaïque.

Outre une reproduction sexuée, de très nombreuses bryophytes développent une multiplication végétative qui favorise une colonisation rapide de l'espace disponible. Le bouturage s'effectue le plus simplement par fragmentation naturelle (diverses Dicranacées : *Campylopus*, *Dicranodontium denudatum*...), mais aussi par la production d'organes spécialisés comme les bulbilles et les propagules. Ces organes peuvent naître à l'aisselle des feuilles (diverses espèces de Plagiothéciacées), à l'extrémité de rameaux modifiés ou pseudopodes (*Aulacomnium androgynum*, *Calypogeia* div. sp.) ou dans des réceptacles particuliers (*Tetraphis pellucida*, *Blasia pusilla*). Des propagules se forment fréquemment sur les feuilles chez les hépatiques, les Orthotrichacées et les Pottiacées; des bulbilles apparaissent sur les rhizoïdes de nombreuses Bryacées.

3– Les grandes divisions systématiques

Les mousses ont une origine ancienne; elles sont connues à l'état fossile depuis l'ère primaire (Silurien). Elles pourraient compter parmi les premières plantes qui se sont adaptées au milieu terrestre. Si certaines d'entre elles montrent des affinités avec les algues, caractère considéré naguère comme s'agissant d'une convergence par évolution régressive à partir de ptéridophytes primitives, l'introduction des méthodes cladistiques très récentes remet en cause cette interprétation.

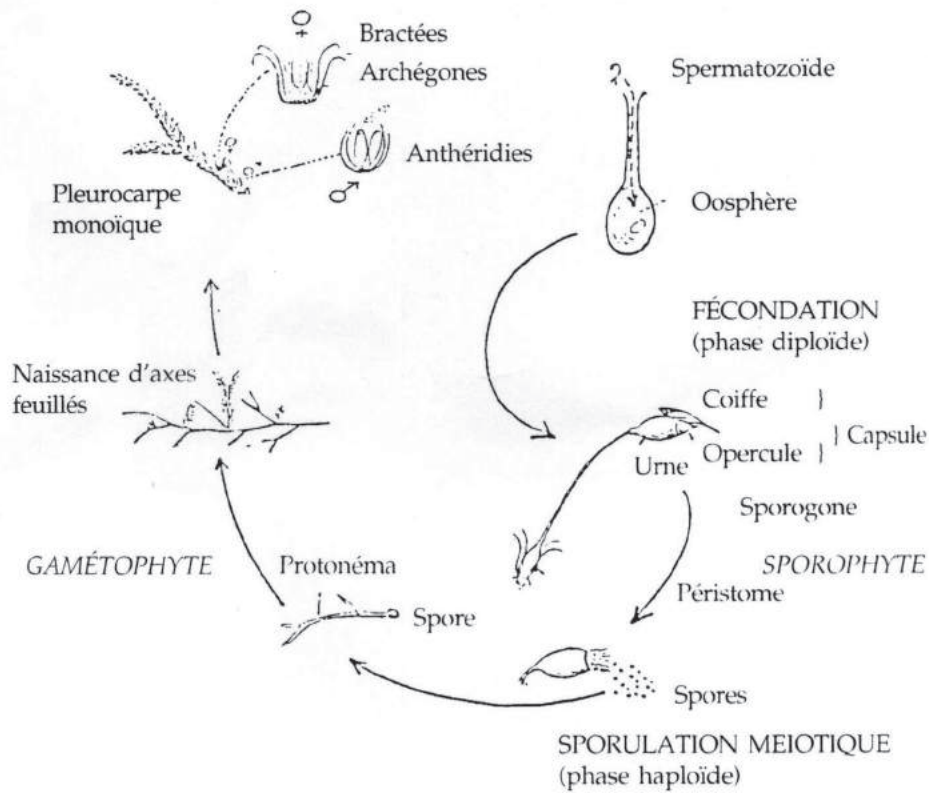


Figure 1 : cycle de reproduction haplo-diplontique d'une bryophyte (d'après M. CONTET, 1979).

Les théories modernes de phylogénie ne permettent plus de conserver un embranchement unique pour les bryophytes. Dans cette nouvelle approche (fig. 2), les bryophytes appartiennent aux plantes vertes, c'est-à-dire au clade des **Chlorobiontes** qui possèdent dans leurs cellules les chlorophylles a et b. De ce très vaste ensemble, composé surtout d'algues vertes, se dégage la lignée des plantes terrestres ou **Embryophytes**, à la base desquelles apparaissent les différents groupes constitutifs, qui auraient conservé certains caractères archaïques, rappelant les premiers végétaux terrestres issus d'algues évoluées. En conséquence, il n'existe pas d'ancêtre commun à l'ensemble des trois grandes divisions de bryophytes qui ne soit également l'ancêtre de groupes plus évolués (lycopes, prêles, fougères ou plantes à fleurs).

Ces conceptions confortent néanmoins, parmi les 25 000 espèces identifiées, l'existence de trois grandes entités qui correspondent aux trois anciennes classes de la systématique classique :

- les **Marchantiophytes** (ou hépatiques), présentent l'apparence d'un thalle ou d'une tige feuillée.

Elles ont une symétrie dorsi-ventrale; la capsule est dépourvue de columelle et de stomates. Certaines de leurs cellules peuvent renfermer des composés lipidiques (oléocorps). Surtout tropicaux, leurs représentants, dans l'ensemble du Jura n'excèdent pas 200 taxons.

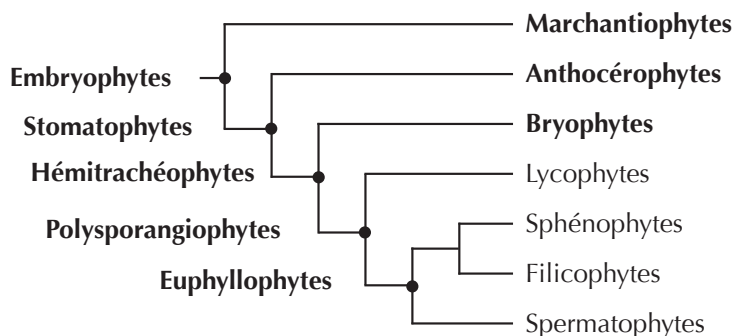


Figure 2 : les bryophytes, groupe polyphylétique (d'après G. LECOINTRE & H. LE GUYADER, 2001).

– les **Anthocérophytes**, forment un groupe bien individualisé avec un thalle lobé porteur de sporophytes dressés, où la maturation des spores s'effectue à partir de la région terminale.

Ce groupe, numériquement le moins important, ne comporte que deux espèces dans le canton de Neuchâtel.

– les **Bryophytes**, au sens strict, sont les mousses dans l'acception habituelle, leur anatomie est complexe. Elles se subdivisent en trois sous-groupes selon l'organisation de la capsule (sporogone) : les Bryales, les Andréales et les Sphagnales. Leur total s'élève à près de 500 pour la région étudiée.

Chez les Bryales acrocarpes, le sporogone se forme dans le prolongement de l'axe feuillé, tandis que pour les pleurocarpes, l'axe principal se ramifie et les sporogones prennent naissance sur des rameaux latéraux.

4– L'importance écologique et les réactions aux contraintes du milieu

Au cours des temps géologiques, les bryophytes se sont adaptées aux conditions très diversifiées de la biosphère et font partie intégrante de nombreuses biocénoses. Leurs représentants actuels sont des plantes pionnières, peu exigeantes, au départ de la formation de la première couche d'humus déposée à la surface des substrats minéraux. Les bryophytes ont une prédilection pour les stations humides et ombragées et leur rôle dans la régulation du cycle de l'eau se révèle de la plus grande importance. En particulier, dans le cas des sphaignes, leur croissance rapide et exubérante

contribue à l'édification des tourbières. Le fort pouvoir d'imbibition des sphaignes (1 g de matière sèche retient 25 g d'eau) permet la constitution de réserves hydriques indispensables au bon fonctionnement de l'écosystème.

Par ailleurs, beaucoup de bryophytes possèdent la faculté de reprendre vie après une longue période de dessiccation (reviviscence). Elles ont développé divers mécanismes adaptatifs pour économiser l'eau (croissance en touffes cohérentes, feuilles imbriquées par le sec, enroulement du limbe, production de poils...); la réhydratation est rapide par simple phénomène d'osmose.

Dans des biotopes spécialisés, certaines mousses jouent un rôle dans la formation de roches sédimentaires (tourbe, tuf).

Quelques espèces sont très sensibles à l'altération des conditions environnementales et constituent des bioindicateurs de la pollution atmosphérique et de celle des eaux douces. Diverses espèces peuvent accumuler les métaux lourds en grande quantité dans leurs tissus et sont utilisées de manière pratique pour déterminer le degré de pollution de l'air et de l'eau dans une région particulière.

Cependant, les bryophytes présentent des exigences écologiques strictes (température, éclairage) et n'occupent que des stations bien définies (microclimats). Partout le milieu imprime son empreinte au niveau de la colonie bryophytique, dont la forme biologique résulte à la fois de la morphogénèse de l'espèce (dominance apicale, ramification) et de son adaptation.

En conséquence, quatre grandes catégories de formes biologiques peuvent être distinguées, avec pour chacune quelques sous-groupes :

– les **Protonémophytes** ont un protonéma persistant, qui peut être filamentueux. Ces espèces sont souvent pionnières des sols dénudés (*Pogonatum aloides*, *Ephemerum serratum*...). Beaucoup plus rarement, le protonéma présente un aspect lamellaire (*Tetraphis pellucida*) ou membraneux, rapidement labile (genre *Andreaea*...), ce dernier groupe n'est pas représenté dans le canton.

– les **Bryothérophytes** regroupent des hépatiques annuelles terrestres (genre *Fossombronina*, *Riccia glauca*), des hépatiques nageantes (*Riccia fluitans*, *Ricciocarpus natans*) et des mousses de petite taille (genres *Phascum*, *Physcomitrium*, *Funaria*...), dont le cycle de développement est également annuel.

– les **Bryochaméphytes** possèdent des gamétophytes feuillés qui résistent à l'hiver et peuvent vivre plusieurs années. Leurs représentants sont très nombreux, ils offrent des peuplements lâches (*Atrichum undulatum*, *Polytrichum formosum*...) des coussinets denses pour les formes pulvinées (genre *Grimmia*, *Leucobryum glaucum*...), des croissances en gazons serrés pour les espèces cespiteuses (*Tortella tortuosa*, genre *Plagiopus*...) et des tapis plus ou moins cohérents pour les hépatiques à thalle ou à feuilles et les grandes pleurocarpes.

Les bryophytes sphagnoïdes, qui se rencontrent en tourbières, réalisent des touradons (*Sphagnum* div. sp., *Polytrichum strictum*...)

– les **Bryohydatophytes** sont des formes aquatiques ou submergées, fixées au support par des rhizoïdes (genres *Cinclidotus*, *Fontinalis*...)

5– Les cortèges phytogéographiques

La répartition des bryophytes dépend surtout de facteurs climatiques (eau) et géologiques (nature chimique du substrat). Au niveau du canton de Neuchâtel, la bryoflore présente un caractère composite qui résulte d'apports de diverses origines, selon des causes historiques et surtout macro-climatiques. Quatre grandes catégories peuvent être distinguées (fig. 3).

5.1– Le cortège circumboréal

Réunissant les espèces des zones tempérées et froides de l'hémisphère nord, il comporte le plus grand nombre de représentants et se subdivise selon les exigences hydriques et les préférences ioniques en hygro-acidiphiles (*Calypogeia azurea*, *Pellia epiphylla*, *Rhizomnium punctatum*), en hygro-neutrophiles (*Conocephalum salebrosum* [cliché 1], *Palustriella commutata*), en hygro-indifférentes (*Cinclidotus fontinaloides*, *Fontinalis antipyretica*, *Thuidium tamariscinum*), en méso-acidiphiles (*Dicranella heteromalla*, *Polytrichum formosum*...), en méso-neutrophiles, particulièrement représentées et abondantes (*Ctenidium molluscum*, *Neckera crispa*, *Thuidium assimile*), en méso-indifférentes, également très nombreuses (*Plagiochila porelloides*, *Anomodon viticulosus*, *Eurhynchium striatum*, *Isoetecium alopecuroides*, *Rhytidiadelphus triquetrus*).

Les taxons circumboréaux xéro-neutrophiles (*Homalothecium lutescens*, *Rhytidium rugosum*) et xéro-indifférents (*Homalothecium sericeum*) exigent des conditions d'éclaircissement meilleures.

Toutes les espèces précédentes ont une large répartition altitudinale,

tandis que la catégorie des circumboréales orophiles ne se rencontre qu'à partir de l'étage montagnard. Ces espèces se subdivisent selon les mêmes critères que précédemment en hygro-acidiphiles (*Blepharostoma trichophyllum*, *Riccardia palmata*, *Sphagnum quinquefarium*, *Herzogiella seligeri*, *Polytrichum strictum*, *Tetraphis pellucida*), qui s'observent sur la matière organique en voie de décomposition lente, en hygro-neutrophiles, surtout localisées au niveau des gorges et défilés (*Jungermannia atrovirens*, *Leiocolea collaris*, *Orthothecium rufescens*). Quelques hygrophiles indifférentes (*Mnium stellare*) et méso-neutrophiles (*Encalypta streptocarpa*) sont présentes dans les anfractuosités des calcaires.

5.2– Le cortège subatlantique

Malgré une continentalité affirmée, quelques influences atlantiques se révèlent dans des stations à l'humidi-

té atmosphérique constamment élevée, aux variations thermiques atténuées et à l'intensité lumineuse modérée. Ces localités accueillent des éléments hygro-acidiphiles (*Leucobryum glaucum*), hygro-indifférents (*Kindbergia praelonga* var. *stokesii*) ou mésoneutrophiles (*Cirriphyllum crassinervium*).

Un cortège euryatlantique hygro-acidiphile comporte entre autres *Calypogeia fissa*, *Mnium hornum*.

Fissidens graciliifolius est un représentant du groupe des hygrouneutrophiles, tandis qu'*Antitrichia curtipendula* appartient aux hygro-acidiphiles de caractère oréo-atlantique.

5.3– Le cortège méditerranéen

Il correspond aux espèces thermophiles. Quelques taxons peuvent être qualifiés de subméditerranéens méso-neutrophiles (*Eurhynchium striatu-*

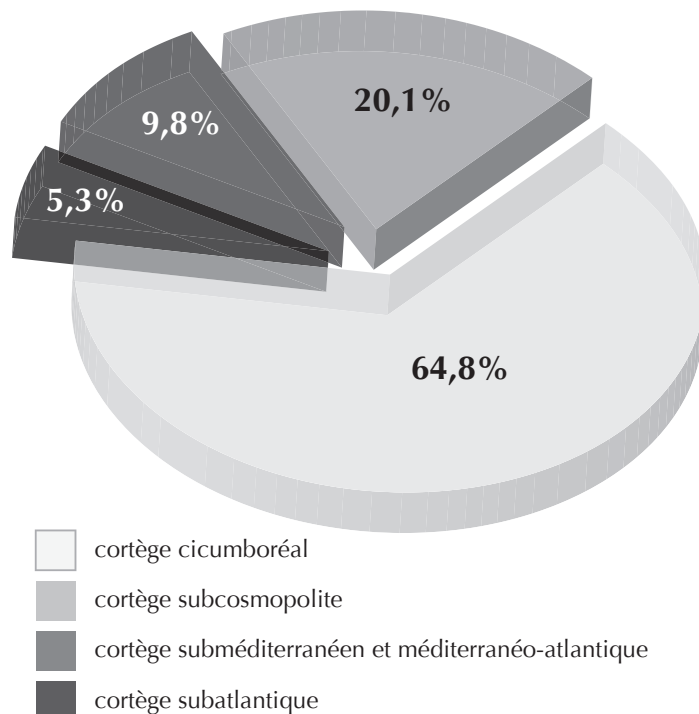


Figure 3 : distribution des cortèges de bryophytes dans le canton de Neuchâtel

lum). Les euryméditerranéens ont une aire plus étendue, car ils sont moins exigeants. Ils se subdivisent en hygrouneutrophiles (*Eucladium verticillatum*, *Rhynchostegiella curviseta*), hygro-indifférentes (*Fissidens grandifrons*), mésoneutrophiles (*Gymnostomum calcareum*). Rares, ces derniers sont localisés dans les secteurs tufeux. Les xérouneutrophiles (*Hypnum cupressiforme* var. *lacunosum*) et xéro-indifférentes (*Orthotrichum diaphanum*, *Syntrichia intermedia*) sont plus répandus.

Parmi les espèces méditerranéo-atlantiques se rencontrent surtout des taxons hygrophiles (*Thamnobryum alopecurum*) et neutrophiles (*Rhynchostegium murale*). Cependant, *Tortella nitida* est xérouneutrophile et *Trichostomum brachydontium*, xéro-indifférente.

Ces espèces se trouvent souvent en limite de leur aire de répartition et leurs habitats subissent de menaces.

5.4– Le cortège cosmopolite et subcosmopolite

En opposition avec les groupes précédents, quelques taxons se révèlent ubisquistes (*Brachythecium rutabulum*, *Bryum capillare*, *Bryum argenteum*).

Les subcosmopolites hygroacidiphiles comportent *Metzgeria conjugata*, *Aulacomnium palustre*, *Polytrichum commune*... et parmi les hygro-indifférentes se signalent, entre autres, *Aneura pinguis*, *Brachythecium rivulare*, *Calliergonella cuspidata*, *Rhynchostegium riparioides*.

Dicranum scoparium représente les mésoacidiphiles; les mésoneutrophiles comportent *Fissidens taxifo-*

lium, *Plagiomnium rostratum*... Les méso-indifférentes sont assez communes (*Metzgeria furcata*, *Ceratodon purpureus*, *Plagiothecium denticulatum*).

Les xéro-indifférentes sont tout aussi présentes (*Grimmia pulvinata*, *Tortula muralis*, *Leucodon sciuroides*...) et se révèlent résistantes à la pollution atmosphérique.

6– Les inter-relations entre êtres vivants

Certaines bryophytes entretiennent des rapports étroits entre elles, ainsi qu'avec d'autres groupes d'êtres vivants.

6.1– Relations inter-bryophytiques

Ces liens concernent certaines hépatiques qui se fixent sur des mousses ou sur d'autres hépatiques par leurs rhizoïdes (*Lophocolea bidentata*).

Les rares hépatiques sphagnicoles (*Mylia anomala*, *Kurzia pauciflora*) vivent en brins isolés au sein des touradons de diverses espèces du genre *Sphagnum* et plus fréquemment, sur les rochers ombragés, les hépatiques *Metzgeria conjugata* et *Cololejeunea calcarea* croissent en épibryophytes sur des grandes pleurocarpes (*Thamnobryum alopecurum*, *Neckera crispa*) ou d'autres hépatiques comme *Pedinophyllum interruptum*.

Des relations tripartites complexes existent entre *Cryptothallus mirabilis*, hépatique dépourvue de chlorophylle se développant sous la couverture sphagnale et les filaments mycéliens présents (cette espèce n'a pas encore été découverte en Suisse).

6.2– Relations avec les plantes vasculaires

Les végétaux supérieurs réalisent des supports indispensables aux espèces corticales et les souches des gros arbres offrent les conditions de développement optimales aux éléments saprologéniques. En retour, les colonies muscinales favorisent la germination des graines.

6.3– Relations avec les algues

Grâce à l'humidité qu'elles préservent, les colonies de bryophytes renferment des algues gélatineuses et filamenteuses. Hors du secteur étudié des hépatiques appartenant aux Marchantiacées, développent des structures particulières pour héberger des éléments alguaux (*Blasia pusilla*, cliché 2).

6.4– Relations mycologiques

Les relations que les bryophytes entretiennent avec les différents groupes de champignons sont nombreuses et variées.

Des mycothalles endotrophes existent dans le sporophyte des Anthocérotes et des hépatiques à thalle afin d'établir des échanges symbiotiques. Dans le domaine des tourbières, divers Ascomycètes lient des relations avec des sphagnes. Par exemple, à la Brévine, *Geoglossum cookeianum* et *Trichoglossum hirsutum* produisent un épais feuillage mycélien qui adhère aux tiges encore vivantes de divers *Sphagnum* (*S. capillifolium*, *S. subsecundum*, *S. magellanicum*, *S. papillosum*), tandis que *Mitrula paludosa* s'associe plus particulièrement avec différentes formes de *Sphagnum denticulatum*. Les représentants de nombreuses familles de bryophytes, en

Regard d'ensemble sur les bryophytes du canton de Neuchâtel (CH). Jean-Claude Vadam

Daniel Nardin



▲
Cliché 1 : *Conocephalum salebrosum*, hépatique à thalle des substrats tufeux.

Cliché 2 : *Blasia pusilla* ; les cavités à nostoc forment des taches noires en bordure du thalle.



Gilles Bailly

Regard d'ensemble sur les bryophytes du canton de Neuchâtel (CH). Jean-Claude Vadam



Eric Berger

◀ Cliché 3 :
Rickenella
fibula sur
Dicranum
polysetum.

Cliché 4 : *Orthothecium rufescens* ▶
des parois suintantes dans les
gorges ombragées.



Cilles Bailly

particulier Pottiacées, Grimmiacées, Ditrichacées, Funariacées, sont parasités par une quarantaine de petits discomycètes du genre *Octospora*. La présence du champignon sur les protonémas et les gamétophytes provoque d'importants dégâts, dont la suppression du gamétophyte. Le parasite est parfois spécifique, par exemple *Octospora hetieri* ne se fixe que sur *Funaria hygrometrica* et *Octospora grimmiae* sur *Grimmia pulvinata*; mais plus souvent le champignon peut s'installer sur plusieurs hôtes (*Octospora melina* parasite des Dicranacées, des Bryacées, des Pottiacées, des Polytrichacées).

Chez les Basidiomycètes, *Arrhenia spathulata* peut s'observer sur des mousses vivantes de pelouse (*Brachythecium*, *Homalothecium*) et *Arrhenia lobata* se rencontre en altitude dans des groupements tufigènes à *Paslustriella*. Dans le genre *Gerronema*, l'espèce *marchantiae* est liée aux hépatiques à thalle, tandis que *Gerronema ericetorum* vit au contact d'hépatiques à feuilles, sur les fronts de taille de tourbières. En forêt, des liens ont été mis en évidence entre la Chanterelle jaune (*Cantharellus lutescens*) et l'hépatique à feuilles, *Lophocolea bidentata*. Fréquemment, *Rickenella fibula* vit au contact de diverses bryophytes (cliché 3).

Par ailleurs, certaines *Omphalina* s'associent avec diverses espèces du genre *Tortula*... Parmi les Gastéromycètes, *Tulostoma brumale* est régulièrement liée à des bryophytes xérophiles de pelouses sèches.

Une liaison plus complexe s'observe avec le genre *Mniaecia* (Ascomycète); cette union provoque la formation de mycothalles, organes symbiotiques, entre les hyphes mycéliens et les

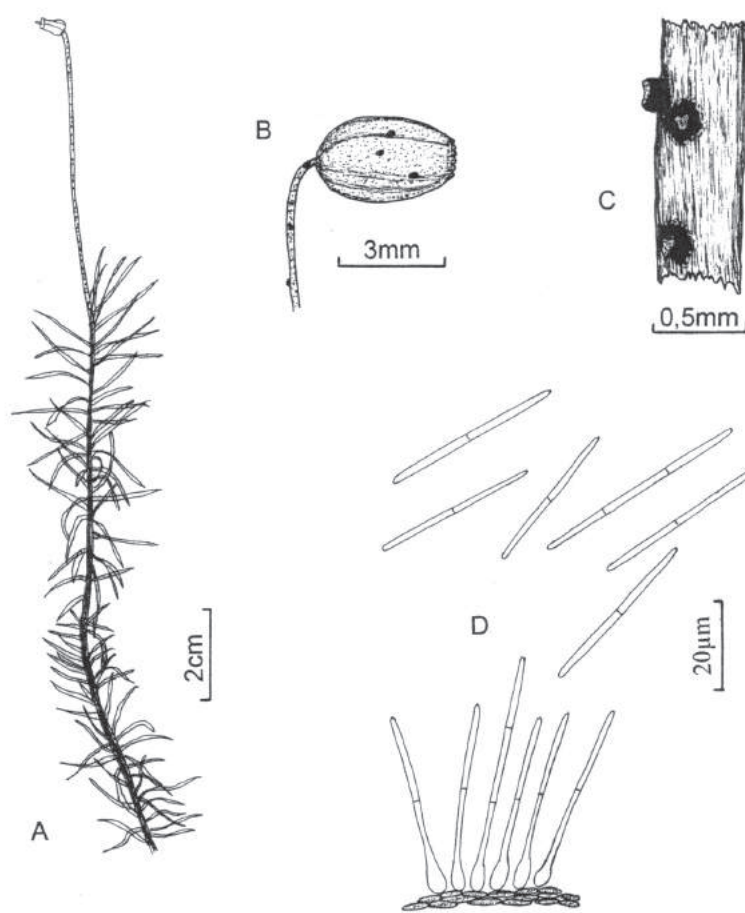


Figure 4 : Polytrich commun parasité par *Leptochlamys thecicola* (d'après D. SUGNY, 2004). A : plante saine. B : capsule et pédicelle secs parasités. C : pseudopycnides superficielles sur pédicelle. D : conidiophores et conidies.

rhizoïdes de certaines hépatiques appartenant surtout aux Céphaloziacées, Calypogéiacées et Jungermanniacées.

Dans les anciennes fosses d'exploitation des tourbières en voie de recolonisation, les urnes et les pédicelles de *Polytrichum commune* sont quelquefois parasités par un rare micromycète, *Leptochlamys thecicola* (Sphaerosidales) (fig. 4).

6.5– Relations zoologiques

Les bryophytes réalisent un microcosme, souvent insoupçonné; leurs relations avec les animaux se révèlent nombreuses et variées. Si la strate muscinale n'assure qu'une piètre ressource alimentaire, car ses représen-

tants renferment des huiles essentielles qui détournent les consommateurs potentiels, elle héberge une faune très diversifiée.

Les populations bryophytiques constituent un milieu hydrique temporaire, favorable aux organismes de très petite taille, comme les Thécamoebiens, les Collemboles et les Oribates (Acariens). Deux groupes (Rotifères et Tardigrades) vivent en anhydrobiose et reprennent leurs facultés biologiques après réhydratation, en synchronisme avec le cycle de vie active des mousses (animaux reviviscents).

L'horizon des communautés humicoles accueille encore quelques

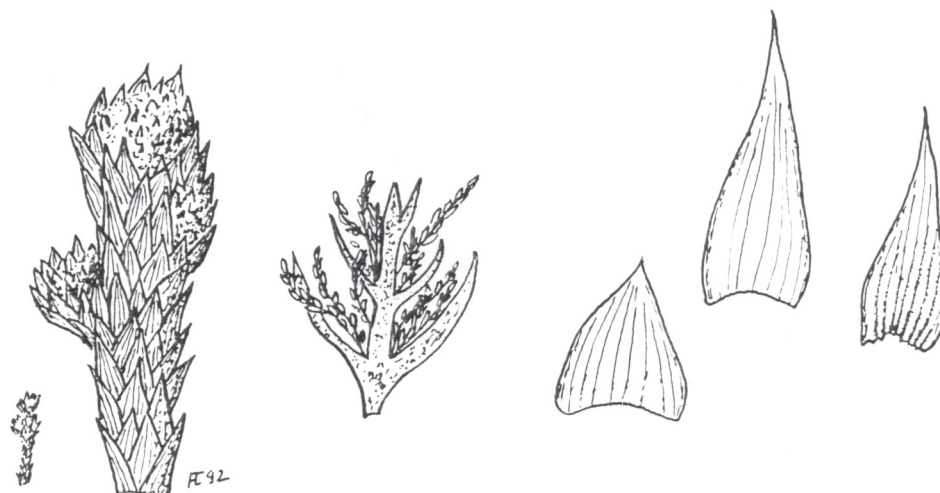


Figure 5 : anomalie sur le gamétophyte de *Leucodon sciuroides* (d'après C. ANTONY, 1993).

gastéropodes et de rares coléoptères qui se comportent surtout en commensaux, cependant certains sont des prédateurs.

Un cas de parasitisme est connu chez *Leucodon sciuroides*, mousse corticole commune, présentant souvent une allure hérissée particulière, aspect lié à une importante accumulation de petits rameaux propagulifères (fig. 5). Cette anomalie est comparée à une sorte de cécidie provoquée par l'existence à l'aisselle des feuilles de vers nématodes du genre *Tylenchus*. (Cette galle est mentionnée par L. Lesquereux sur les érables du haut Jura).

Chez les arthropodes, des coléoptères (genre *Byrrus*) mènent une vie discrète dans les grandes pleurocarpes des forêts de feuillus ou de conifères. De plus, ces grandes bryophytes sont souvent utilisées par les passereaux et les petits mammifères pour la confection de leurs nids.

7– Les milieux privilégiés

Quelques milieux spécifiques se révèlent particulièrement riches en muscinées et dans des conditions écologiques identiques, les bryophytes s'associent pour réaliser des synusies, fragments d'une biocénose ne comportant qu'une strate unique.

7.1– Les eaux douces

Rivières et lac comportent des bryophytes immergées dont la nature est fonction de la qualité chimique de l'eau, de la profondeur et de la vitesse du courant.

7.1.1– Les eaux stagnantes

Sur les fonds rocheux des berges du lac de Neuchâtel et sur les galets se fixe *Fontinalis antipyretica*, bryophyte qui affectionne les eaux dormantes. La Fontinale s'associe fréquemment à *Platyhypnidium riparioides* qui retient les limons et à *Brachythecium rivulare*, situé à un

niveau supérieur, dans la zone de battement de l'eau.

Sur les enrochements de la jetée de la Thielle, de gros blocs de calcaires portent communément *Fontinalis antipyretica*, avec à un niveau un peu plus élevé, *Fissidens adianthoides*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Brachythecium rivulare* et parfois *Cratoneuron filicinum*. À l'extrémité de la construction, à Fanal-Chablais, les oscillations des eaux du lac et l'aspersion permanente par les vagues induisent la présence d'*Amblystegium fluviatile*, où parfois s'intriquent au niveau d'exondation *Hygrohypnum luridum* et *Bryum capillare*.

Sur les plateaux, les dépressions colmatées recueillent surtout de l'eau météorique et réalisent des bas-marais oligotrophes à la flore spécifique riche. La mare des Taillères à La Brévine comporte un radeau tremblant, qui outre les espèces habituelles à ce milieu (*Straminergon stramineum*, *Climacium dendroides*, *Aulacomnium palustre*, *Chiloscyphus pallescens*, *Aneura pin-*

guis), renferme des colonies d'*Amblystegium saxatile*, espèce très rare, bien reconnaissable à ses capsules longuement pédicellées.

En montagne, au comblement d'anciens marais intraforestiers succède souvent une végétation de hautes herbes hygrophiles (méga-phorbiaie), dont la strate muscinale épaisse garde l'humidité; cette végétation comporte des éléments sociaux, très recouvrants avec *Plagiomnium elatum*, *Plagiomnium undulatum*, *Rhizomnium magnifolium*, *Calliargon cordifolium* pour les pleurocarpes. Parmi les hépatiques s'observent encore *Aneura pinguis*, *Chilocyphus pallescens*, *Plagiochila asplenoides*...

Plus modestement, les flaques d'eau d'une certaine étendue offrent l'hospitalité à des pleurocarpes de grande taille avec les présences habituelles de *Calliargonella cuspidata* et *Campylium protensum*, aux affinités neutrophiles.

En prairies altitudinales (Chasseral), au niveau de sources et sur le bord des écoulements de la tourbière de la Vraconnaz, *Bryum schleicheri*, une belle mousse dont les tiges ont un aspect gonflé par l'imbrication des feuilles très concaves, réalise parfois de grosses touffes spectaculaires.

7.1.2– Les eaux vives

L'association rhéophile sur les gros rochers calcaires immergés qui encombrant le lit du Doubs, se caractérise par *Cinclidotus danubicus*, mousse qui ne colonise que les cours d'eau importants. Sur les berges de la rivière, les dépôts de galets hébergent une petite communauté inféodée aux stations aquatiques plus calme, où domine *Fissidens crassipes*.

Dans les portions aval du Doubs et des rivières imposantes (par exemple l'Areuse) où le courant n'est pas trop rapide, à la base des gros blocs échoués dans le lit, *Cinclidotus fontinaloides* donne une couleur vert sombre à l'eau. *Brachytecium rivulare* l'accompagne assez régulièrement et se distingue par la couleur jaune doré des ses touffes recouvrantes. *Platyhypnidium riparioides* y constitue encore une compagnie fréquente.

En rive du Doubs, les rochers, soumis à un battement du niveau de l'eau, portent *Amblystegium varium* à leur partie inférieure. Des populations de *Leskea polycarpa*, très rarement inondées, se situent à la partie immédiatement supérieure.

7.2– Les tourbières

Les tourbières constituent des écosystèmes spécifiques rélictuels, dont les conditions d'apparition sont liées au retrait des glaciers wurmiens, avec leur fonte consécutive au réchauffement général du climat. Des cuvettes de surcreusement, des barrages occasionnés par les dépôts morainiques et des fonds colmatés par des argiles imperméables ont permis la stagnation de l'eau.

Une végétation pionnière muscinale peut s'installer à partir des bords des surfaces d'eau libre pour former un bas-marais alcalin (stade évolutif observable dans le Jura français).

Avec l'accumulation de la matière organique qui se dégrade mal, le milieu se transforme en tourbière qui se comble peu à peu et lorsque la végétation oligotrophe qui s'est installée n'est plus alimentée que par l'eau météorique - les eaux de ruissellement minéralisées dispa-

raissant dans les dolines (empoisieux) pour rejoindre le réseau karstique- le milieu s'acidifie. Une végétation spécialisée, carencée en nutriments, où la place des sphaignes est prépondérante, induit la formation d'une tourbière bombée ou ombrophile.

Les vallées de La Brévine (le Cachot) et des Ponts-de-Martel (le Bois des Lattes) représentent les ensembles tourbeux les plus importants du canton de Neuchâtel, mais jadis beaucoup plus étendus.

Actuellement, la poursuite des processus de turbification exigent un haut niveau de la nappe phréatique, lié à une forte pluviométrie, des basses températures et une absence de périodes sèches de longue durée, mais de grandes superficies ont été détruites pour l'extraction de la tourbe et les terrains convertis en herbages intensifs.

7.2.1– La tourbière en édification

Dans la colonisation centripète de l'eau libre, plusieurs stades sont identifiables par la composition de leur flore bryophytique. En particulier, pour la succession naturelle des différentes espèces de sphaignes, dont l'écologie est assez stricte, interviennent l'humidité (position de la nappe phréatique), l'insolation (température superficielle) et le pH du milieu :

- au centre de la tourbière, l'ombilic subsistant n'abrite que des mousses immergées (*Warnstorfia fluitans* et *Sphagnum cuspidatum*) ;
- dans la partie médiane, où le niveau de la nappe phréatique affleure, le comblement par l'édification d'un radeau bryophytique est très actif. La composition

sphagnologique, très riche, comporte *Sphagnum magellanicum*, *Sphagnum capillifolium* var. *rubellum*, *Sphagnum fallax*, espèces accompagnées par *Polytrichum strictum* et *Aulacomnium palustre*.

7.2.2– La tourbière mature

La maturité de cette formation est indiquée par la formation de buttes composées de *Sphagnum capillifolium* var. *capillifolium* et de *Sphagnum fuscum*, aux constructions plus massives.

7.2.3– La tourbière sénescence

Une phase de sénescence succède à l'édification des buttes par l'ouverture de chenaux au sein de la plate-forme sphagnale, laissant apparaître à nouveau la nappe phréatique. Les gouilles, où l'eau est présente, hébergent parfois une hépatique, *Calypogeia sphagnicola*; tandis que sur leur pourtour se forme fréquemment un ourlet de *Sphagnum papillosum*. S'y associent *Sphagnum compactum*, *Sphagnum subnitens*, *Sphagnum tenellum* et diverses hépatiques (*Mylia anomala*, *Odontoschisma sphagni*, *Kurzia pauciflora*) et parfois des touffes compactes de *Leucobryum glaucum*. Des lichens rameux forment faciès, associés à *Dicranum bergeri* et *Cephalozia connivens*.

7.2.4– Les dynamiques arbustive et arborescente

Les parties périphériques de la tourbière évoluent en landes à Éricacées, où prospèrent de grandes pleurocarpes, plus ubiquistes, telles que *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum bergeri*.

La tourbière peut se boiser de pins à crochets (Bois des Lattes); tout un cortège bryophytique nouveau apparaît avec *Rhytidiadelphus loreus*,

Dicranum polysetum, diverses variétés de *Dicranum scoparium*, *Polytrichum commune*. La flore sphagnologique, peut s'enrichir de *Sphagnum quinquefarium*.

Les secteurs dégradés par un surpiétinement se distinguent par l'abondance de *Dicranodontium denudatum*, espèce perdant abondamment ses feuilles au moindre frottement, et parfois par des tapis d'hépatiques (*Odontoschisma denudatum*, *Calypogeia integrispula*).

Avec la reconstitution d'une boulaie pubescente révélatrice d'une perturbation de la circulation de l'eau, la strate sphagnale acquiert *Sphagnum flexuosum* et *Sphagnum palustre*.

7.2.5– Les secteurs tourbeux exploités

Les influences anthropiques sont prépondérantes sur le maintien des tourbières. L'exploitation de la tourbe en front de taille et les drains font baisser considérablement le niveau de la nappe phréatique et les groupements turfigènes disparaissent. Après cessation d'activité, peut s'installer une florule turficole qui comporte *Dicranella cerviculata*, souvent accompagnée par *Campylopus pyriformis*, *Polytrichum longisetum*, *Calypogeia neesiana*, *Tetraphis pelucida*, *Dicranodontium denudatum*, *Polytrichum juniperinum*, *Mnium hornum*...

Une ponction trop drastique de tourbe provoque l'effondrement de la nappe captive et une minéralisation de la matière organique. Ces conditions favorisent l'apparition d'espèces pionnières mésotrophes telles que *Ceratodon purpureus* et surtout *Campylopus introflexus*, néophyte invasive qui tend

à éliminer les cryptogames autochtones. Ce résultat, non escompté, s'observe après le décapage expérimental de la surface de la tourbière du bois des Lattes, opération initialement prévue pour favoriser l'implantation de plantes carnivores (*Drosera*). Ce cas de figure a été encore observé dans la tourbière de la Vraconnaz en 1995 et dans celle du Grand Cachot depuis 1997.

En revanche, l'exploitation ménagée traditionnelle des tourbières autorise une lente régénération, où des mousses reliques des époques glaciaires trouvent refuge (*Cinclidium stygium*). Ce cortège bryophytique mésotrophe des anciennes fosses comporte encore *Calliargon giganteum*, *Bryum neodamense*, souvent à l'état diffus et mélangé à d'autres espèces, *Drepanocladus revolvens*, *Tomenthypnum nitens*...

L'atterrissement vers les prairies acidiphiles se marque par *Sphagnum angustifolium* et par les présences éventuelles de *Philonotis fontana*, *Thuidium delicatulum*.

7.3– Les tufières

Les tufières restent rares dans le canton de Neuchâtel; de beaux exemples de ces formations se découvrent dans les gorges de l'Areuse et les hautes Côtes du Doubs (Côte des Breulets, Moulins Calame). Quelques formations moins développées subsistent en bordure du lac de Neuchâtel, vers la Grotte aux Filles. Leur localisation est en rapport avec l'existence de joints de stratification marneux et imperméables, au niveau desquels les eaux infiltrées dans le sous-sol calcaire réapparaissent à la faveur de la topographie.

Le carbonate de calcium qui a été dissout par l'eau au cours de son trajet souterrain précipite à l'air libre. Ce dépôt est facilité par l'activité photosynthétique des végétaux chlorophylliens, surtout des algues et des colonies cyanobactériennes. Se forment alors des concrétions (tuf) où participent des espèces muscinales inféodées à ce milieu fontinal, telles que *Palustriella commutata*, *Pellia endiviifolia*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Aneura pinguis*, *Leiocolea collaris*, *Philonotis calcarea*.

Sur les parois verticales des concrétions anciennes, où les suintements des eaux alcalines sont plus négligeables, les dépôts réduits ne participent plus qu'au renforcement de la cohésion des matériaux friables. Parmi les muscinées représentatives de cette activité s'observent *Eucladium verticillatum*, *Hymenostylium recurvirostrum* et *Didymodon spadiceus*, en compagnie fréquente des thalles de *Conocephalum salebrosum*, laissant apparaître un réseau de chambres aérifères et ceux d'*Aneura pinguis*, luisants et cassants. Parfois *Gymnostomum aeruginosum* y installe ses petites colonies vert bronze.

Dans quelques anfractuosités des tufs, près de Saint-Aubin, se trouve *Fissidens grandifrons*, espèce d'affinités méridionales, très rare et menacée (station rélictuelle).

7.4– Les rochers

7.4.1– Les affleurements pierreux et les petits ressauts sous couvert forestier

Les petits affleurements pierreux, sous couvert de forêts caducifoliées aux étages collinéen et montagnard, constituent des biotopes fragmentés qui autorisent l'installation d'une florule épilithique, calciphile, caractérisée dans les

stations hygrophiles par *Sciurohypnum populeum*, *Amblystegium varium*, *Rhynchostegium murale* subsp. *julaceum*. En secteur plus mésophile, la bryoflore comporte *Homomallium incurvatum*, souvent très fertile, *Homalothecium sericeum*, aux rameaux plus robustes, *Schistidium apocarpum* et *Hypnum cupressiforme*.

Les ressauts calcaires sous couvert de chênaies et de hêtraies de pente bien exposées qui retiennent un peu d'humus, favorisent l'installation de peuplements bryophytiques plus volumineux. Dans ces stations, figurent assez régulièrement *Anomodon viticulosus*, *Homalothecium lutescens*, *Thuidium recognitum* et, dans des conditions plus sciaphiles, *Porella platyphylla*. En situation fraîche, apparaît *Porella arboris-vitae*; dans les stations encore plus hygrophiles, *Cirriphyllum crasinervium* et *Bryoerythrophyllum recurvirostrum* participent à l'association saxicole.

7.4.2– Les gorges, les défilés et les cirques

Les associations lithophiles des gorges et des défilés sont toutes calcicoles en raison de la nature géologique des terrains à l'affleurement (Jurassique et Crétacé). Parmi celles-ci, la plus fréquente comporte *Ctenidium molluscum*, pleurocarpe à l'aspect soyeux et bouclé, qui réalise de grands placages vert jaune et *Tortella tortuosa*, mousse cespiteuse, aux rameaux étoilés par l'humidité et crispés par le sec. L'amplitude écologique de cette espèce est très grande; celle-ci s'installe sur les surfaces horizontales, aussi bien que sur celles inclinées qui collectent un peu de terre. Toutefois sur les parois verticales et sèches, *Neckera crispa* devient l'espèce dominante,

pour réaliser de remarquable draperies. Les compagnes habituelles sont *Scapania aspera*, *Ditrichum flexicaule*, *Schistidium apocarpum* coll., tandis que *Plagiochila porelloides* s'observe dans les stations plus mésophiles, *Campyliadelphus chrysophyllus*, dans les localités ensoleillées, *Campylium protensum* avec *Ditrichum crispatisimum*, dans les stations les plus humides et *Bryum capillare*, quand l'humus s'accumule fortement.

Au niveau des joints de stratification horizontaux déterminant de petits replats, *Orthothecium intricatum* apparaît, alors que dans les stations plus humides s'installe un cortège d'hépatiques à feuilles avec *Pedinophyllum interruptum* et *Jungermannia atrovirens*.

Ces communautés d'espèces vivaces réalisent une végétation bryophytique climacique stationnelle dans les fonds de dolines.

Une association de bryophytes plus spécialisées s'installe dans les fissures des calcaires et au niveau des petites couches marneuses qui séparent les bancs. Ces espèces, qualifiées de chasmophytes et d'exochomophytes, sont des éléments cespiteux pionniers, adaptés à des conditions mésophiles; elles réalisent une mosaïque avec les composantes du groupement climacique précédent. Leurs représentants habituels sont *Fissidens dubius*, aux gazonnements discrets et *Encalypta streptocarpa*, aux touffes vert terne, plus volumineuses. Fréquemment, *Trichostomum brachydontium* accompagne ces caractéristiques, surtout lorsque les conditions deviennent hygrophiles. *Weissia controversa* se rencontre encore dans ces stations lorsque l'apport terreux est important.

En situation très humide, les fissures des bancs calcaires et les joints suintants où se dépose un film de carbonate de calcium sont colonisés par des espèces dont la taille n'excède pas quelques millimètres. *Gymnostomum calcareum* y érige ses touffes compactes d'un vert gai qui tranche avec la couleur des placages plus sombres de *Pedinophyllum interruptum*; *Mnium marginatum* y établit ses gazons peu cohérents. Les espaces colonisés par ces éléments hygro-sciaphiles restent restreints et l'association discrète n'est pas très commune.

Les parois verticales sèches avec de petits ressauts recueillant un léger humus, se tapissent de bryophytes banales, où *Anomodon viticulosus* domine un cortège constitué par *Porella platyphylla*, *Anomodon attenuatus* et diverses *Neckera*.

Les surfaces redressées plus fraîches sont couvertes d'un épais tapis vert obscur et terne, constitué par les tiges stolonnantes de *Thamnobryum alopecurum*, qui émet des rameaux secondaires dressés. La grande longévité du peuplement autorise l'installation d'hépatiques (*Apometzgeria pubescens*, *Metzgeria conjugata*) qui réalisent une association épibryophytique dépendante.

Avec la présence de parois suintantes, dans les gorges (Areuse) et les défilés (Chasseral, Poëta-Raisse) à l'étage montagnard, se trouvent réalisées les conditions d'apparition d'une association calcicole, hygrophile et psychrophile où dominent des espèces de forte taille : *Orthothecium rufescens*, belle mousse aux reflets rougeâtres métalliques (cliché 4) et *Plagiopus oederiana*, aux touffes fréquemment surmontées de capsules sphériques. Une compagne, *Rhizomnium punctatum*, se

remarque par la persistance de son protonéma brunâtre; elle est parfois accompagnée par *Campylium protensum*, *Didymodon ferrugineus*, *Barbula crocea*, *Dichodontium pelucidum* ou en altitude par *Mnium thomsonii* et plus exceptionnellement *Plagiothecium cavifolium* et *Bryum pallens*, belle mousse aux tons roses et aux reflets métalliques, de même que les masses gélatineuses de divers lichens de la famille des Collémacées. Des taches d'un orange vif témoignent de la présence d'une algue, *Trentepohlia aurea*, fidèle à ce type de stations. Quelques discrètes anfractuosités obscures et toujours très humides des gorges de la Poëta-Raisse recèlent des espèces peu communes, telles que *Bartramia halleriana*, *Timmia norvegica* et *Encalypta alpina*. Des localités abyssales de ces taxons se découvrent dans les gouffres profonds et frais (glacière de Monlési).

De plus, aux étages montagnard et subalpin, les parois surplombantes abritent des populations souvent monospécifiques constituées par les petites tiges munies de feuilles disposées régulièrement sur trois rangs de *Seligeria trifaria*. Parfois, apparaissent *Seligeria pusilla* et *Jungermannia atrovirens*. Ces bryophytes exigent un microclimat particulier, toujours très frais.

Plus rarement près de cascades, dans la combe Grède, peut se découvrir *Catascopium nigratum*, aux petites capsules noires, si reconnaissables.

En altitude, se développent les thalles articulés de *Preissia quadrata* et de très petites hépatiques aux rameaux délicats, comme ceux de *Lejeunea cavifolia* et plus encore de *Cololejeunea calcarea*. D'autres hépatiques ne sont présentes que sous forme de

brins séparés parmi les touffes des bryophytes dominantes (*Lophozia sudetica*, *Barbilophozia lycopodioides*, *Ptilidium ciliare* var. *ericetorum*). Une forte loupe peut révéler de minuscules feutrages de *Platydictya jungermannoides*, dont les feuilles n'atteignent pas 0,2 mm de longueur !

Au Chasseral, au Chasseron, ainsi qu'au Creux du Van, dans la zone culminale du Jura neuchâtelois à l'étage subalpin (au-dessus de 1 100 m d'altitude), les substrats calcaires, accidents naturels (ou parfois ouvrages de pierre sèche, tels que les murgers,) se couvrent de rameaux robustes d'un vert vif, serrés et enchevêtrés appartenant à *Ptychodium plicatum*, encore plus éclatants par l'humidité. Cette pleurocarpe domine les éléments plus ténus et plus sombres de *Lescurea incurvata*, dont le nom de genre est dédié à Léo Lesquereux (1806-1889), bryologue natif de Fleurier. À ces espèces boréo-montagnardes se joignent les coussinets de *Tortula norvegica*, *Scapania aequiloba* et les tapis bas de *Campylium halleri*, aux rameaux étoilés. Sur les pentes du Chasseron, le groupement s'enrichit de *Bryum elegans*, aux petits bourgeons compacts, et de *Tortula subulata*, sous une variété altitudinale, *recurvo-marginata*, tandis que sur l'arête du Chasseral, les affleurements calcaires exposés au nord portent par places des touffes denses et déprimées d'une variété gracile de *Cirriphyllum cirrosum*. La paroi surplombante de la Roche aux Noms au Creux du Van héberge *Encalypta vulgaris* f. *pilifera*, accommodat particulier aux stations exposées. Les gorges du Seillon abritent encore *Homalothecium philippeanum*.

Dans la haute chaîne du Jura, au mont Chasseral, à la combe Grède, au Creux du Van et encore au Chas-

seron, les fissures des roches calcaires, où s'accumule de la matière organique brute, hébergent des éléments psychrophiles boréo-montagnards, tels que *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*, facile à identifier par la couleur rouge de l'intérieur des touffes, *Scapania aequiloba*, *Mnium stellare*, et *Distichium capillaceum*. Cette dernière mousse, au port délicat, est assez souvent accompagnée par les thalles d'un lichen foliacé vert à apothécies brunes, *Solorina saccata*, qui partage les mêmes exigences écologiques. *Distichium inclinatum*, espèce proche, mais aux rameaux plus ternes et à la capsule inclinée plus petite, y est plus rare.

Pour quelques exceptionnels secteurs suintants du Chasseron, et dans la glacière de Monlési où le soleil n'apparaît jamais, se développe une mousse à la curieuse capsule difforme, *Plagiobryum zierii*; cette espèce ne fructifie que très rarement, elle se remarque alors par ses rameaux argentés, aux feuilles appliquées.

À l'étage subalpin du Chasseral, en tête des redents calcaires, sur des substrats peu inclinés, exposés au nord et protégés du vent, ainsi que dans l'humus acide qui colmate les diaclases, *Pseudoleskeella catenulata* applique ses tapis ras de couleur terne et foncée. Parmi les plages de cette pleurocarpe s'intercalent des touffes de *Ditrichum flexicaule* variété *densum* et d'*Encalypta rhabdocarpa*, souvent porteuse de capsules munies de coiffes en forme d'éteignoir. Une hépatique à feuilles, *Scapania aequiloba*, participe fréquemment au groupement. Le contingent d'éléments subalpins est renforcé par la présence de *Bryum elegans*.

Dans les creux sous-roche et les fissures importantes des calcaires de

la région supérieure de l'arête du Chasseral, *Timmia bavarica* apporte une touche subalpine qui se manifeste également au Chasseron. Quelques cavités sont tapissées par une forme cavernicole de *Thamnobryum alopecurum*, bien différente du type par son port non arborescent. Cette cryptomorphose a été décrite par Albert Eberhardt en 1952 sous la variété *juranum* de la sous-espèce *mediterraneum*.

Le cirque rocheux en forme de fer-à-cheval du Creux du Van est un anticlinal éventré, couronné de calcaires kimméridgiens et portlandiens dont la base repose sur des marno-calcaires argoviens et séquanais, plus sensibles à l'érosion. Il réalise un milieu très particulier, à la bryoflore d'une exceptionnelle richesse. Ce site connaît une pluviométrie élevée (jusqu'à plus de 1600 mm/an) et les conditions basses de températures y sont sévères. L'érosion active au niveau des flancs rocheux alimente un vaste cône d'éboulis qui recouvre un sous-sol gelé en permanence (pergélisol). Entre les gros blocs, la circulation de l'air froid et l'accumulation de matière organique brute permettent le maintien d'une flore calcifuge, malgré la nature calcaire de la roche-mère.

Dans les anfractuosités, humides et fraîches, une grande diversité de chasmophytes trouvent refuge : *Platydictya jungermannoides*, *Timmia austriaca*, *Meesia uliginosa* var. *minor*, *Pohlia cruda*, *Pohlia nutans*... Dans quelques interstices du pierrier, au niveau de la pessière naine, *Distichium inclinatum*, apporte une touche subalpine, mais sa présence reste discrète. Le cortège des hépatiques à feuilles comporte un nombre élevé d'éléments, en particulier *Anastrophyllum*

minutum, *Lophozia ventricosa* var. *silvicola*, aux propagules vert pâle, *Lophozia longidens*, aux propagules de teinte rougeâtre, *Lophozia incisa* aux feuilles vert-bleu regroupées en «tête de salade» au sommet des tiges... *Calypogeia integristipula*, *Cephalozia pleniceps*, *Blepharostoma trichophyllum* font régulièrement partie des petites espèces compagnes.

À l'opposé, dans les conditions d'exposition particulièrement sévères du fronton sommital du Chasseron, sur les calcaires subverticaux, *Schistidium atrofusum* et *Grimmia anodon*, mousses calcicoles, héliophiles et xérophiles, accrochent leurs petits coussinets noirâtres.

7.4.3– Les éboulis

Dans les Côtes du Doubs, les parois verticales des calcaires subissent des phénomènes de gélifraction. Les cailloutis détachés s'accumulent en bas de pente pour réaliser des manteaux de «groise», plus ou moins mobiles et très pauvres en terre végétale. Leur colonisation débute en périphérie, dans les parties des plus ombragées; elle est assurée par les tiges enchevêtrées d'*Hylocomium brevirostre*, formant de vastes et profondes touffes, auxquelles s'associent régulièrement *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Hylocomium splendens* et *Homalothecium lutescens*.

En milieu humide et frais, les sols graveleux à granulométrie plus fine sont colonisés par des espèces pionnières telles que *Didymodon ferrugineus* et *Didymodon rigidulus*. En altitude, sur des zones suintantes se rencontre *Bryum pallescens*; au Chasseron et à la Poëta-Raisse, sur des éléments plus riches en silice vient *Dicranella grevilleana*.

7.4.4– Les blocs erratiques

À la fin de la dernière glaciation wurmienne, la fonte du puissant glacier du Rhône a abandonné dans le Jura de gros blocs de roches d'origine alpine (erratiques), dont la nature cristalline induit l'apparition d'une végétation silicicole. Les associations saxicoles des rochers siliceux sont très rares dans le Jura où seuls les éléments exogènes offrent un substrat apte à les accueillir ! Cependant le développement de ces communautés bryophytiques y reste modeste.

Le gros bloc erratique de la Pierre-à-Bot, à Neuchâtel, enchassé dans la hêtraie ne possède une couverture muscinale complète qu'à sa partie supérieure ; celle-ci se compose de touffes profondes d'*Hedwigia ciliata*, aux tiges grêles, associées à quelques éléments vert foncé en coussinets plus lâches appartenant à *Paraleucobryum longifolium*. De nombreux piquetages, vert olive, sont constitués par *Grimmia hartmanii*. Le cortège bryophytique silicicole est complété par de gros placages brillants d'une forme luxuriante d'*Hypnum cupressiforme* et par les tiges éparses d'une hépatique à feuilles, *Barbilophozia barbata*.

Plus modestement, les blocs de nature granitique au Perthuis du Saut à Neuchâtel ou abandonnés en forêt de l'Eter à Cressier, n'offrent guère, comme espèce calcifuge, qu'*Hedwigia ciliata*. Le cortège bryophytique associé ne présente au mieux qu'une tendance neutrophile avec *Isoetecium alopecuroides*, *Metzgeria furcata*, très propagulifère et *Hypnum cupressiforme*.

7.5– Les pelouses

7.5.1– Les garides

Sur les coteaux exposés, au sol superficiel, des plantes d'origine méditerranéenne et steppique, adaptées à des stress hydriques importants, réalisent une pelouse xéro-thermophile, où la couverture phanérogamique laisse des espaces libres qui sont colonisés par des bryophytes saxicoles et calciphiles.

Ces xérobromes ou garides, très localisées, (les Rapes à Hauterive, dalles calcaires peu déclives près de la gare de Rochefort-Chambrelieu) hébergent une florule pionnière saxicole et calciphile de tendance méditerranéenne. L'association est caractérisée par *Grimmia orbicularis* et *Syntrichia intermedia*, auxquelles s'adjoignent d'autres mousses acrocarpes (*Orthotrichum anomalum*, *Schistidium crassipilum*). *Ditrichum flexicaule*, *Tortella tortuosa* et *Tortella inclinata* var. *densa* y sont des compagnes pouvant se rencontrer en altitude dans des petites pelouses abritées. Les thalles foliacés d'un lichen, *Cladonia pyxidata*, participent souvent à la colonisation du substrat. Une formation affine avec *Syntrichia ruralis* variété *ruficola* s'observe à la Prise Gaudet (Neuchâtel) et aux Joûmes (Le Landeron).

Avec l'accumulation d'une couche d'humus favorisée par la présence d'espèces pulvinées, les pelouses écorchées permettent la formation d'un ourlet bryophytique composé de grandes pleurocarpes où figurent *Rhytidium rugosum*, *Hypnum cupressiforme* var. *lacunosum*, *Abietinella abietina*, *Entodon concinnus*, *Homalothecium lutescens* et plus rarement *Homalothecium philippeanum* (ressauts de la micro-

pelouse de la Tête à Calvin, aux Brenets).

Dans les secteurs où le sol graveleux reste instable, le caractère xérothermophile de la bryoflore est renforcé par les présences de *Pleurochaete squarrosa* et *Racomitrium canescens*, cette dernière espèce formant souvent faciès. La formation s'enrichit parfois de *Tortella inclinata* et de *Trichostomum crispulum*. Cette végétation xérophile et calciphile se retrouve sous une forme appauvrie en altitude dans les petites pelouses enclavées entre les rochers ensoleillés.

7.5.2– Les pâturages et les pelouses d'altitude

En montagne, les surfaces herbacées sont le domaine de pâturages qui reposent sur un sous-sol de nature calcaire, mais où les phénomènes de corrosion et de dissolution ont éliminé les carbonates. Des argiles de décalcification, provenant des impuretés de la roche, peuvent s'accumuler dans des structures géomorphologiques qui jouent le rôle de pièges (dolines). La végétation phanérogamique présente alors des caractères calcifuges (nardaies) où le cortège cryptogamique conforte cette tendance. Les bryophytes les plus habituelles sont *Polytrichum juniperinum*, *Dicranum scoparium* var. *orthophyllum*, *Racomitrium canescens* coll., *Plagiomnium affine* et *Rhytidiadelphus triquetrus*. Cette pelouse rase s'intrique en mosaïque avec une végétation herbacée plus exigeante en nutriments (Sesléraie), différenciée au niveau bryophytique par les présences de *Campyliadelphus chrysophyllus* et de *Ditrichum flexicaule*.

7.5.3– Les prairies hygrophiles

Dans la combe Biosse, au pied du Chasseral, les couches de terrain imperméables créent des marécages fréquentés par les bovins. La végétation muscinale en sous-strate révèle une nature hygrophile par sa composition où domine *Climacium dendroides*, facile à identifier par son port arbustif. Cette mousse est accompagnée de deux espèces plus anodines, *Calliergonella cuspidata*, aux bourgeons pointus et *Brachythecium rivulare*.

Plagiomnium ellipticum et une hépatique à thalle, *Marchantia polymorpha* subsp. *aquatica*, marquent la bryovégétation d'un caractère plus montagnard (cliché 5).

7.6– Les ourlets mésophiles et les landes

7.6.1– Les ourlets mésophiles

La couverture buissonnante en lisière des pelouses xéro- et mésophiles favorise l'apparition et le développement de grandes pleurocarpes très communes qui réalisent une bordure bryophytique dense retenant l'humidité. Les espèces les plus constantes de cette végétation d'ourlets mésophiles, voire un peu hygrophiles, sont *Pseudocleropodium purum*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Eurhynchium striatum* et *Lophocolea bidentata*. *Mnium marginatum* peut se trouver en brins isolés parmi les coussinets luxuriants et profonds des grandes bryophytes.

En situation plus nettement hygrophile, *Thuidium assimile* réalise des touffes volumineuses et étendues.

7.6.2– La lande subalpine à vacciniées

Les pelouses xérophiles offrent l'observation de *Didymodon ferrugineus* et d'*Encalypta rhabdocarpa* à l'étage subalpin.

L'arête supérieure du Chasseral présente en limite extrême de corniche, une végétation arbustive riche en vacciniées. Cette couverture permet le maintien d'un taux d'humidité favorable au développement en sous-strate de grandes pleurocarpes humicoles et acidoclines, correspondant à la bryoflore climacique stationnelle. Cette bryovégétation renferme *Hylocomium splendens*, aux tiges étagées, *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Plagiomnium medium*, la variété *orthophyllum* de *Dicranum scoparium*, aux feuilles courtes et dressées. *Peltigera leucophlebia*, lichen foliacé, aux grands thalles vert vif, s'associe aux grandes pleurocarpes banales de la formation, et parfois le Polytric élégant (*Polytrichastrum formosum*) participe à cette communauté bryophytique sous forme de tiges isolées.

7.7– Les forêts

En forêt, les bryophytes, malgré la petitesse de leur taille, peuvent former des colonies étendues. Les diverses communautés liées à la présence d'une strate arborescente se subdivisent en épiphytes, saproliques et humicoles.

7.7.1– Les épiphytes

Les espèces corticales diffèrent selon les propriétés chimiques des écorces, le diamètre du support et les conditions ambiantes d'éclaircissement et d'hygrométrie.

À l'étage planitiaire, dans les forêts riveraines devenues rares dans le canton, une hygrométrie et une luminosité fortes favorisent l'installation de diverses Orthotrichacées, avec une plus grande fréquence d'observation pour *Orthotrichum affine*, tant sur les arbres à bois tendre (peupliers, ormes), que sur ceux à bois dur (frênes, chênes). L'écorce des bouleaux héberge en plus *Orthotrichum lyellii* et *Orthotrichum striatum*. À la base des cépées de diverses essences de saules, *Amblystegium serpens* et *Sciuro-hypnum populeum* sont communs, parfois associés à *Platygyrium repens* et *Bryum laevifilum*, tandis que la base des gros fûts de chênes rouvres s'entoure de manchons épais et compacts, où *Homalia trichomanoides* s'associe à des populations d'*Anomodon viticulosus* et de *Porella platyphylla*.

À l'étage montagnard, au bord du Doubs, l'écorce de frênes isolés porte *Pterigynandrum filiforme* et *Orthothecium speciosum* ; mais la bryovégétation la plus spectaculaire est le fait *Antitrichia curtipendula* qui accroche d'énormes manchons aux branches maîtresses des érables sycomores de la ripisylve, aspect digne d'une forêt tropicale ! Cette exubérance muscinale nécessite des conditions psychrophiles et de brumisation fréquentes. Les Neckeracées (*Neckera crispa*, *Neckera complanata*) qui se cantonnent aux fûts des feuillus et des résineux n'exigent pas des conditions aussi sévères.

En forêt caducifoliée, à l'étage collinéen, la base des troncs des gros arbres à l'écorce profonde et crevascée (en particulier chênes) recueille des limons qui permettent l'installation de bryochaméphytes rampantes. Cette végétation corticale est

codominée par *Anomodon viticulosus*, *Neckera complanata*, *Porella platyphylla* et *Homalothecium sericeum*, communauté montrant des affinités xéro-neutrophiles, les compagnes habituelles sont *Leucodon sciuroides* et *Hypnum cupressiforme*.

En ambiance xéro-sciaphile à mésohygrophile, les contreforts racinaires de feuillus à réaction basiphile se couvrent de revêtements épais réalisés par *Isothecium alopecuroides*, *Brachythecium rutabulum*, *Brachythecium salebrosum*, assez souvent parsemés de touffes de *Dicranum scoparium* et de *Bryum laevifilum*.

Aux étages montagnard supérieur et subalpin inférieur, les feuillus (surtout érables sycomores) portent une bryovégétation corticale dominée par *Pterigynandrum filiforme*, en large placages. Les écorces sont piquetées par les coussinets de divers orthotrics (*Orthotrichum stramineum*, *O. speciosum*, *O. hylleii*, *O. alpestre*), accompagnés par *Leucodon sciuroides*, *Antitrichia curtipendula* avec *Hypnum cupressiforme* var. *uncinatum*, espèce ubiquiste.

Paraleucobryum longifolium se cantonne à la base des troncs de hêtres, parfois en compagnie de *Leskeella nervosa* et *Amblystegium subtile*.

À la partie supérieure des gros troncs et à la base des feuillus de faible diamètre, à tous les étages de végétation, s'installent les composantes d'une association aéro-corticale, photophile avec *Ulotia crispa*, aux capsules munies de coiffes campanulées, bien visibles au-dessus des feuilles et les thalles rougeâtres appliqués de l'hépatique *Frullania dilatata*, dont la présence de composés terpéniques

dans ses cellules est responsable de dermatites de contact chez les personnes sensibles. *Frullania tamarisci*, espèce voisine, aux rameaux érigés, gaine la partie inférieure des troncs. D'autres hépatiques à feuilles participent à cette synusie : *Radula complanata*, *Metzgeria furcata*, aux thalles digités ; par ailleurs, de nombreux lichens foliacés (*Cladonia*, *Parmelia*, *Physcia*, *Xanthoria*) jouent un rôle important dans le recouvrement des écorces.

7.7.2– Les saprolignicoles

Les bryophytes saprolignicoles sont sensibles à la nature de l'essence et au degré d'évolution de décomposition des souches, ainsi pour celles des feuillus à bois tendre, surtout lorsqu'elles sont imbuées, leur décomposition s'accompagne du recouvrement de pleurocarpes, souvent très fertiles, telles que *Brachythecium rutabulum*, *Amblystegium serpens*, *Pseudoleskeella nervosa*, *Hypnum cupressiforme* variété *uncinatum*. Quant à *Platygyrium repens* et *Bryum laevifilum*, leur dissémination est assurée par d'abondantes propagules présentes à l'aisselle de leurs feuilles. *Xylaria hypoxylon* est un pyrénomycète coriace fréquemment associé aux bryophytes.

Pour les feuillus, *Sanionia uncinata* devient commune avec l'altitude et pour les résineux, *Dicranum fuscescens* apparaît.

En montagne, les souches de résineux portent d'abord une bryovégétation spécialisée, caractérisée par de petites hépatiques : *Riccardia palmata*, aux lobes foliaires digités, vert sombre, *Scapania umbrosa*, tachée de rouge, souvent accompagnées dans leur installation par une autre hépatique *Lophocolea heterophylla*, dont les feuilles sont de moins en

moins incisées vers l'extrémité des rameaux. *Calypogeia suecica*, hépatique de faible dimension participe parfois à la colonisation des souches pourrissantes. Exceptionnellement, les bois de conifères ou plus rarement de feuillus, lorsqu'ils sont dépourvus de leur écorce et imbus, offrent des conditions d'apparition à une curieuse espèce, *Buxbaumia viridis*, où seule la capsule est visible (cliché 6). Plus tard, lorsque la consistance des souches devient friable, se développent *Plagiothecium curvifolium* et *Herzogiella seligeri*, souvent très fertiles. *Tetraphis pellucida*, espèce fidèle du groupement, porte des sporogones à l'étage montagnard et des rameaux spécialisés avec corbeilles à propagules à plus faible altitude. Le cortège saprolignicole comporte encore *Rhizomnium punctatum*, *Plagiothecium denticulatum* et de nombreuses hépatiques : *Blepharostoma trichophyllum*, aux lobes foliaires ténus, *Lophozia ventricosa* var. *silvicola*, *Lepidozia reptans*, *Calypogeia integrastipula*, aux rameaux aplatis, avec une disposition imbriquée des feuilles, de même que chez *Calypogeia neesiana* et diverses Céphaloziacées (*Cephalozia catenulata*, *Cephalozia pleniceps*, *Cephalozia bicuspidata*, *Nowellia curvifolia*).

Les vieilles souches montrent longtemps la présence de myxomycètes aux carpophores rose vif (*Lycogala epidendron*) et de basidiomycètes jaune orangé (*Calocera viscosa*).

7.7.3– Les humicoles

La couverture humo-terricole dépend de la nature chimique du sol (teneur en matière organique, pH) ; elle est encore conditionnée par la texture et liée aux caractères mésoclimatiques stationnels (hygrométrie, éclaircissement, écarts de température...).

À l'étage planitiaire, les sols hydromorphes, où les débris organiques de la litière se minéralisent rapidement et s'enrichissent en nutriments, la couverture bryophytique constitue de vastes tapis à faible diversité spécifique. *Oxyrrhynchium hians*, extrêmement fréquente, se trouve parfois sous sa variété robuste *rigidum*, à allure dendroïde; les compagnes habituelles sont *Fissidens taxifolius* et *Plagiomnium undulatum*. *Dicranum scoparium*, aux variétés nombreuses, s'y associe fréquemment.

De l'étage collinéen à l'étage montagnard, sur l'humus doux (mull), surtout en lisière de bois, autour des buissons s'installent de grandes pleurocarpes mésohygrophiles, neutroclines avec *Cirriphyllum piliferum*, *Pseudocleropodium purum* et *Eurhynchium striatum*. Cette dernière espèce est remplacée par *Eurhynchium angustirete* à l'étage montagnard supérieur.

Le sous-bois de la chênaie offre à l'observation des placages massifs, bombés, d'un vert blanchâtre réalisés par *Leucobryum glaucum* et de tapis plus diffus de *Polytrichastrum formosum*. Sur le sol brun lessivé de la hêtraie, les surfaces dépourvues de litière, ainsi que les sommets de talus en bordure de layons, permettent l'installation d'*Atrichum undulatum*, de *Fissidens bryoides* et parfois de *Fissidens incurvus*. Les secteurs enrichis en humus à la suite de l'effondrement total des souches décomposées se remarquent par des placages de *Polytrichastrum formosum*.

L'étage montagnard supérieur, qui débute vers 850 m d'altitude, est le domaine de la hêtraie-sapinière. Cette forêt mélangée se développe sur des sols profonds qui conservent

une forte humidité, où, lorsque la litière n'est pas trop importante, la strate muscinale couvre de grandes surfaces d'un épais tapis de pleurocarpes terrico-humicoles. La végétation acidocline à acidiphile observée correspond à la formation climacique stationnelle. Elle se caractérise par *Rhytidiadelphus loreus*, qui est toujours accompagné par *Thuidium tamariscinum*, *Plagiochila asplenoides*, *Hylocomium splendens*, plus rarement par *Pleurozium schreberi* (cliché 6).

Dans les secteurs très argileux se développent des plages étendues de *Pellia epiphylla*. En forêt profonde, avec dominance des épicéas, apparaît *Ptilium crista-castrensis* (La Font, Creux du Van), le groupement humicole s'enrichit d'*Hylocomium umbratum*, espèce plus rare, favorisée par l'hygrométrie constamment élevée des stations et de *Dicranum majus*, qui offre à l'état fertile plusieurs capsules au sommet des tiges. Une curieuse station abyssale de cette formation se trouve dans la grande doline de la Vieille-Côte, aux Brenets.

Dans la Haute-Chaine, les versants tournés au nord et couverts de résineux, à la faveur de couches imperméables, sont le lieu de suintements permanents qui permettent l'édification d'un sol acide de type mor ou tourbeux. Ce biotope convient au développement d'une végétation hygrophile originale pour le massif jurassien, avec *Sphagnum quinquefarium*, espèce dominante, *Sphagnum girgensohnii*, *Plagiothecium undulatum*, *Rhytidiadelphus squarrosus*, donnant naissance à de véritables tourbières de pente. En situation plus éclairée, *Sphagnum capillifolium* var. *capillifolium* peut même s'associer à ce groupement. Sur l'humus brut de la pessière du Creux

du Van se découvre l'hépatique *Tritomaria quinquedentata*.

7.8– Les milieux anthropisés

7.8.1– En zone urbaine et touristique

En ville, sur les constructions les plus diverses, sitôt qu'elles deviennent un peu vétustes, s'installent des coussinets de mousses banales, indifférentes à la nature chimique du support. Ces petites espèces sont favorisées dans leur développement par l'existence d'anfractuosités ou par des inégalités du substrat. Dans les agglomérations du canton de Neuchâtel, le long des rues, sur les murs de soutènement construits avec des moellons unis par du mortier, s'observent des colonies grises de *Tortula muralis*, souvent couvertes de capsules, en compagnie fidèle de *Grimmia pulvinata*, *Bryum capillare*, *Orthotrichum anomalum*, *Ceratodon purpureus*. Une espèce polluo-résistante, *Orthotrichum diaphanum*, paraît en voie d'expansion dans les villes, dans ce type de formation. *Homalothecium sericeum*, grande pleurocarpe aux rameaux crochus jaune d'or, participe habituellement à la couverture des vieilles pierres.

Sur les parties exposées des stations chaudes s'accrochent les touffes d'un blanc nacré de *Bryum argenteum*, dont les extrémités des feuilles totalement dépigmentées réfléchissent la lumière. Cette particularité constitue une adaptation aux conditions extrêmes d'insolation.

À la base de certains ouvrages en béton, favorisés par le maintien d'une forte humidité, se développent *Encalypta streptocarpa*, en placages importants. Les touffes de *Didymodon fallax*, de *Schistidium apocarpum* et les rameaux soyeux

d'*Homalothecium sericeum*, qui adhèrent au substrat par leurs nombreux rhizoïdes, accompagnent habituellement cette florule. Le sol et le pavage de certaines courettes intérieures, ombragées et humides, se couvrent d'un revêtement compact, réalisé par les thalles de *Lunularia cruciata*. Cette espèce thermophile, d'introduction récente, est en pleine expansion et pourrait devenir une espèce invasive.

Les arbres du long des avenues, des espaces publics, possèdent une écorce crevassée, qui capte des limons eutrophes, en particulier les tilleuls, essences assez résistantes à la pollution urbaine. Ils portent un cortège bryophytique d'espèces humo-épithiques mésophiles, caractérisé par *Tortula laevipila*, en compagnie de *Bryum laevifilum*, *Porella platyphylla*, *Homalothecium sericeum*. À ces éléments se joint un groupe de taxons aéro-corticoles, avec *Frullania dilatata*, *Radula complanata* et surtout des gros placages de *Leucodon sciuroïdes*, aux rameaux souvent hérissés de manchons propagulifères, aspect lié à la présence de nématodes. *Hypnum cupressiforme*, espèce polymorphe et ubiquiste, participe de manière constante aux formations corticoles.

Au bord du lac, les gabions de la jetée de la Thielle offrent à la colonisation muscinale un milieu minéral calcaire. Les plantes pionnières sont représentées par des espèces pulvinées avec *Orthotrichum anomalum*, couvert de nombreuses capsules, *Schistidium crassipilum* et de grosses touffes de *Syntrichia intermedia*. Ces mousses résistent aux conditions sévères de dessiccation par diverses adaptations physiologiques (enroulement des feuilles) ou anatomiques (poil blanc à l'extrémité du limbe réfléchissant la

lumière). *Homalothecium sericeum* est la seule mousse rampante à jouer un rôle physionomique dans la florule bryophytique.

Les endroits fréquentés par un large public, tel que le belvédère du Saut du Doubs au sol surpiétiné, incompatible à la croissance des plantes à fleurs, offrent de microstations à des bryophytes qui accrochent leurs touffes dans les fissures des dalles calcaires mises à nu. Cette végétation saxicole et chasmophytique comporte *Tortula muralis*, *Syntrichia intermedia*, *Bryum capillare*...

Plus près de l'eau, s'installent *Orthotrichum cupulatum*, *Schistidium singarense* et *Schistidium elegantulum*. Plus anecdotiquement, *Leptobryum pyriforme*, petite mousse facile à identifier par ses feuilles supérieures très allongées, ne s'observe guère dans la nature, mais elle devient omniprésente sur le terreau des pots de fleurs dans les jardinerie et dans les serres des jardins botaniques, où elle ne se développe que sous une forme dioïque.

7.8.2– En zone rurale

Développées aux étages inférieurs de végétation, les activités agricoles maintiennent une ouverture du milieu et réduisent la concurrence des plantes vasculaires, offrant la possibilité aux bryophytes de coloniser temporairement ces biotopes instables. Dans les champs moissonnés et laissés en jachère pendant l'hiver, *Bryum argenteum* est une espèce constante et ubiquiste. Elle est accompagnée par de petites entités qui proviennent du démantèlement systématique du complexe *Bryum erythrocarpon*, avec en particulier *Bryum rubens* et *Bryum klinggraeffii*. À ce cortège de bryothérophytes se joignent

assez fréquemment *Pottia truncata*, *Phascum cuspidatum*, *Ephemerum minutissimum*.

Avec la décalcification de l'horizon superficiel du sol, la bryoflore s'enrichit des thalles de *Riccia glauca* et d'*Anthoceros agrestis*.

Dans les pâturages d'altitude, en milieux tourbeux où paratourbeux, les reposoirs des bovins, situés sous le couvert de bosquets de résineux, se couvrent parfois de populations éphémères de *Tayloria tenuis* et sur les bords des sentiers de randonnées, au travers des pelouses subalpines, l'érosion met à nu la terre argileuse, dont la reconquête végétale est assurée par la variété *graeffii* de *Ceratodon purpureus*.

Les limites de propriétés sont encore matérialisées par endroits par l'édification de murs en pierre sèche (murs). Ces constructions offrent un support à la colonisation par des mousses calcicoles très communes, telles que *Ctenidium molluscum*, *Cirriphyllum tommasinii*, *Plagiochila porelloïdes*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Dicranum scoparium*... où s'associent les grands thalles du lichen *Peltigera canina*. Au niveau des pelouses sommitales, cette florule bryophytique s'enrichit avec l'apparition de *Syntrichia norvegica*, *Bryum elegans*, (sous différentes petites variétés), *Ptychodium plicatum*, *Lescurea incurvata*, *Pseudoleskeella catenulata*, *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*...

Les joints terreux des murs de soutienement du vignoble, lorsqu'ils ne sont pas traités par des produits phytocides, sont colonisés par des touffes de *Weissia controversa*. Cette bryoflore a beaucoup régressé, mais renferme encore des taxons menacés comme *Tortula inermis*.

Regard d'ensemble sur les bryophytes du canton de Neuchâtel (CH). Jean-Claude Vadam



Gilles Bailly



Cliché 5 : *Marchantia polymorpha* avec gamétangiophores mâles.

Cliché 6 : *Buxbaumia viridis*.



Gilles Bailly

Regard d'ensemble sur les bryophytes du canton de Neuchâtel (CH). Jean-Claude Vadam



Eric Berger

▲ Cliché 7 : ourlet montagnard acidiphile avec *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus loreus*, *Plagiochila asplenoides* et *Thuidium tamariscinum*.

▼ Cliché 8 : *Campylopus introflexus*.



Gilles Bailly

Les travaux d'équipement avec leur corollaire de terres fraîchement remuées (accotements routiers, talus herbeux, fossés) sont le domaine de grandes mousses sociales, indifférentes à la nature chimique du substrat. Cosmopolite, et probablement espèce la plus répandue de la région, *Brachythecium rutabulum* offre une extrême plasticité qui lui permet de s'adapter à la plupart de ces milieux perturbés, où elle se présente sous des formes variées. *Oxyrrhynchium hians* est une autre bryophyte particulièrement fréquente des prairies naturelles et plus encore artificielles.

Les horizons argilo-limoneux des bermes de chemins agricoles et forestiers, les terres retournées par les travaux de construction portent une florule héliophile de sols dénudés où se rencontrent des espèces de communautés pionnières à nomades, telles que *Barbula unguiculata*, élément ubiquiste, *Barbula convoluta*, *Dicranella varia*, *Bryum caespiticium* et *Ceratodon purpureus*.

En forêt, les engins de travaux laissent subsister des ornières profondes dans les terrains souples, où l'eau séjourne temporairement. Les bryophytes recolonisent ces substrats ; s'installent de nombreuses hépatiques acidiphiles à acidiphiles, parmi lesquelles se rencontrent *Calypogeia azurea*, *Calypogeia fissa*, *Pellia epiphylla*, *Cephalozia bicuspidata*, *Jungermannia hyalina*, *Riccardia multifida*... *Dicranella heteromalla*, *Atrichum undulatum*, *Pleuroidium acuminatum* succèdent aux hépatiques pionnières.

Les emplacements de feux, stations riches en nitrates, accueillent une florule éphémère avant la reconstitution de la végétation détruite. La bryoflore se compose de bryothéro-

phytes où domine *Funaria hygrometrica*, qui s'associe à *Barbula convoluta*, *Bryum argenteum* et des champignons carbonicoles (*Myxomphalia maura*).

8– Les espèces rares ou protégées et les xénophytes envahissantes

Le maintien de la biodiversité passe par une prise de mesures de protection. Les menaces qui s'exercent sur les bryophytes sont surtout le drainage des milieux humides, la correction des cours d'eau, l'intensification des pratiques agro-forestières par les apports d'engrais, les activités de construction, les pollutions et les changements climatiques.

Pour l'ensemble de la flore bryophytique helvétique, 40 % des espèces sont considérées en danger. Cette situation préoccupante a nécessité l'établissement d'une Liste rouge pour les taxons les plus rares ou les plus menacés.

Les indications suivantes sur la fragilité des bryophytes sont extraites de cette liste, où quatre catégories ont été proposées suivant les situations rencontrées :

- extinction probable (Ex) ;
- menace d'extinction (E) ;
- en danger (V) ;
- rare (R).

Parmi ces espèces, des représentants de trois de ces catégories sont à signaler dans la dition étudiée :

● *Amblystegium saxatile* (R), circumboréale, hygrophile à hydrophile, est liée à la décomposition

de la litière de cypéracées en marécages et bas-marais oligotrophes. Sa protection se réalise par celle de ses habitats. L'espèce a été mentionnée autrefois par Ch. Meylan à La Vraconnaz et à La Chaux. Elle est actuellement présente dans la mare des Taillères à La Brévine ;

● *Bryum neodamense* (V), circumboréale, sa protection est liée à celle des fosses de régénération des tourbières exploitées jadis pour la tourbe. Elle avait été observée y a quelques années à la Sagne du Lieu.

● *Buxbaumia viridis* (V), circumboréale hygrophile, est menacée dans une grande partie de l'Europe. Les causes de disparition semblent liées aux modifications du régime forestier et à la pollution atmosphérique. La dernière observation de l'espèce dans le site du Creux du Van remonte déjà à une vingtaine d'années.

● *Calypogeia sphagnicola* (E), hépatique subcosmopolite, se raréfie sur l'ensemble de son aire par les drainages qui provoquent la disparition des milieux tourbeux. Ses populations sont en nette régression dans tout le Jura. Elle a été observée jusqu'à une date récente dans certaines gouilles de la tourbière des Ponts-de-Martel, sous sa forme submergée (var. *submersa*).

● *Catascopium nigratum* (V), circumboréale, hygro-neutrophile, est en danger, particulièrement dans son habitat principal que constituent les marais de pente en raison des travaux de drainage.

● *Cinclidotus fontinaloides* (V), circumboréale, hygro-indifférente, apparaît en danger en raison de la pollution de l'eau et de la modification des cours d'eau.

- *Fissidens grandifrons* (V). Euryméditerranéenne, hygro-indifférente, cette espèce vulnérable, des tufs actifs, souvent incrustée de calcaires est en forte régression. Elle fut mentionnée autrefois à Auvernier par Ch. Meylan, sous une forme immergée.
- *Frullania tamarisci* (V), élément circumboréal, apparaît en forte régression au niveau national dans toutes ses localités, surtout à proximité des zones très urbanisées. L'espèce ne semble pas particulièrement vulnérable dans les groupements corticoles des Gorges du Doubs et de la Poëta-Raisse.
- *Grimmia orbicularis* (V), euryméditerranéenne, connaît une incertitude quant à sa position de vulnérabilité. Elle est présente à basse altitude sur les calcaires exposés, en particulier à Cressier, Rocherfort-Chambrelien...
- *Lophozia obtusa* (V), espèce circumboréale est signalée comme menacée dans une grande partie de l'Europe en raison des modifications apportées à ses biotopes favorables, en particulier les drainages et le régime d'exploitation forestier.
- *Meesia uliginosa* (V) est une espèce holarctique qui paraît en voie de régression sans cause clairement identifiée. Elle se maintient sous sa forme *minor* sur l'humus brut de certaines anfractuosités soufflantes du pierrier du Creux du Van, dans la pessière naine établie au-dessus du pergélisol.
- *Paludella squarrosa* (V), espèce boréo-arctique, a été observée au XIX^e siècle dans la tourbière de la Vraconnaz par Lesquereux à la Brévine par Quélet et signalée aux Ponts de Martel par Chaillet et Lesquereux. Menacée dans toute l'Europe, elle est éteinte dans le canton de Neuchâtel.
- *Pleurochaete squarrosa* (V), euryméditerranéenne, xérophile et neutrophile, paraît en danger, sa raréfaction étant liée à la dégradation de la qualité de l'air.
- *Pohlia melanodon* (V), élément circumboréal, connaît aussi une position incertaine, tant pour son habitat que sur les menaces qui pèsent sur sa présence. Hygrophile, il couvre d'un léger revêtement quelques tufs près de la Baume du Four dans les Gorges de l'Areuse à Boudry.
- *Porella cordeana* (V), circumboréale, rare dans le massif du Jura, ne s'observe qu'en faibles populations à l'étage montagnard, parfois en situation corticole (surtout sur érable sycomore) et plus rarement sur rochers (paroi ruisselante de doline aux Brenets).
- *Rhynchostegiella curviseta* (V), élément hygro-neutrophile et euryméditerranéen sciaphile (roches carbonatées mouillées) reste assez rare au bord du lac et toujours en petites colonies.
- *Sphagnum capillifolium* var. *rubellum* (V), est une sphaigne de répartition circumboréale, dont le statut n'est pas sûr. Espèce pionnière dans la réalisation des formations turfifères, elle peut être menacée par des drainages, mais elle est encore commune aux Ponts-de-Martel.
- *Sphagnum cuspidatum* (V), espèce subcosmopolite avec des tendances atlantiques, son statut de vulnérabilité reste incertain. Élément pionnier dans la dynamique de colonisation de l'eau libre en tourbière, elle a souffert du vieillissement naturel de ses biotopes et des travaux de drainages. Elle reste présente dans les tourbières de la Brévine.
- *Sphagnum fuscum* (V), sphaigne de répartition circumboréale, presque en limite occidentale de son aire européenne, a régressé avec la destruction de beaucoup de ses biotopes, mais l'importance de ses stations (Ponts-de-Martel, vallée de la Brévine) est très grande. Le rôle du canton dans sa protection s'avère essentiel.
- *Sphagnum subnitens* (V), élément circumboréal, dont l'habitat majeur est constitué par des buttes rélictuelles dans les prairies hygrophiles mésotrophes, a régressé en raison des travaux de drainages, des labours intensifs et de la fertilisation artificielle des surfaces herbagères. Elle est encore présente au Chasseron et dans le synclinal de La Brévine, mais beaucoup plus rare dans la partie française du Jura.
- *Sphagnum tenellum* (V), dont le statut de vulnérabilité est douteux est une sphaigne de répartition sub-océanique. Son habitat en bordure des chenaux de tourbières matures ne supporte pas les drainages. Elle est encore bien représentée dans les formations tourbeuses de La Brévine.
- *Splachnum ampullaceum* (E), mousse coprophile de répartition circumboréale a été fréquente par le passé aux tourbières des Ponts-de-Martel et de la Vraconnaz. Elle est menacée d'extinction en Suisse par le changement des pratiques pastorales n'admettant plus les bovins en tourbière. Elle n'a pas été revue récemment dans le canton.

- *Tortula inermis* (V), euryméditerranéenne, encore commune dans les murs du vignoble de Cressier, est menacée de destruction par les traitements phytosanitaires.
- *Trichostomum brachydonitium* (V), espèce méditerranéenne-atlantique sensible à la pollution atmosphérique, est encore abondante dans les gorges de l'Areuse.
- *Trichostomum crispulum* (V), euryméditerranéenne, xérophile, calcicole, présente dans quelques fissures terreuses et abritées de la petite garide de Rochefort, pourrait être menacée par la disparition de ses biotopes en raison d'une extension des constructions urbaines.

Par ailleurs, l'apparition d'une xénophyte, *Campylopus introflexus* (cliché 8), potentiellement invasive est à signaler. L'espèce d'origine australe a été observée initialement en Europe dans le Sussex en Grande-Bretagne, dès 1941. Depuis elle n'a cessé de progresser et de gagner de nombreux pays européens : France (1954), Pays-Bas (1963), Belgique (1966), Allemagne (1967), Danemark (1968).

En Suisse, elle a été découverte en 1995 sur la tourbe nue en voie de minéralisation à la Vraconnaz ; en 1997, elle colonisait un front de taille dans la tourbière de la Brévine et son expansion se poursuit.

Espèce pionnière, elle résiste bien à la sécheresse ; favorisée par les perturbations anthropiques, elle concurrence les espèces autochtones pour réaliser des peuplements monospécifiques. Sa propagation est à surveiller et si possible à limiter.

Bibliographie

- AMANN J., 1922. Les mousses du vignoble de Lavaux. *Mémoires de la Société vaudoises des Sciences Naturelles*, 79 p.
- AMANN J., 1933. Flore des Mousses de la Suisse. *Révisions et additions. Mat. Fl. Crypt. Suisse*, VII (2), 186 p.
- AMANN J. & MEYLAN CH., 1918. *Flore des Mousses de la Suisse*. I. Tableaux synoptiques. Lausanne, Impr. Réunies S.A, 245 p.
- AMANN J., MEYLAN CH. & CULMANN P. F., 1918. *Flore des Mousses de la Suisse*. II. Bryogéographie. Lausanne, Impr. Réunies S.A, 414 p.
- ANTONY C., 1993. Sur quelques galles observées en 1992. *Bull. Soc. Hist. Pays de Montbéliard* : 135-136.
- AUGIER J., 1966. *Flore des bryophytes*. Paris, P. Lechevalier, 702 p.
- BAILLY G., 1997. *Détermination des mousses de Chalain 3*. In les sites littoraux néolithiques de Clairvaux-Lacs et de Chalain. Maison de Sciences de l'homme, Paris, vol. 1 : 277-282.
- BAILLY G., VADAM J.-C. & VERGON J.-P., 2004. *Guide pratique d'identification des bryophytes aquatiques*. DIREN de Franche-Comté, 158 p.
- BARDAT J. & HAUGUEL J.-C., 2002. Synopsis bryologique de la France. *Cryptogamie, bryologie*, 23 (4) : 279- 343.
- BÉGUIN C., 1972. *Contribution à l'étude phytosociologique et écologique du Haut-Jura*. Matériaux pour le levé géobotanique de la Suisse, fasc. 54, 190 p.
- BLANT M. & AL., 2001. *Le Jura*. Delachaux et Niestlé SA, Lausanne, Paris, 351 p.
- CAILLET M. & MOYNE G., 1980. Contribution à l'étude du genre *Octospora* Hedw. ex S.F Gray emend. Le Gal. *Bull. Soc. Myc. Fr.*, 96 (2) : 175-211.
- CAILLET M. & MOYNE G., 1987. Contribution à l'étude du genre *Octospora* Hedw. ex S.F Gray (Pézizales). *Bull. Soc. Myc. Fr.*, 103 (3) : 179-226.
- CAILLET M. & MOYNE G., 1987. Contribution à l'étude du genre *Octospora* Hedw. ex S.F Gray. *Écologie et morphologie. Soc. Myc. Fr.*, 103 (4) : 277-304.
- CAILLET M. & VADAM J.-C., 1997. Une association myco-muscinale : le *Mitruolo paludosae* - *Sphagnetum denticulati*. *Le Monde des Plantes*, 459 : 11.
- CAILLET M. & VADAM J.-C., 2004. *Mniaecia jungermanniae* (Fries) Boudier et *Mniaecia nivea* (Crouan) Boudier en Franche-Comté. *Bull. Féd. Myc. de l'Est*, 2 : 25-43.
- CAILLET M. & VADAM J.-C., 2006. Macromycètes des communautés myco-bryolichéniques du *Xerobromion erecti* et de l'*Alyso-Sedion* calcaricoles. *Bull. Féd. Myc. de l'Est*, 5 : 21-31.
- CRDP de Clermont-Ferrand, 1974. *Quelques aspects de la faune des mousses*, 104 p.
- CHIPON B., 2001. Inventaire des bryophytes du nord-est de la France (1^{ère} partie). *Bull. Soc. Hist. Pays de Montbéliard* : 93-159.
- CHIPON B., 2002. Inventaire des bryophytes du nord-est de la France (2^{ème} partie). *Bull. Soc. Hist. Pays de Montbéliard* : 91-170.
- CHIPON B., 2003. Inventaire des bryophytes du nord-est de la France (3^{ème} partie). *Bull. Soc. Hist. Pays de Montbéliard* : 49-144.
- CONTET M., 1979. Bryologie ? Pourquoi faire ? *Bull. annuel de la fédération Centre-Est d'Histoire Naturelle et de mycologie* : 34-37.
- DELARZE R., GONSETH Y. & GALLAND P., 1998. *Guide des milieux naturels de Suisse*. Delachaux et Niestlé SA, Lausanne, Paris, 415 p.
- ÉDITIONS CLUB JURASSIEN, 1985. *La Roche aux Noms*. Neuchâtel, 109 p.
- FAVRE J., 1948. *Les associations fongiques des hauts-marais jurassiens et de quelques régions voisines*. Matériaux pour la flore cryptogamique suisse, Berne, Impr. Büchler & Cie, 228 p.
- FRAHM J.-P & FREY W., 2003. *Moosflora*. Stuttgart, Verlag E. Ulmer, 538 p.
- FRELÉCHOUX F., 1993. Observation de deux Géoglossacées dans une

- tourbière franc-comtoise. *Bull. Soc. Hist. Nat. Pays de Montbéliard* : 19-26.
- GILLET F., 1986. *Les phytocoenoses forestières du Jura nord-occidental. Essai de phytosociologie intégrée.* Thèse de la faculté des sciences et des techniques de l'université de Franche-Comté, 604 p.
- GILLET F., ROYER J.-M. & VADAM J.-C., 1980. *Rapport concernant une étude monographique des tourbières de département du Doubs et du nord du département du Jura.* Laboratoire de Taxonomie expérimentale et de Phytosociologie, faculté des Sciences et des Techniques de l'université de Franche-Comté : 125-273.
- GROLLE R. & LONG D. G., 2000. Bryological Monograph. An annotated check-list of the *Hepaticae* and *Anthocerotae* of Europe and Macaronesia. *Journal of Bryology*, **22** : 103-140.
- HILL & al., 2006. Bryological Monograph. An annotated check-list of the mosses of Europe and Macaronesia. *Journal of Bryology*, **28** : 198 - 287.
- KRÄHENBÜHL CH., 1962. Le parc jurassien de la combe-Grède, Chasseral. *Actes de la Société jurassienne d'Emulation* : 3-48.
- LECOINTE A., 1979-1988. Intérêts phytogéographiques de la bryoflore normande : 1- les cortèges cosmopolite et méditerranéen s.l.; 2- le cortège atlantique s.l.; 3- le cortège circumboréal; 4- additions, corrections, spectres biogéographiques et écologiques. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, **107** : 61-70; **108** : 5-60; **109** : 55-66; **110/111** : 23-40.
- LECOINTE G. & LE GUYADER H., 2001. *Classification phylogénétique du vivant.* Belin, Paris, 543 p.
- MARSTALLER R., 1993. Synsystematische Übersicht über die Moosgesellschaften Zentraleuropas. *Herzogia*, **9** : 513-541.
- MATTHEY W., 1966. Observations écologiques dans la tourbière du Cachot. *Bull. Soc. Neuchâteloise des Sc. Naturelles*, **87** : 103-135.
- MATTHEY W., 1971. Signification de la butte à sphaignes dans l'évolution de la tourbière haute. *CR. Soc. Biogéographie*, **371-72** : 119 -130.
- MEYLAN CH., 1924. *Les hépatiques de la Suisse.* Zurich, Fretz Frères S.A., 318 p.
- MEYLAN CH., 1933. Supplément aux hépatiques de la Suisse. *Beitr. zur Krypto., Flora der Schweiz*, **7**, 186 p.
- MULLER S., 2001. *Les invasions biologiques causées par les plantes exotiques sur le territoire français métropolitain.* État des connaissances et propositions d'actions du Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement. Direction de la nature et des paysages, 171 p.
- OFFICE FÉDÉRAL DE L'ENVIRONNEMENT, DE LA FORÊT ET DU PAYSAGE (OFFEP), 1991. *Liste rouge des bryophytes menacées ou rares de la Suisse*, 59 p.
- PARISOD C. & STREIFF A., 2002. Contribution à l'étude de l'écologie de bryophytes dans les champs cultivés du Chablais vaudois. *Bull. Soc. Vaud Sc. Nat.*, **88** (1) : 1-47.
- POULAIN M. & MOYNE G., 1997. *Octospora borealis* (Eckblad) Caillet et Moyne. *Bull. Féd. Myc. Dauphiné-Savoie*, janvier : 144-147.
- RAMEAU J.-C., SCHMITT A., BIDAULT M. & GAIFFE M., 1980. Végétation et écologie des forêts comtoises. *Bull. Soc. Hist. Nat. Doubs et Univers* : 80-116.
- RICHARD J.-L., 1961. *Les forêts acidophiles du jura. Étude phytosociologique et écologique.* Matériaux pour le levé géobotanique de la Suisse, 38, 164 p.
- ROYER J.-M., VADAM J.-C., GILLET F., AUMONIER J.-P. & AUMONIER M.-F., 1978. *Étude phytosociologique des tourbières acides du Haut-Doubs. Réflexions sur leur régénération et leur génèse.* Colloques phytosociologiques, VII : 295-344.
- ROYER J.-M., GALLANDAT J.-D., GILLET F. & VADAM J.-C., 1979. *Sur la présence de groupements relictuels d'affinités boréoarctiques au niveau des marais tremblants (Scheuchzerietalia) du Jura franco-suisse.* Documents phytosociologiques, IV : 1081-1092.
- SUGNY D., 2004. Contribution à l'étude systématique et écologique des micromycètes parasites des plantes. Compte rendu du stage des Guinots (25). *Bull. Soc. Hist. Nat. Pays de Montbéliard* : 57-81.
- VADAM J.-C., 1979. De la fertilité de quelques bryophytes. *Bull. Soc. Hist. Nat. Pays de Montbéliard* : 61-76.
- VADAM J.-C., 1983. Les groupements muscinaux des escarpements et roches calcaires des environs de Montbéliard (Doubs). *Annales scientifiques de l'Université de Franche-Comté, Biologie végétale*, **4ème série**, (4) : 55 - 96.
- VADAM J.-C., 1994. La notion de muscinées et l'importance de ces végétaux dans l'Histoire Universelle des Plantes de Jehan Bauhin. *Bull de la Soc. Émul. Montbéliard*, **117** : 117-187.
- VADAM J.-C., 1999. *Studio sui campioni vegetali subfossili provenienti d'all'antica miniera di rame di campolungo, in la Miniera perduta.* Cinque anni di ricerca archeometallurgiche nel territorio di Bienno : 47-48 (traduction de M. Tizzoni).
- VADAM J.-C., 2003. Les bryophytes observées dans les fouilles de latrines du XVI^e siècle à Montbéliard. *Bull. Soc. Hist. Nat. Pays de Montbéliard* : 145-152.
- VADAM J. -C. & CAILLET M., 2001. Le *Ptychodio plicati* - *Lescureetum incurvatae*, une nouvelle association bryophytique des massifs montagneux calcaires du Jura et des Alpes. *Cryptogamie, Bryol.*, **22** (3) : 187-197.

