

P. 192

N° 8—10 B 1

OCTOBRE—DÉCEMBRE

1929

BULLETIN INTERNATIONAL
DE L'ACADÉMIE POLONAISE
DES SCIENCES ET DES LETTRES

CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES
SÉRIE B: SCIENCES NATURELLES (I)

CRACOVIE
IMPRIMERIE DE L'UNIVERSITÉ
1930



Publié, par l'Académie Polonaise des Sciences et des Lettres, sous la direction de
M. S. Maziarski. (Cracovie, Institut d'Histologie de l'Université, rue Wielopole 15).

Nakładem Polskiej Akademji Umiejętności.
Drukarnia Uniwersytetu Jagiellońskiego pod zarządem Józefa Filipowskiego

BULLETIN INTERNATIONAL
DE L'ACADÉMIE POLONAISE
DES SCIENCES ET DES LETTRES

CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES
SÉRIE B: SCIENCES NATURELLES (I)

ANNÉE 1929

CRACOVIE
IMPRIMERIE DE L'UNIVERSITÉ
1929

Table des matières.

| | Page |
|---|------|
| M. Thomaschewski: Pollenanalytische Untersuchung des Torfmoores Kalmusen in Pomerellen | 1 |
| S. Macko: Studien über die geographische Verbreitung und die Biologie von <i>Azalea pontica</i> L. in Polen (Planches 1—5) | 11 |
| Z. Wóycicki: Sur les cristalloïdes des noyaux et les »oléoplastes« chez <i>Ornithogalum caudatum</i> (Planches 6—9) | 25 |
| C. Kleist: Recherches phytosociologiques sur les tourbières de la région des dunes de la rive droite de la Vistule aux environs de Varsovie (Planches 10—13) | 41 |
| E. Majdecka-Zdziarska: <i>Galinsoga parviflora</i> Cav. et <i>Galinsoga hispida</i> Benth. (Planches 14—23) | 105 |
| B. F. Petschenko: Wenig bekannte und neue Wachstumsformen des <i>Bac. Megatherium</i> (De Bary) und seine Cytologie (Planches 24—27). | 141 |
| R. Kobendza et J. Motyka: La végétation des éboulis des Mots de S-te Croix (Planches 28—33) | 175 |
| M. C. Fuja: On the Formation and Development of Roots and Shoots on the Isolated Cotyledons of <i>Cucurbita</i> , <i>Cucumis</i> and <i>Lupinus</i> (Planches 34—37) | 209 |
| F. Poznański: Über die Raciborskische Nitrit- und Diazoreaktion der pflanzlichen Zellmembranen (Planche 38) | 219 |
| Z. Koehler (†): Sur les composés phosphorés des plantes. V. La solubilité des composés phosphorés des embryons de seigle | 237 |
| I. Turowska: Etudes sur les conditions vitales des bactéries ferrugineuses | 255 |
| M. Thomaschewski: Pollenanalytische Untersuchung der Moore Stangenwalde und Saskoschin im Gebiet der Freien Stadt Danzig (Planches 39—42). | 283 |
| T. Wiśniewski: Les association des Muscinées (Bryophyta) épiphytes de la Pologne, en particulier celles de la forêt vierge de Białowieża (Planches 43—52) | 293 |
| Wl. Szafer: The mountain element in the flora of the Polish plain. | 343 |

Table des matières

1 M. Thomsen: Die geographische Untersuchung des Polnischen
 11 K. Thomsen: Studien über die geographische Verbreitung und die Aus-
 23 W. Thomsen: Die geographische Verbreitung des Polnischen in
 41 G. Thomsen: Die geographische Verbreitung des Polnischen in
 103 H. Thomsen: Die geographische Verbreitung des Polnischen in
 141 J. Thomsen: Die geographische Verbreitung des Polnischen in
 175 K. Thomsen: Die geographische Verbreitung des Polnischen in
 209 M. Thomsen: Die geographische Verbreitung des Polnischen in
 219 K. Thomsen: Die geographische Verbreitung des Polnischen in
 237 J. Thomsen: Die geographische Verbreitung des Polnischen in
 255 M. Thomsen: Die geographische Verbreitung des Polnischen in
 288 T. Thomsen: Die geographische Verbreitung des Polnischen in
 298 W. Thomsen: Die geographische Verbreitung des Polnischen in
 313

Studja nad warunkami życia bakterij żelazistych. — Etudes sur les conditions vitales des bactéries ferrugineuses.

Mémoire

de M^{lle} **I. TUROWSKA**,

présenté dans la séance du 7 Octobre 1929, par M. Wl. Szafer m. t.

Introduction.

Le présent travail se propose d'étudier les conditions vitales des bactéries ferrugineuses en Pologne.

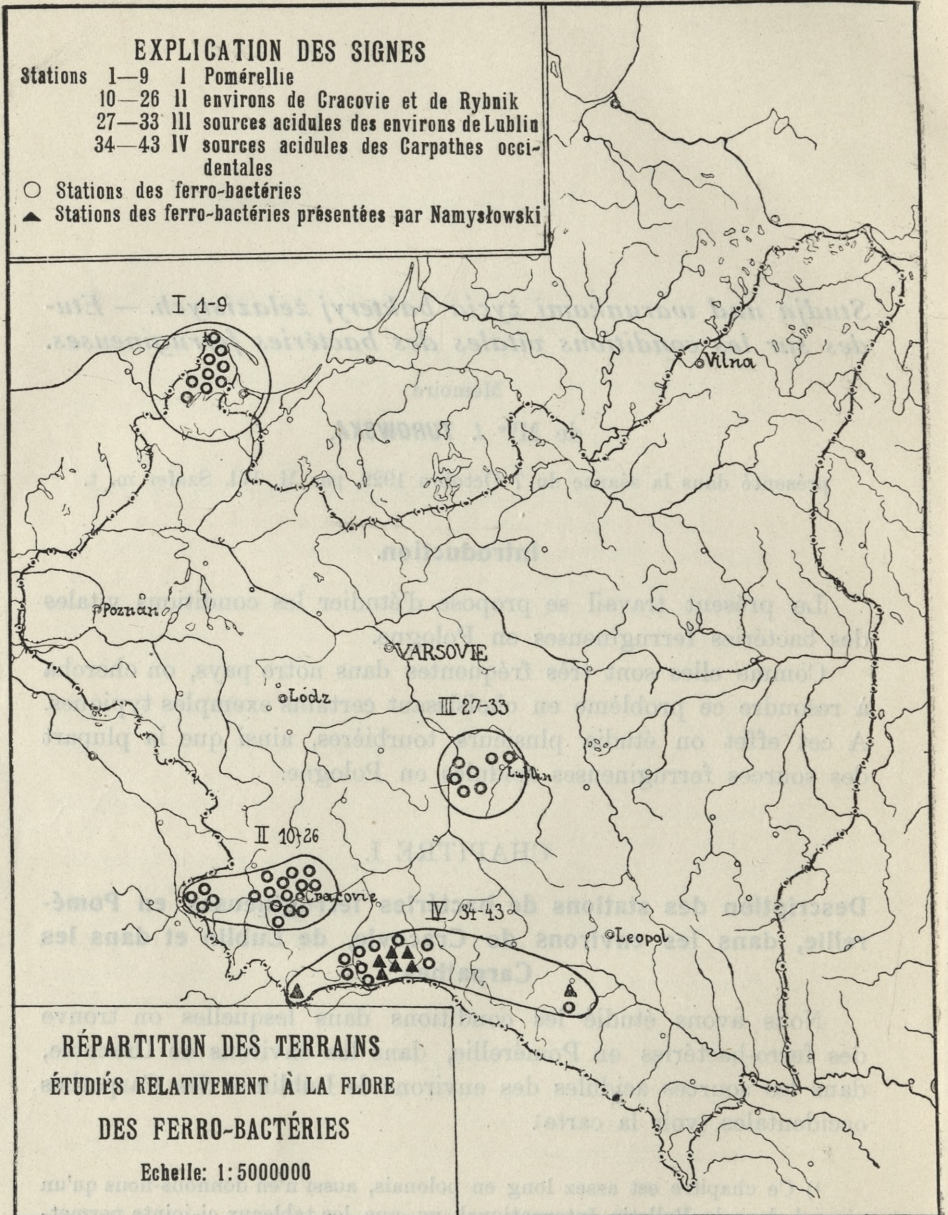
Comme elles sont très fréquentes dans notre pays, on chercha à résoudre ce problème en choisissant certains exemples typiques. A cet effet on étudia plusieurs tourbières, ainsi que la plupart des sources ferrugineuses acidules en Pologne.

CHAPITRE I.

Description des stations de bactéries ferrugineuses en Pomérellie, dans les environs de Cracovie, de Lublin et dans les Carpathes ¹⁾.

Nous avons étudié les conditions dans lesquelles on trouve des ferro-bactéries en Pomérellie, dans les environs de Cracovie, dans les sources acidules des environs de Lublin et des Carpathes occidentales (voir la carte).

¹⁾ Ce chapitre est assez long en polonais, aussi n'en donnons-nous qu'un résumé dans le Bulletin International, vu que les tableaux ci-joints permettent de le compléter. Nous avons négligé d'énumérer les plantes qui accompagnent les ferro-bactéries. On trouvera leur liste dans le texte polonais du présent travail.



A. Recherches en Pomérelle.

Les recherches sur les tourbières de la côte de la Baltique furent poursuivies en été, c'est-à-dire pendant la saison du plus faible développement des bactéries ferrugineuses. Néanmoins, nous pûmes observer leur présence dans 20% des eaux examinées.

Nous avons trouvé le plus souvent: *Leptothrix crassa*, dont la largeur des gaines atteint 18 μ , puis *Leptothrix ochracea*; *L. sideropons*, *Sideromonas confervarum* et *Siderocapsa Treubii* étaient plus rares.

Notons, que les ferro-bactéries, qu'on trouvait dans les prairies tourbeuses du littoral, ne passaient pas dans les petites baies marines voisines, quoique l'eau de mer y eût contenu d'assez fortes quantités de fer provenant des tourbières (3 mg. par litre).

Sur 44 portions d'eau, que nous avons examinées en Pomérelle, il y en avait 9 qui contenaient des ferro-bactéries. (Les eaux, dans lesquelles nous avons décelé des ferro-bactéries, correspondent aux stations pourvues de numéros sur la carte).

B. Recherches dans les environs de Cracovie.

Le vallon marécageux, s'étendant le long d'un ruisseau à proximité de Mydlniki, a été exploré pendant presque une année.

On pouvait trouver des bactéries ferrugineuses dans l'eau d'une réaction à peu près neutre, qui s'écoulait en menus filets des étangs et contenait 2 ou 3 mg. de fer par litre. (Les données ont été réunies dans les tableaux). On aurait cherché en vain ces bactéries dans l'eau dont la teneur en fer était inférieure. Elles étaient les plus nombreuses en automne et envahissaient des terrains de plus en plus humides dans le voisinage des étangs.

C'est précisément l'époque où *Leptothrix ochracea* et *L. trichogenes* atteignent le plus fort développement. Ces bactéries sont également très nombreuses en hiver (dans l'eau qui gèle, on les voit céder la place à *Gallionella ferruginea*).

Dans les conduites d'eau, qui alimentent la ville de Cracovie, dont l'eau contient 0.25 mg. de fer par litre, nous trouvons *Leptothrix ochracea* et *Gallionella ferruginea*. On observe cette dernière espèce dans les conduites plus profondes. *Leptothrix ochracea*, tirée des conduites d'eau, ne contient pas de fer dans la gaine pendant une période assez longue de son développement (Fig. 1).

Il s'agit donc d'expliquer comment cette espèce qui, suivant Cholodny, se nourrit d'une façon directe (autotrophique), s'alimente pendant cette phase de son existence¹⁾.

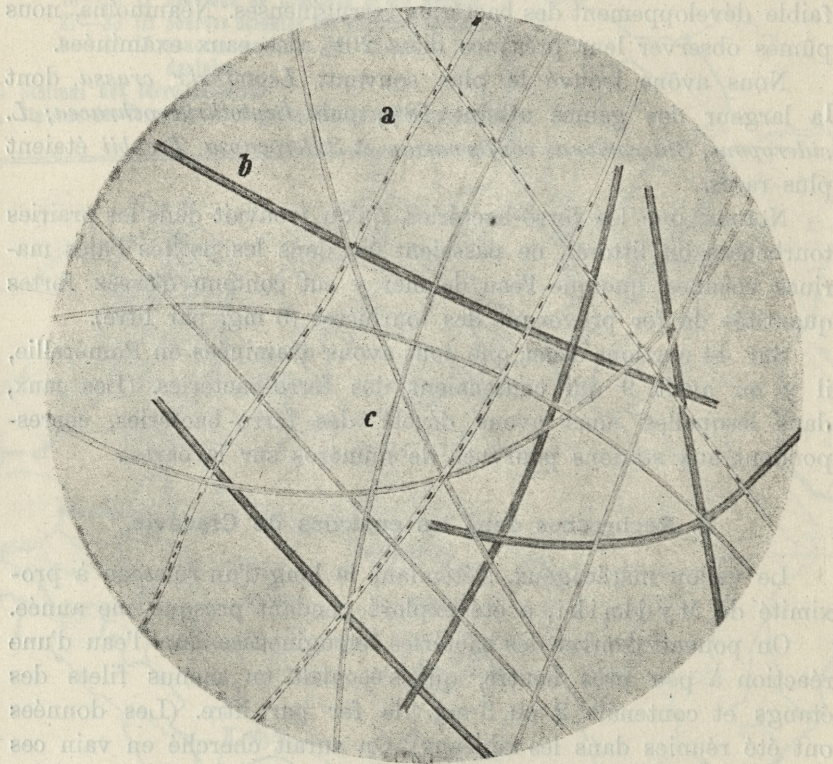


Fig. 1.

Leptothrix ochracea des conduites d'eau de Cracovie.

- a — filaments non incrustés de fer
- b — filaments normalement incrustés
- c — phase intermédiaire

Grossissement 630.

En observant la forme de *L. ochracea* qui vit dans les conduites d'eau de Cracovie, on est frappé par sa très grande res-

¹⁾ Notons que l'eau des conduites contient une faune assez riche de protozoaires. Elle doit renfermer par conséquent une certaine quantité de substances organiques. Nous avons réunis au n° 20 sur la carte et dans les tableaux, les données concernant les nombreuses portions d'eau provenant des conduites.

semblance avec *Lyngbya ochracea*. La diagnose que différents auteurs ont établi de ces espèces, nous permet de conclure que *L. ochracea* est un chaînon intermédiaire entre les ferrobactéries et les Cyanophycées. Nous serions en présence, du moins pour cette espèce, d'un exemple d'évolution rétrograde par perte progressive du principe colorant.

Une riche végétation de bactéries ferrugineuses a été observée dans les tourbières de Borek Fałęcki (*Leptothrix ochracea* et *Gallionella ferruginea* en hiver) ainsi qu'à Popielów (dans les environs de Rybnik en Silésie). Le PH du milieu s'élevait à 5.98—6.63 (voir les tableaux).

Sur 25 portions d'eau provenant des environs de Cracovie et de Rybnik, il y en avait 16 qui contenaient des ferro-bactéries.

C. Les sources acidules des environs de Lublin.

Des eaux ferrugineuses acidules assez faibles, dont la réaction est presque neutre, jaillissent à Nałęczów et à Sławinek dans les environs de Lublin (voir les données réunies dans les tableaux). Les alentours des sources et les eaux qui s'en écoulent, offrent des conditions vitales favorables au développement de *Leptothrix ochracea*, de *L. trichogenes*, de *Sideromonas confervarum* et de *Gallionella ferruginea* (cette espèce se développe en hiver). A mesure que les eaux sont plus pauvres en fer (voir les tableaux), on voit dépérir les ferro-bactéries.

Sur 15 portions d'eau provenant des environs de Lublin, il y en avait 7 qui contenaient ces microorganismes.

D. Les sources acidules dans les Carpathes occidentales.

Nous avons étudié la flore microbienne des sources acidules de: Krościenko, Szczawnica, Piwniczna, Głębokie, Żegiestów, Łomnica, Mikowa, Muszyna, Powroźnik, Krynica et Wysowa. Nous avons tenu compte également des recherches plus anciennes de Namysłowski (15) sur les sources de Szczawnik, Jastrzębik, Muszyna, Wapienne, Powroźnik, Krynica, ainsi que de la source froide de Mrażnica, dans les Tatras, et de la source dite »Naftusia« à Truskawiec, qui est censée contenir du pétrole.

Nous avons réuni dans les tableaux les résultats de l'analyse chimique des eaux provenant de ces sources, mais nous ne disposons pas encore de données relatives à toutes.

Le PH des eaux des sources acidules atteint environ 6 et la teneur en fer sous forme de bicarbonate varie de 10 à 90 mg. par litre (dans les sources d'eau ferrugineuse). Ainsi que les tableaux en fournissent la preuve, les ferro-bactéries ne se montrent que rarement dans les sources acidules, quoiqu'on puisse observer leur présence dans les fossés situés à proximité.

Sur 47 portions d'eau provenant des Carpathes occidentales, on put trouver les ferro-bactéries dans 16.

Namysłowski (15) n'a pas trouvé de ferro-bactéries dans les sources salines¹⁾. En effet, il n'y en avait dans aucune des 26 sources étudiées.

CHAPITRE II.

La flore qui accompagne les ferro-bactéries.

Il est possible de distinguer trois milieux différents dans les stations qu'occupent les ferro-bactéries. En effet, on les trouve dans les sources acidules, puis dans les tourbières, enfin dans les eaux ordinaires, riches en fer.

En caractérisant la végétation des sources acidules Namysłowski (16) dit qu'il s'agit là »d'une flore d'eau douce, appauvrie, comprenant surtout des espèces ubiquistes, mais privée d'espèces caractéristiques«.

Les Diatomées prédominent (en particulier l'espèce *Navicula mesolepta*); on trouve aussi plusieurs espèces appartenant au genre *Conferva*, enfin on voit des ferro-bactéries, lorsque le contenu de fer est suffisant.

Les sources acidules, riches en composants minéraux, sont en général pauvres en substances organiques. Au contraire, les tourbières les contiennent en abondance. Ce sont précisément ces substances, qui sous la forme d'acides humiques lient d'énormes quantités de fer.

¹⁾ Les sources salines, qui se distinguent par une forte concentration de leurs composants minéraux, contiennent parfois du fer en grande quantité.

D'après Uspensky (28), le contenu de Fe_2O_3 dans les tourbières des environs de Moscou, s'élevait à 50 mg. par l., le PH étant 4. On trouve le fer dans l'eau des tourbières en grande partie sous la forme des ions complexes.

La végétation des tourbières ferrugineuses ¹⁾ se compose d'espèces qui supportent facilement ces grandes quantités de fer.

Nous y trouvons des espèces du genre *Oedogonium* et *Conferva*, plusieurs Cyanophycées (*Oscillaria tenuis*!), de nombreuses Zygnemacées et Desmidiacées, des Diatomées, enfin quelques Flagellata p. ex. *Trachelomonas*.

Il est possible de distinguer certaines espèces sidérophiles, qui s'accommodent aussi bien des tourbières, que des sources ferrugineuses.

Les moyens de défense contre l'action nocive de l'excès de fer peuvent varier suivant les cas. Certaines espèces, telles que *Trachelomonas*, supportent une forte incrustation de $\text{Fe}(\text{OH})_3$. D'après Cholodny les *Conferves* vivent en symbiose avec les ferro-bactéries; grâce à l'intervention de facteurs inconnus, d'autres espèces tels que *Oscillaria tenuis* et les espèces *Zygnema* ²⁾ et *Spirogyra* ne contiennent pas de précipités de fer dans les membranes, malgré l'excès de ce métal dans l'eau où elles vivent.

Il faut observer que l'excès de fer, que contiennent les substances organiques, exerce sur les algues une action moins nocive, que le fer que renferment les composés minéraux. Uspensky en a fourni la preuve par le fait de comparer la façon dont certaines espèces disparaissent peu à peu dans les eaux ferrugineuses des sources et dans les tourbières. Il a montré également que les composés organiques exerçaient une action préservatrice dans les cultures, où elles peuvent réduire à un dixième l'action nocive du fer.

Les substances organiques »tamponnent« le fer et le maintiennent en solution. Au contraire le calcium, qui accompagne généralement en grande quantité (d'après Uspensky il y en a jusqu'à 38—60 mg. par l.) les combinaisons de fer dans les eaux, favorise la précipitation du $\text{Fe}(\text{OH})_3$.

¹⁾ Nous appellerons ainsi les tourbières riches en fer.

²⁾ Namysłowski (20) a trouvé l'espèce *Zygnema* sp. pourvue des anneaux bruns contenant du fer dans la source Slotwinka à Krynica. Il croit que ces anneaux sont un moyen par lequel l'organisme se défend contre l'excès de fer.

CHAPITRE III.

Le besoin de fer des bactéries ferrugineuses.

Le fer est le facteur de sélection pour la végétation des eaux riches en cet élément. Dans les milieux où les autres organismes doivent reculer ou disparaître, car ils sont incapables de supporter un excès de ce métal, on voit les ferro-bactéries pulluler et former parfois des cultures pures.

Les analyses entreprises en vue de doser le fer, intéressaient les eaux ordinaires, ainsi que celles des sources acidules. Elles ne comprenaient cependant pas les eaux des tourbières, car le fer y est souvent contenu sous la forme des ions combinés, de sorte qu'il ne peut être découvert par les méthodes colorimétriques, dont on s'est servi pour exécuter les analyses. Nous avons employé le colorimètre d'Altmann. Une portion d'eau, additionnée de 2 cm³ d'acide chlorhydrique et de 10 gouttes d'eau oxygénée à 3%, était traitée par 2 cm³ de sulfocyanure de potassium ferrique. Lorsqu'il y avait du fer, on voyait se manifester une coloration rouge que produisait le sulfocyanure ferrique. Comme l'intensité de la coloration était différente suivant la quantité de fer, on pouvait connaître la teneur en fer en mg., en se servant du tableau comparé qui indique le contenu de fer correspondant aux différentes nuances.

Nous apprenons par le tableau I que les ferro-bactéries ne pouvaient que très rarement être décelées dans l'eau, dont le contenu de fer était inférieur à 2 mg. par litre.

Si les ferro-bactéries peuvent vivre dans les conduites d'eau, où elles se contentent d'une quantité minime de fer, il ne faut cependant pas croire de ce fait que nous sommes en présence d'un exemple unique. En effet Schorler a trouvé *Gallionella ferruginea* dans les conduites d'eau qui alimentent la ville de Dresde, dont l'eau contenait 0.2—0.3 mg de FeO par litre. D'après Cholodny, ce phénomène peut se produire, parce que le courant rapide de l'eau fournit sans cesse ces quantités de fer, minimales en elles mêmes. Je pense qu'en dehors de ce facteur, nous pouvons avoir affaire à d'autres. Je crois en effet que le manque de lumière solaire est d'une très grande importance pour les bactéries ferrugineuses vivant dans les conduites d'eau. Ce manque arrête la décomposition du bicarbonate de fer (de

TABLEAU I.

Contenu de fer des eaux dans lesquelles on chercha à déceler des ferro-bactéries.

| Numéro d'ordre | Nom de la localité | Contenu de fer en mg. par l. | <i>Leptothrix ochracea</i> | <i>Leptothrix trichogenes</i> | <i>Gallionella ferruginea</i> |
|----------------|--|---------------------------------|----------------------------|-------------------------------|-------------------------------|
| 1 | Cracovie, conduites d'eau | 0.25 | + | — | + |
| 2 | Nalęczów, source »Zródło miłości« | 0.25? | + | — | — |
| 3 | Bochoznica | 0.2 | — | — | — |
| 4 | Borownica, puits | 0.3 | — | — | — |
| 5 | Ślawinek, source non ferrugineuse | 0.6 | — | — | — |
| 6 | Cynków | 0.7 | — | — | — |
| 7 | Mydlniki | 0.7 | — | — | — |
| 8 | Nalęczów, embouchure des eaux d'écoulement | 1 | — | — | — |
| 9 | Mydlniki | 1 | — | — | — |
| 10 | Głębokie | 1 | — | — | — |
| 11 | Muszyna, source dite »du marché« | 1 | — | — | — |
| 12 | Ślawinek (eau d'écoulement à une plus grande distance de la source) | 1.2 | — | — | — |
| 13 | Głębokie | 1.4 | — | — | — |
| 14 | » | 1.4 | — | — | — |
| 15 | » | 1.5 | — | — | — |
| 16 | Borownica (fossé) | 2 | + | — | — |
| 17 | Mydlniki | 2 | + | — | + |
| 18 | » | 2.5 | + | — | — |
| 19 | » | 2.5 | + | + | — |
| 20 | Szczawnica, source »Szymon«, eau d'écoulement | 2.8 | — | — | — |
| 21 | Głębokie | 3 | — | — | — |
| 22 | Podgórze (étang) | 3 | — | — | — |
| 23 | Krościenko, source »Stefan« | 3 | — | — | — |
| 24 | Łomnica fossé 1 | 3.5 | + | — | — |
| 25 | » 2 | 4 | + | — | — |
| 26 | Muszyna, source »Grunwald« | 4 | — | — | — |
| 27 | Mikowa (prairie) | 4 | + | — | — |
| 28 | Nalęczów, source »Celiński«, eau d'écoulement | 4 | + | — | — |
| 29 | Ślawinek (source ferrugineuse) | 4.5 | + | — | + |
| 30 | Szczawnica, source »Szymon« | 5 | — | — | — |
| 31 | Podgórze | 5 | — | — | — |
| 32 | Łomnica, source 7 | 6 | — | — | — |
| 33 | Mikowa (source) | 6 | + | — | + |
| 34 | Łomnica, source 3 | 6.5 | — | — | — |
| 35 | » 6 | 7.5 | — | — | — |
| 36 | Nalęczów, source »Celiński« | 8 | + | — | — |
| 37 | Łomnica, source 4 | 10 | — | — | — |

même que la précipitation spontanée du sesquioxyde ferrique hydraté) et permet ainsi aux bactéries ferrugineuses d'exploiter toute la quantité de ce composé.

Mes suppositions ont été confirmées par les recherches récentes sur le fer actif dont nous nous occuperons dans la suite.

Comment pourrait-on expliquer la présence de ferro-bactéries dans les eaux qui s'écoulent d'une des sources à Nałęczów, (voir dans les tableaux les données concernant la source appelée »Źródło miłości«¹⁾) dont le contenu de fer est minime?

Les précipités abondants qu'on observe dans les eaux d'écoulement²⁾ permettent de supposer que la quantité de fer est augmentée par le fer que contient l'eau du sol³⁾. Cette supposition est confirmée par le fait qu'à l'endroit où elles aboutissent à un ruisseau, c'est-à-dire à l'endroit où il n'y a ni précipité, ni ferro-bactéries, ces eaux contenaient 1 mg. de Fe par l.

On pourrait encore supposer, en suivant l'exemple de Chododny, que la rapidité du courant dont nous avons parlé auparavant est également appelée à jouer un rôle, d'autant plus que les eaux s'écoulent rapidement.

Le tableau I fournit la preuve qu'un contenu suffisant de fer dans l'eau, n'est pas l'unique facteur dont les ferro-bactéries ont besoin pour vivre. En effet, elles sont souvent absentes, surtout dans les eaux acidules, quoique le contenu de Fe y soit supérieur à 2 mg.

Le tableau III nous renseigne sur la teneur en fer de ces sources, dans lesquelles on le trouve sous forme de bicarbonate. Elle varie de 0.010 à 0.090 gr. par litre (10 à 90 mg.) sauf deux cas où elle est plus petite (la source »Źródło miłości« à Nałęczów et la source »Naftusia« à Truskawiec⁴⁾).

¹⁾ Dans le tableau II, nous trouvons deux données concernant la source »Źródło miłości«. La première (n° 36) concerne la source elle-même, la seconde (n° 37) l'eau d'écoulement.

²⁾ La riche végétation d'algues qui forment un enchevêtrement de filaments, est couverte d'une couche de précipité dans les eaux d'écoulement.

³⁾ Comme l'eau d'écoulement était extrêmement trouble, par suite des précipités qui y étaient suspendus, nous n'avons pu faire d'analyses exactes.

⁴⁾ Namysłowski a trouvé des ferro-bactéries dans la source »Naftusia«. Je n'ai pas fait de recherches sur cette source, aussi ne puis-je guère donner une explication de ce phénomène. Nous avons déjà parlé de la source »Źródło miłości«.

Le bicarbonate de fer contient $\frac{1}{3}$ de Fe, car le poids moléculaire de ce composé est de 178 et le fer y est représenté par 56 (poids atomique de Fe).

Notons encore que le contenu de fer est pareil dans les deux parties *a* et *b* du tableau III, où nous avons réuni dans l'une (IIIa) les sources acidules dans lesquelles on a observé la présence des ferro-bactéries, tandis que l'autre (IIIb) énumère les sources où elles sont absentes. L'absence de ces microorganismes dans la majorité des sources acidules, est par conséquent un problème complexe que nous tâcherons d'élucider dans la suite.

D'après Cholodny, les quantités de bicarbonate ferreux les plus favorables au développement des ferro-bactéries, varient de 10 à 30 mg. Cette observation s'accorde bien avec les miennes, évidemment si nous n'oublions pas qu'une quantité suffisante de Fe ne saurait décider à elle seule du développement de ces microorganismes.

Lieske a observé un développement vigoureux des ferro-bactéries dans des solutions nutritives, auxquelles il ajoutait jusqu'à 100 mg. de FeCO_3 ; aussi Cholodny a-t-il raison de dire que ces microorganismes se distinguent par une adaptation au fer qui varie entre de très larges limites.

Comme nous l'avons déjà dit, nous n'avons pas fait de recherches sur le contenu de fer dans les eaux des tourbières, néanmoins nous avons mentionné qu'elles se distinguent par une forte teneur en ce métal. La question se pose de savoir, sous quelle forme les ferro-bactéries assimilent le fer de ces eaux. D'après les expériences exécutées par Lieske dans son laboratoire, nous savons qu'elles réclament du carbonate ferreux.

Nous trouvons le fer dans les tourbières, surtout dans les composés organiques, c'est-à-dire nous le voyons lié aux substances humiques. Je suppose toutefois que les bactéries ferrugineuses se pourvoient de $\text{Fe}(\text{HCO}_3)_2$ dans les tourbières, car les humates ferreux se transforment probablement en bicarbonate ferreux. Cette supposition s'appuie sur une observation d'Oden (22), suivant laquelle les humates de fer s'oxydent 10 fois plus rapidement que ceux des autres métaux. A la suite de cette oxydation ils se transforment en CO_2 ou plutôt en $\text{Fe}(\text{HCO}_3)_2$.

Le fer est appelé à jouer un rôle important dans le règne animal et dans le règne végétal où il remplit les fonctions d'un

agent oxydant; aussi ne saurions-nous nous étonner que les ferro-bactéries en profitassent pour accomplir des processus d'oxydation. Ce rôle privilégié du fer est confirmé par les recherches de Baudisch et Welo sur le fer actif (cité d'après Kramsztyk, 7).

Comme les eaux minérales artificielles et les eaux éventées n'ont pas les mêmes propriétés thérapeutiques que les eaux puisées à la source, on s'attache à étudier les composés de fer qu'elles contiennent.

Depuis le XVIII s., l'action du fer a été considérée comme miraculeuse, ainsi qu'en témoignent les paroles suivantes de Boerhave: »In ferro est aliquid divinum«.

Baudisch et Welo ont remarqué que le bicarbonate ferreux de l'eau puisée à la source, ainsi que ce composé dont on vient de faire la synthèse dans une éprouvette, agit pendant un certain temps (dans le premier cas pendant quelques heures, dans le second durant quelques minutes), comme une catalase, c'est-à-dire décompose H_2O_2 et O_2 . Cette substance donne aussi la réaction de la benzidine (coloration bleue de la benzidine dans l'eau oxygénée) pareillement à la peroxydase.

Le bicarbonate ferreux cède dans ce cas son oxygène, comme le fait également le sang, qui agit d'une façon analogue sur la benzidine. Les auteurs que nous venons de nommer, considèrent en quelque sorte les composés actifs du fer, comme la »forme primitive du sang«.

Les composés actifs du fer produisent des effets étonnants lorsqu'on s'en sert comme remèdes. D'après Baudisch et Welo il faut chercher la différence entre les composés actifs et les composés inactifs du fer dans leur structure chimique. Cette structure est évidemment instable, si les composés actifs se transforment en inactifs. Comme nous l'avons dit, la lumière solaire hâte cette transformation.

Pour revenir aux questions qui nous occupent pour le moment, je pense que le bicarbonate ferreux est actif *in statu nascendi* et que celui qui contiennent les sources acidules l'est évidemment aussi.

CHAPITRE IV.

L'acidité.

La quantité des composés de fer dissoute dans l'eau, dépend de la concentration des ions d'hydrogène de la solution. Plus l'aci-

dité augmente, plus la quantité de fer est forte; au contraire lorsque l'eau devient alcaline, le fer est précipité sous forme de $\text{Fe}(\text{OH})_2$ et de $\text{Fe}(\text{OH})_3$. Il est possible de déterminer pour chaque métal l'intervalle de l'acidité nécessaire à sa précipitation dans la solution.

Voici quelques exemples d'après Mevius (11):

| | | |
|-------------------|---------|------------|
| | Al (pH) | 2.6—3.7—5 |
| | Mg | 6.7—8.1—11 |
| sous forme de sel | Zn | 2.7—4.3 |
| d'acide phospho- | Ni | 4.0—5.7 |
| rique | Co | 4.0—5.7 |
| | Ba | 4.7—5.9 |
| | Ca | —11— |

Le fer bivalent sous forme de FeSO_4 , est précipité comme $\text{Fe}(\text{OH})_2$, lorsque PH correspond à 7; le fer trivalent, comme $\text{Fe}(\text{OH})_3$, lorsque la concentration des ions d'hydrogène équivaut à 3—6. Je pense que les chiffres indiqués ci-dessus permettent de se rendre compte de l'importance du fer bivalent¹⁾, qui se maintient plus longtemps en solution, lorsqu'il s'agit d'expliquer la circulation du fer en général et de définir le rôle qu'il joue dans les processus vitaux. On pourrait supposer également que les métaux précipités en présence de PH équivalant à 7 ou à une valeur plus élevée, jouent le plus grand rôle en biologie, car ils peuvent exister à l'état de sels solubles, dans les milieux dont l'acidité est la plus appropriée au développement des êtres vivants.

Les plantes aquatiques sont adaptées dans le milieu où elles vivent à une concentration des ions d'hydrogène, qui varie entre certaines limites, et peuvent régler dans une certaine mesure l'acidité de leurs cellules indépendamment du milieu.

Notons que les acides et les bases, dont l'action est moins énergique, pénètrent beaucoup plus rapidement dans les cellules, que les acides et les bases à action forte. Ainsi une solution de $\text{NaOH } \frac{1}{4}n$ pénètre 50 fois plus lentement dans le corps cellulaire qu'une solution de NH_3 dont la concentration est pareille.

¹⁾ En dehors de la capacité d'oxydation.

Certains acides ne pénètrent dans la cellule que lorsque la concentration des ions d'hydrogène ne dépasse pas certaines limites.

La présence de sels exerce de l'influence sur la perméabilité du protoplasme au H et à l'OH, mais à l'inverse on put observer que la perméabilité aux sels augmente en présence de ions OH. Lorsque les ions d'hydrogène sont en petites quantités, on voit la perméabilité diminuer, toutefois elle augmente lorsqu'ils sont nombreux. La température agit dans le sens d'une augmentation de la perméabilité aux ions d'hydrogène.

Les bactéries évitent en général les milieux acides. Même les eaux des tourbières exercent sur la plupart une action nocive.

Les limites de l'acidité entre lesquelles la plupart des espèces pathogènes peuvent se développer, varie de 5.5 à 8.5. L'acidité la plus favorable à leur développement correspond à 7. Parmi les bactéries les plus résistantes à l'action des acides, nous voyons le bacille de Koch et le colibacille, qui supportent une acidité équivalant à 4.5. En ce qui concerne les ferro-bactéries, l'acidité est étroitement liée à la teneur en fer de l'eau.

Nous nous sommes servis de méthodes électrométriques pour déterminer le degré d'acidité, cependant lorsque leur application n'était pas possible, nous avons eu recours à la méthode colorimétrique de Gillespie. Nous avons réuni les résultats obtenus dans le tableau II et nous avons eu soin de les ranger d'après les valeurs croissantes du PH. Nous avons indiqué également dans le tableau, l'endroit d'où provenait l'eau, le mois où nous l'avons puisée, les traits distinctifs des stations des ferro-bactéries, le contenu de fer (nous n'avons pu le doser dans plusieurs cas), les principales espèces de ferro-bactéries, enfin le numéro des différents échantillons d'eaux. Seuls les échantillons qui contenaient des bactéries ferrugineuses, ont été pourvus de numéros. Les points d'interrogation placés à côté des noms des espèces, indiquent que ces ferro-bactéries ont été observées auparavant par Namysłowski et que l'auteur du présent travail n'a pas constaté leur présence au cours de ses recherches sur l'acidité des sources.

Le tableau II nous apprend que la fréquence de l'apparition des ferro-bactéries dans les sources et les tourbières, était la suivante: 4 fois sur 7 on les a trouvées lorsque le PH correspon-

TABLEAU II.

Détermination de la concentration des ions d'hydrogène des eaux dans lesquelles on cherche à déceler des ferro-bactéries.

| Numéro d'ordre | Nom de la localité | Acidité | <i>Leptothrix ochracea</i> | <i>Gallionella ferruginea</i> | Caractère de la station | Contenu de fer en mg. par l. | Numéro de la portion | Mois où a été prise la portion d'eau |
|----------------|--|---------|----------------------------|-------------------------------|--|------------------------------|----------------------|--------------------------------------|
| 1 | Łonnica, source n° 5 | 5·68 | — | — | source acide | — | — | X |
| 2 | Wysova, source »Olga« | 5·70 | — | — | » | — | — | VI |
| 3 | Mikowa | 5·88 | + | + | » | 6 | 39 | X |
| 4 | Wysova, source »Józef« | 5·93 | — | + | » | — | 41 | VI |
| 5 | Wysova, source »Rudolf« | 5·93 | — | — | » | — | — | VI |
| 6 | Popielów | 5·98 | + | — | tourbière | — | 25 | X |
| 7 | Borek Fałęcki | 5·99 | + | + | » | — | 22 | XII |
| 8 | Łonnica, source n° 7 | 6·00 | — | — | source acide | 6 | — | X |
| 9 | Powroźnik | 6·00 | — | + | » | — | — | X |
| 10 | Łonnica, source n° 2 | 6·04 | — | — | » | — | — | X |
| 11 | » n° 3 | 6·04 | — | — | » | 6·5 | — | X |
| 12 | » n° 4 | 6·04 | — | — | » | 10 | — | X |
| 13 | » n° 6 | 6·04 | — | — | » | 7·5 | — | X |
| 14 | » n° 7 | 6·08 | — | — | eau d'écoulement de la source acide | — | — | X |
| 15 | Powroźnik | 6·12 | + | — | » | — | — | X |
| 16 | Muszyna, source »Grunwald« | 6·12 | — | — | source acide | 4 | — | X |
| 17 | Wysova, source »Wanda« | 6·12 | — | — | » | — | — | VI |
| 18 | Krościenko, source »Stefan« | 6·14 | — | — | » | 3 | — | IX |
| 19 | Popielów | 6·17 | + | — | tourbière | — | 23 | X |
| 20 | » | 6·17 | + | — | » | — | 24 | X |
| 21 | Łonnica, fossé n° 1 | 6·21 | + | — | fossé | 4 | 35 | X |
| 22 | » n° 2 | 6·23 | + | — | » | 3·5 | 36 | X |
| 23 | Borek Fałęcki | 6·30 | — | — | tourbière | — | — | XII |
| 24 | Wysova, source »Bezimienny« | 6·32 | — | — | source acide | — | — | VI |
| 25 | Łonnica, source n° 1 | 6·33 | — | — | » | — | — | X |
| 26 | Wysova, source »Słony« | 6·30 | — | — | » | — | — | VI |
| 27 | Popielów | 6·51 | + | — | tourbière | — | 26 | X |
| 28 | Szczawnica, source »Szymon« | 6·48 | — | — | source acide | — | — | VI |
| 29 | Szczawnica, source »Szymon« | 6·60 | — | — | » | 5 | — | X |
| 30 | Borek Fałęcki | 6·63 | + | — | tourbière | — | 21 | XII |
| 31 | Mikowa | 6·81 | + | — | prairie | 4 | 40 | X |
| 32 | Szczawnica, source »Szymon« | 6·90 | — | — | eau d'écoulement de la source acide | 2·8 | — | X |
| 33 | Mydlmiki | 6·96 | + | — | eau d'écoulement d'un étang | 2·5 | 15 | XI |
| 34 | Cynków | 6·97 | — | — | source | 0·7 | — | VII |
| 35 | Nalęczów, source »Celiński« | 7·08 | + | — | source acide | 8 | 27 | VII |
| 36 | Nalęczów, source »Źródło miłości« | 7·09 | — | — | source | 0·25 | — | VII |
| 37 | Nalęczów, écoulement de la source »Źródło miłości« | 7·11 | + | — | eau d'écoulement de la source | 0·25? | 30 | VII |
| 38 | Sławinek | 7·10 | — | — | source | 0·6 | — | VII |
| 39 | Sławinek, source dite »ferrugineuse« | 7·11 | + | — | source acide | 4·5 | 32 | VII |
| 40 | Nalęczów, source »Celiński« | 7·13 | + | — | eau d'écoulement de la source acide | 4 | 28 | VII |
| 41 | Bohotnica | 7·15 | — | — | source | 0·2 | — | VII |
| 42 | Sławinek | 7·15 | — | — | eau d'écoulement d'une source acide | 1·2 | — | VII |
| 43 | Borownica | 7·15 | + | — | fossé | 2 | 34 | VIII |
| 44 | » | 7·15 | — | — | puits | 0·3 | — | VIII |
| 45 | Podgórze | 7·16 | — | — | étang | 3 | — | X |
| 46 | Cracovie | 7·17 | + | + | eau des conduites d'eau | 0·25 | 20 | X—VI |
| 47 | Mydlmiki | 7·17 | + | + | ruisseau | 2 | 16 | XII |
| 48 | Nalęczów, Bystra | 7·38 | — | — | embouchure de l'eau d'écoulement dans la rivière | 1 | — | VII |
| 49 | Mydlmiki | 7·60 | + | — | ruisseau | — | 17 | XII |
| 50 | Podgórze | 7·61 | — | — | étang | 6 | — | VI |

dait à 5·6—6; 4 fois sur 20, lorsqu'il équivalait à 6·0—6·5; 4 fois sur 6 quand il s'élevait à 6·5—7, enfin 9 fois sur 11, lorsque la concentration des ions d'hydrogène était de 7 à 7·6. Les ferro-bactéries furent par conséquent observées le plus souvent lorsque la réaction se rapprochait de la neutre.

Si nous résumons les résultats de nos recherches, nous voyons que les ferro-bactéries furent trouvées dans des milieux dont l'acidité correspond de 5·88 à 7·60.

Comme Uspensky les a trouvées dans les environs de Moscou dans des milieux dont le PH s'élevait à 7·80, nous pouvons fixer à 5·88 et à 7·80 les limites entre lesquelles elles peuvent vivre.

On ne saurait évidemment exclure la possibilité que les ferro-bactéries pussent vivre au delà de ces limites.

Citons à présent l'opinion d'autres auteurs sur le problème de l'acidité. Molisch (14) affirme que les ferro-bactéries ne peuvent vivre dans les eaux dont la réaction est alcaline ou neutre. Il est probablement arrivé à cette conclusion, en observant des cultures qu'il a dû acidifier pour maintenir de fortes quantités de fer dans la solution. D'après Cholodny (1), les ferro-bactéries vivent dans des milieux légèrement acides. Uspensky (28) qui a étudié la question du fer, considéré comme agent qui contribue à la pullulation des algues, a dû également s'occuper du problème de l'acidité. Quoiqu'il n'eût pas fait de recherches sur les ferro-bactéries, cependant il avait souvent l'occasion de les observer. Il a abouti à la conclusion que ce sont des organismes neutrophiles. Les conditions les plus favorables à leur développement correspondaient à 6·7 pour *Gallionella* et à 7·3 pour *Leptothrix*.

Comme nous l'avons déjà dit, nous avons trouvé le plus souvent les ferro-bactéries, lorsque la réaction du milieu était à peu près neutre, toutefois, lorsque nous les avons observées dans des milieux dont le PH se rapprochait de 6, elles se développaient vigoureusement. Il semble par conséquent probable que dans les cas cités dans le présent travail, l'apparition plus rare de ces microorganismes dans des milieux dont l'acidité correspond à 6, ne s'explique pas par celle-ci, mais qu'elle est le résultat d'autres facteurs. Nous pensons en particulier à l'eau des sources acidules, dont nous avons donné un grand nombre d'analyses.

Nous pouvons conclure par conséquent, que les limites entre lesquelles se développent les ferro-bactéries correspon-

dent à celles de la précipitation du fer bivalent. Autrement dit, elles peuvent se développer dans les milieux où à côté de ions de OH, on trouve des ions de Fe, mais où ceux-ci peuvent être précipités étant devenus instables. La précipitation est liée aux fonctions vitales des ferro-bactéries, aussi ne peuvent-elles pas se développer dans les milieux où une forte acidification empêche la précipitation de $\text{Fe}(\text{OH})_2$, ni dans les milieux où une alcalinisation excessive fait se dégager le fer sans qu'elles prennent part à ce processus.

Les quantités de composés de fer dissoutes dans l'eau, dépendent évidemment du degré d'acidité, aussi n'est-il pas douteux que les ferro-bactéries réclament d'autres quantités de fer lorsque le PH correspond à 6, que lorsqu'il équivaut à 7.

Dans les eaux dont la réaction se rapprochait de la neutre, il leur suffisait d'un contenu de 2 à 3 mg. de Fe par litre, tandis que dans les eaux légèrement acides, dont le PH se rapprochait de 6, nous les avons trouvées lorsque le contenu de fer variait entre 6 et 10 mg.

CHAPITRE V.

La concentration des composants minéraux.

Lorsque nous étudions les conditions dans lesquelles les ferro-bactéries font leur apparition, nous sommes souvent frappés par leur absence dans les milieux où nous nous attendions à les trouver. C'est p. ex. le cas dans la plus grande partie des sources acidules où la quantité de fer et le PH devraient permettre de supposer leur présence.

Même si nous voulions expliquer le manque de ferro-bactéries par des conditions locales, défavorables à leur développement, (encaissement des sources) ou par un arrêt de la végétation, ou enfin par leur destruction par des pluies violentes, — nous n'aurions pas encore épuisé toutes les possibilités qui rendent compte de leur absence.

D'ailleurs la température, qui ne change que peu dans les sources acidules dans le courant de l'année, crée des conditions vitales

plus ou moins stables. Quant aux changements saisonniers, ils ont de l'importance surtout dans les terrains marécageux.

On pouvait observer à Łomnica une flore très riche de ferro-bactéries dans les fossés environnants et leur absence dans les sources acidules. Cette observation nous fait supposer qu'en dehors de l'acidité, du contenu de fer, des conditions locales et de la température, il faut encore admettre l'intervention d'un autre facteur d'une grande importance pour le développement des ferro-bactéries. Ce facteur n'est autre que le degré de concentration des composants minéraux dans la solution.

Nous ne connaissons malheureusement pas la composition chimique de l'eau de certaines sources, dont nous avons étudié la flore, cependant les résultats des analyses ¹⁾ que nous avons réunis dans le tableau III a et b, nous autorisent à tirer quelques conclusions importantes. Dans le tableau III a, figurent les sources acidules dans lesquelles nous avons trouvé des ferro-bactéries ²⁾. Elles sont au nombre de neuf. Dans le tableau III b nous avons réuni les données, concernant seize sources acidules où nous n'avons pas découvert ces microorganismes.

En examinant le tableau III, nous ne tardons pas à nous apercevoir que les sources que nous avons nommées, se distinguent par une concentration relativement peu forte de leurs composants minéraux. Seules les sources »Słotwinka« à Krynica et »Józef« à Wysowa, constituent une exception à cet égard. D'après Namysłowski, l'eau de la source »Słotwinka« est mélangée avec de l'eau de source ordinaire, autrement dit, nous avons affaire ici à une eau minérale très fortement diluée; quant à la source »Józef«, son eau a également été étendue d'une autre eau, pendant les travaux d'encaissement entrepris à l'heure actuelle.

Nous avons rangé dans le tableau III b les sources qui, à quelques exceptions près, se distinguent par une forte concentration des composants minéraux ³⁾. Il résulte d'une série d'autres données que l'eau des quatorze sources à Łomnica et à Wysowa dont

¹⁾ Les chiffres dans les tableaux ne comprennent que deux décimales.

²⁾ Notons, comme digne d'attirer l'attention, le fait que l'eau de la plus grande partie des sources que nous avons nommées dans le tableau III a, contient certaines quantités de substances organiques.

³⁾ Ces sources contiennent des quantités de fer suffisantes au développement des bactéries ferrugineuses.

Composition chimique des sources acidules dans lesquelles furent trouvées des ferro-bactéries.

TABLEAU III a.

| Numéro d'ordre | Composé chimique en gr. par l. | Fe (HCO ₃) ₂ | Ca (HCO ₃) ₂ | Na HCO ₃ | Mg (HCO ₃) ₂ | Na Cl | KCl | Ca SO ₄ | Si O ₂ | CO ₂ | Matières organiques | Total des composés solides |
|----------------|-----------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|---------------------|-------------------------------------|--------|-------|--------------------|-------------------|-----------------|---------------------|----------------------------|
| 1 | Naleczów, source »Zródło miłości« | traces | 0-26 | 0-02 | 0-02 | — | 0-008 | 0-01 | 0-03 | — | 0-02 | 0-39 |
| 2 | Naleczów, source »Celnicki« | 0-027 | 0-23 | 0-02 | 0-01 | — | 0-001 | 0-008 | 0-03 | 0-19 | 0-33 | 0-38 |
| 3 | Slawinek, source »ferruginense« | 0-041 | 0-35 | 0-01 | 0-10 | — | 0-05 | — | 0-05 | 0-02 | 0-02 | 0-63 |
| 4 | Krynica, source »Jan« | 0-023 | 0-49 | 0-02 | 0-10 | 0-006 | — | — | 0-09 | — | — | 0-67 |
| 5 | Jastrzebik | 0-028 | 0-52 | 0-02 | 0-10 | traces | — | — | 0-03 | 2-07 | — | 0-71 |
| 6 | Truskawiec, source »Nafusia« | 0-003 | 0-38 | 0-14 | 0-02 | » | — | 0-02 | 0-01 | 0-07 | 0-03 | 0-74 |
| 7 | Krynica, source »Sydor« | 0-011 | 0-46 | 0-24 | 0-48 | » | — | 0-03 | — | — | — | 1-24 |
| 8 | Krynica, source »Slotwinka« | 0-017 | 0-53 | 0-57 | 0-73 | 0-01 | — | — | 0-02 | 1-95 | — | 1-90 |
| 9 | Wysowa, source »Józef« | 0-040 | 0-42 | 2-31 | 0-16 | 0-71 | 0-05 | 1-34 | — | — | — | 3-76 |

TABLEAU III b.

Composition chimique des eaux des sources acidules où l'on ne trouva pas de ferro-bactéries.

| Numéro d'ordre | Composé chimique en gr. par l. | Fe (HCO ₃) ₂ | Ca (HCO ₃) ₂ | NaHCO ₃ | Mg (HCO ₃) ₂ | NaCl | KCl | Na ₂ SO ₄ | KBr | SiO ₂ | CO ₂ | Total des composés solides |
|----------------|---------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|--------------------|-------------------------------------|--------|------|---------------------------------|-------|------------------|-----------------|----------------------------|
| 1 | Krynica, source »Janówka« | 0.028 | 0.44 | 0.02 | 0.09 | traces | — | — | — | 0.04 | — | 0.63 |
| 2 | » »Nitribit« | 0.016 | 0.94 | 0.06 | 0.24 | » | — | — | — | 0.02 | 0.73 | 1.26 |
| 3 | Głębokie » A | 0.011 | 0.54 | 0.61 | 0.15 | 0.02 | — | — | — | 0.01 | — | 1.26 |
| 4 | » » B | 0.014 | 0.44 | 0.84 | 0.28 | 0.02 | — | — | — | 0.02 | 1.10 | 1.73 |
| 5 | Szczawnica, source »Szymon« | 0.026 | 0.69 | 1.05 | 0.16 | 0.53 | 0.03 | 0.01 | 0.002 | — | 1.25 | 1.87 |
| 6 | Głębokie, source C | 0.011 | 0.54 | 1.00 | 0.28 | 0.03 | — | — | — | 0.02 | 0.50 | 1.89 |
| 7 | Muszyna, source »Grunwald« | 0.016 | 1.23 | 0.31 | 0.52 | — | — | 0.02 | — | 0.04 | 1.10 | 2.16 |
| 8 | Szczawnik | 0.014 | 0.61 | 1.20 | 0.33 | traces | — | — | — | 0.03 | — | 2.21 |
| 9 | Tylicz | 0.023 | 1.40 | 0.41 | 0.35 | » | — | — | — | 0.05 | 2.45 | 2.25 |
| 10 | Głębokie, source principale | 0.015 | 0.80 | 1.48 | 0.35 | » | — | — | — | — | 2.83 | 2.87 |
| 11 | Łomnica | 0.035 | 1.52 | 0.004 | 0.01 | 0.02 | — | — | — | 0.02 | 2.40 | 3.35 |
| 12 | Wysowa, source »Wanda« | 0.040 | 0.50 | 1.95 | 0.16 | 0.52 | 0.04 | 0.07 | 0.005 | — | 1.22 | 3.39 |
| 13 | Krościenko, source »Stefan« | 0.017 | 1.21 | 2.54 | 0.50 | 2.51 | 0.01 | — | — | — | 2.07 | 3.94 |
| 14 | Szczawnica, source »Jan« | 0.025 | 0.80 | 2.58 | 0.29 | 1.00 | 0.06 | — | — | — | 1.76 | 4.78 |
| 15 | Wysowa, source »Rudolf« | 0.090 | 0.69 | 3.27 | 0.28 | 0.85 | — | 0.07 | 0.02 | — | 1.53 | 5.32 |
| 16 | Wysowa, source »Słony« | 0.013 | 0.82 | 6.27 | 0.26 | 2.03 | 0.03 | 0.07 | 0.008 | 0.001 | 0.92 | 9.53 |

nous ne connaissons pas la composition et où les recherches floristiques ont donné des résultats négatifs, contient également des composés minéraux fortement concentrés. Il est donc permis de supposer que cette forte concentration constitue un obstacle au développement des ferro-bactéries, quoique seules les cultures puissent confirmer une supposition pareille.

Il ne s'agit évidemment pas seulement du chiffre qui exprime la concentration des composants minéraux, mais surtout de la qualité des ions et de leurs rapports réciproques dans la solution. Nous savons en effet que certaines combinaisons de ions exercent une action toxique sur les plantes, tandis que les ions isolés sont privés de cette propriété. Certains ions peuvent affaiblir, respectivement renforcer l'action d'autres ions dans la solution. Je crois par conséquent qu'une forte concentration ne peut que compliquer les choses et qu'elle crée des conditions qui rendent difficile le développement de certaines espèces de plantes.

Il est encore plus probable que l'absence des ferro-bactéries dans les sources salines s'explique par les mêmes raisons, quoique le fer puisse s'y trouver en assez grande quantité. Voulant étayer ces suppositions par des preuves, nous donnons les résultats des recherches que Cholodny entreprit en 1926 sur les sources ferrugineuses de Caucase. Malgré l'abondance de fer, les ferro-bactéries y étaient absentes. Cholodny explique cette absence par une concentration trop forte des composés minéraux (4 à 5 gr. par litre). L'absence de ferro-bactéries dans l'eau marine s'explique, suivant cet auteur, par trois causes différentes, notamment par la forte concentration du sel, par la valeur élevée du PH (7·8—8·3), enfin par le manque de $\text{Fe}(\text{HCO}_3)_2$.

J'ai déjà fait mention de l'absence des ferro-bactéries dans la Baltique polonaise. L'eau marine du golfe de Puck ne contient que 4·9—7·7 gr. de sel, mais cette concentration est trop forte pour les bactéries ferrugineuses.

Comparée à la teneur en composés minéraux des sources minérales et de l'eau marine, cette teneur est insignifiante dans les tourbières¹⁾. Les métaux sont le plus souvent liés aux substances

¹⁾ Je n'ai pas analysé les eaux des tourbières dans lesquelles j'avais trouvé des ferro-bactéries. Je veux cependant rapporter les résultats des

humiques. Les rapports physico-chimiques sont d'ailleurs différents, car certaines réactions des ions ne se produisent pas en présence de ces substances. Quant aux solutions, elles sont surtout colloïdales.

CHAPITRE VI.

La température et l'humidité.

On sait que les ferro-bactéries font le plus souvent leur apparition au commencement du printemps et en automne. Ch o l o d n y explique ce phénomène par la psychrophilie de ces microorganismes. U s p e n s k y considère le printemps et l'automne comme les saisons les plus favorables à leur développement, d'autant plus que les précipitations atmosphériques plus abondantes, respectivement la fonte des neiges, augmentent la circulation des eaux chargées de fer.

Inutile d'insister sur le fait, qu'une irrigation plus abondante permet aux ferro-bactéries de s'étendre dans des terrains nouveaux. C'était p. ex. le cas à Mydlniki, Mikowa etc.

L'acidification de l'eau à la surface du sol par les quantités de substances humiques en automne (putréfaction des feuilles et des plantes herbacées) est appelée à jouer un rôle important dans la mobilisation du fer.

Les ferro-bactéries supportent fort bien des températures relativement basses. On les voyait au mois de décembre à Mydlniki, sous la glace qui couvrait en partie les réservoirs d'eau. On les trouvait également à Borek Fałęcki ainsi que dans les sources acides de Sławinek et de Nałęczów, qui ne gelaient pas. Ch o l o d n y et Neumann ont enregistré des observations analogues. *Gallionella* se distingue par une plus grande résistance que *Leptotrix*, qui reculait devant elle dans l'eau couverte de glace.

D'après Molisch, la température la plus favorable au développement de *Gallionella*, correspondait à 6° C., cependant on la voyait parfaitement se développer à 0° C. Quant à *Leptothrix crassa* ¹⁾

recherches de Ramann (Intern. Mitt. für Bodenkunde) qui permettront au lecteur de se rendre compte de leur composition. Ainsi dans une tourbière basse, le total des composés minéraux s'élevait à 0.16452 gr tandis que celui des composés organiques correspondait à 0.27826.

¹⁾ Cholodny prétend que Molisch n'a pas cultivé *L. ochracea* et qu'il avait affaire à *L. crassa*.

en culture, cette température variait de 23° à 25°, et on pourrait en dire autant de *L. ochracea*. D'après mes observations enregistrées sur le terrain, je crois que la température la plus favorable au développement de *L. ochracea* est moins élevée.

L'apparition plus rare des ferro-bactéries est-elle une conséquence de l'intervention d'autres facteurs, ou s'explique-t-elle uniquement par une moindre humidité? Je suppose qu'il faut également tenir compte de l'insolation pour expliquer ce phénomène. En effet l'insolation accélère la transformation des composés actifs du fer en composés inactifs, transformation qui ne peut qu'entraver les processus de chimio-synthèse. Les températures relativement élevées augmentent en outre la perméabilité du protoplasma aux ions d'hydrogène, augmentation qui ne peut être favorable à la précipitation du fer.

CHAPITRE VII.

Les conditions locales.

Les ferro-bactéries affectent les flaques d'eau peu profondes ainsi que les fossés. Comme elles ont besoin du libre accès d'oxygène, elles se réunissent à la surface des eaux (la source de Slawinek offre un exemple classique à cet égard). Elles évitent les eaux dont le courant est très rapide et si on les y trouve, elles cherchent un abri entre les filaments enchevêtrés des algues. On les voit se réfugier dans les recoins des conduites d'eau et sous les croutes de rouille qui couvrent les tuyaux.

CHAPITRE VIII.

Le phénomène de la précipitation du fer dans les eaux ferrugineuses.

En étudiant la flore des eaux ferrugineuses, les observateurs s'intéressent toujours au problème de la précipitation du fer sur les membranes des organismes vivants (non seulement sur celles des ferro-bactéries), ainsi que sur les objets plongés dans l'eau.

On a avancé deux théories, dont l'une mécaniste, l'autre vitaliste, pour expliquer ce phénomène. Les partisans de la première tâchent de l'expliquer exclusivement par des facteurs physico-

chimiques, quant aux partisans de la seconde, ils admettent l'intervention active des plantes dans la plupart des cas observés. Ainsi Cholodny explique la précipitation du fer chez certains Protozoaires par des processus relevant de la chimio-synthèse. Naumann aperçoit dans les précipitations granuleuses du fer différentes formes de microorganismes qu'il appelle Monosidérocapsa et Polysidérocapsa. Il distingue à ce propos des organismes pouvant être déterminés du point de vue morphologique, et d'autres dont la détermination est impossible, distinction qui lui a valu les critiques d'autres auteurs. On tenta (Cholodny, Naumann), de ranger en série les différents facteurs dont l'intervention faisait précipiter le fer. On commença par conséquent par les facteurs mécaniques pour aboutir aux facteurs biologiques autotrophiques, en tenant compte des stades de l'union de plus en plus intime de la précipitation avec les processus vitaux ¹⁾. On peut se demander si l'oxydation du fer, considérée comme chaînon de l'ensemble des phénomènes producteurs d'énergie, est concevable dans le temps et si elle est possible comme processus d'adaptation dans l'évolution d'organismes plastiques, tels que les Cyanophycées, les Bactériacées et les Protozoaires. Il me semble que seule cette hypothèse peut expliquer le phénomène qui nous intéresse. La précipitation du fer serait donc en principe un processus mécanique et il faudrait considérer comme secondaire la part qui lui échoit dans les processus vitaux. Parmi les causes d'ordre physico-chimique qui accélèrent la précipitation du $\text{Fe}(\text{OH})_3$ sur les végétaux, nous devons nommer en premier lieu la différence des quantités d'électricité dont sont chargées les cellules végétales et les particules colloïdales de sesquioxyde ferrique hydraté, éparses dans l'eau. Les petites quantités de $\text{Fe}(\text{OH})_3$, appelées parfois par Naumann »Monosidérocapsa«, se forment le plus souvent autour de centres de coagulation, telles que les parcelles de suie etc.

Nous pouvons considérer la consistance gélatineuse de la membrane comme l'agent dont dépend la précipitation du $\text{Fe}(\text{OH})_3$ chez les plantes qui offrent cette particularité.

¹⁾ Nous ne voulons pas discuter plus longuement ces questions. Nous en avons parlé dans notre article »Sporne problemy w biologiji bakteryj zelazistych i siarczanych« (Les problèmes controversés dans la biologie des ferro-bactéries et des sulfo-bactéries). Kosmos B. 1929.

La nécessité de se défendre contre l'action nocive de l'excès de fer, a été peut-être l'agent principal dans l'évolution, qui a agi sur certains organismes dans le sens d'une utilisation de la précipitation dans les processus biologiques de chimio-synthèse. Cette façon de concevoir la question nous paraît admissible, surtout si nous ne perdons pas de vue le fait que dans la plupart des cas de symbiose, nous observons d'abord des phénomènes de défense, puis une adaptation ainsi que des profits, qui en résultent pour les deux organismes. Quoiqu'il s'agisse de phénomènes différents, les organismes peuvent cependant réagir d'une façon analogue.

L'origine de la limonite est étroitement liée à la précipitation du $\text{Fe}(\text{OH})_3$. Nous savons que les pays plus froids de la zone tempérée où les tourbières sont nombreuses p. ex. la Suède, la Norvège, le Danemark, la Finlande, l'Allemagne du Nord, la Pologne et la Lithuanie, sont les contrées où l'on trouve le minerai des marais en grande abondance. Inutile de dire que l'étendue des tourbières qui produisent le minerai des marais, diminue de plus en plus à la suite des travaux d'assèchement. La fréquence de ces tourbières en Pologne a eu une répercussion dans la toponomastique du pays; en effet nous connaissons 217 localités qui portent le nom de Ruda, 9 qu'on appelle Rudawa et 15 nommées Rudawka ¹⁾. Tous ces noms ou du moins une partie de ceux-ci, sont en rapport avec des marécages dans lesquels on trouvait du sesquioxyde ferrique hydraté, dont la couleur rappelle celle de la rouille. La plupart de ces noms a perdu actuellement sa signification d'autrefois, cependant on trouve encore en Pologne des minerais de prairie en voie de formation.

La question de savoir dans quelle mesure les ferro-bactéries prennent une part active à la formation des minerais, a été très discutée (Winogradsky, Molisch). Les gaines de ces microorganismes subissent des altérations avec le temps, de sorte qu'il n'est pas possible de se rendre compte de leur structure. L'absence de gaines ne constitue donc pas une preuve suffisante de l'absence des ferro-bactéries au moment où la couche de minerai était for-

¹⁾ Le mot »Ruda« provient en polonais de l'adjectif »rudy« dont la signification correspond à la couleur de la rouille.

mée. Les recherches sur les limonites jurassiques et triassiques ne sauraient par conséquent nous renseigner exactement sur cette question.

Conclusions.

1) Nous avons observé les bactéries ferrugineuses en Poméranie (tourbières du littoral), dans les environs de Cracovie, dans les sources acidules de la région de Lublin et dans celles des Carpathes occidentales. Nous avons trouvé 43 stations de ferro-bactéries. Nous avons également tenu compte des stations mentionnées par Namysłowski (1914) dans la région carpathique.

2) *Leptothrix ochracea* était l'espèce la plus répandue. Venaient ensuite: *L. crassa* et *Gallionella ferruginea*. On rencontrait plus rarement *L. trichogenes*, *Sideromonas confervarum* et d'autres espèces.

3) 37 portions d'eau dans laquelle on avait cherché à déceler des ferro-bactéries, ont été analysées en vue du dosage de fer. A l'exception de deux portions, dont l'une provenait des conduites d'eau qui alimentent la ville de Cracovie, on ne put trouver ces microorganismes dans l'eau dont la teneur en fer était inférieure à 2 mg. par litre.

4) L'absence de lumière solaire dans les conduites d'eau permet aux ferro-bactéries de s'y développer, quoique cette eau ne contienne que très peu de fer. Grâce à l'obscurité, les ferro-bactéries peuvent tirer profit du bicarbonate ferreux sous une forme active.

5) Les humates de fer s'oxydent dans les tourbières et passent en $\text{Fe}(\text{HCO}_3)_2$, qui sert d'aliment aux ferro-bactéries.

6) Nous avons déterminé la concentration des ions d'hydrogène dans 50 portions d'eau dans lesquelles nous cherchions à déceler des ferro-bactéries. Nous les avons trouvées dans les eaux dont le PH variait entre 5.88 et 7.60, le plus souvent lorsque la réaction était à peu près neutre. Les limites de la croissance doivent coïncider avec celles de la précipitation du fer bivalent, autrement dit, avec les limites dans lesquelles les ions de Fe peuvent coexister avec les ions de OH, mais où les premiers étant instables, ils peuvent être précipités sous l'action des microorganismes.

7) Lorsque l'acidité correspond environ à 7, des quantités de fer plus petites, s'élevant à 2—3 mg. se montrent suffisantes au

développement de ferro-bactéries; en revanche, lorsque le PH s'élève à 6, les quantités de fer varient de 4 à 10 mg.

8) Quoique l'eau des sources acidules contienne parfois des quantités de bicarbonate ferreux, qui dans d'autres conditions seraient très favorables au développement des ferro-bactéries et que l'acidité de ces eaux soit suffisante, on n'y trouve que rarement ces microorganismes. Il se pourrait que la forte concentration des composés minéraux et les réactions se produisant entre les ions dans la solution, créassent des conditions peu propices aux bactéries ferrugineuses.

9) L'absence des ferro-bactéries dans les sources salines (étudiées par Namysłowski), dont l'eau contient souvent de fortes quantités de fer, ainsi que leur absence dans les eaux du golfe de Puck, où la concentration des sels atteint 4.9—7.7 et la teneur en fer s'élève à 3 mg., s'explique de la même façon.

10) Les ferro-bactéries supportent bien des températures de 0° C. *Leptothrix ochracea* reculait devant *Gallionella ferruginea* dans les eaux en voie de se congeler. Les conditions de température, les plus favorables au développement de *Leptothrix ochracea*, ne correspondent probablement pas à 25° C. comme le prétendent les auteurs, mais bien à une température plus basse.

11) Le développement des ferro-bactéries, moins intense en été, est attribuable en premier lieu à la circonstance que les terrains marécageux sont plus secs pendant cette saison. Il s'explique ensuite par la forte insolation qui accélère la transformation des composés actifs de fer en composés inactifs.

12) L'utilisation de la précipitation du fer par certains organismes, qui en ont tiré profit pour accomplir leurs fonctions vitales, est peut-être un phénomène secondaire. On pourrait supposer que le besoin de se défendre contre des influences nocives, eût été le stimulus qui le premier a déclenché cette évolution. Comme le fer est un agent puissant d'oxydation, il se prête fort bien au rôle de facteur qui préside au processus de synthèse chimique.

13) Certaines ferro-bactéries sont certainement des formes intermédiaires qui relient ces microorganismes aux Cyanophycées. Nous pensons en premier lieu à *Leptothrix ochracea*, qui se distingue par des caractères très proches de *Lynghya ochracea*. La disparition progressive du pigment, semble indiquer que nous sommes en présence d'un cas d'évolution rétrograde.

14) Les bactéries ferrugineuses devaient être beaucoup plus répandues autrefois en Pologne. Les noms de 241 localités dont l'appellation provient du mot »ruda«, témoignent de la fréquence des terrains marécageux, riches en minerais des marais. A mesure que ces terrains ont été drainés et asséchés, le nombre des stations de bactéries ferrugineuses a peu à peu diminué.

J'ai pu entreprendre ces recherches grâce aux subsides que la Commission Physiographique de l'Académie Polonaise des Sciences et des Lettres a bien voulu m'accorder en 1927 et en 1928. Je les ai exécutées sous la direction de M^r le Professeur W. Szafer, auquel je suis profondément reconnaissante de ses précieux conseils. Je tiens également à exprimer ma profonde gratitude à M^{me} le Dr. H. Wołoszyńska à laquelle je dois de précieux renseignements concernant surtout l'algologie. Je dois encore remercier M^r le Professeur J. Włodek de m'avoir permis de me servir des appareils électrométriques de son institut et je m'empresse de remercier également M. M. les docteurs Strzemieński et Ralski, ses assistants, de m'avoir fourni les renseignements nécessaires concernant les mensurations électriques. Je suis profondément reconnaissante à M^r le Professeur Kreutz, qui a bien voulu mettre à ma disposition l'appareil d'Altmann, ainsi qu'au Dr. Szwarczewski qui m'a appris à m'en servir. J'exprime ma reconnaissance au Prof. L. Korczyński, auquel je dois d'avoir pu profiter de la littérature balnéologique, puis à M^r le docteur Mściwujewski, médecin à Muszyna, qui m'a donné des informations sur les sources acidules dans les environs de cette localité, ainsi qu'à M^r et M^{me} Mściwujewski, qui ont bien voulu m'offrir leur hospitalité. M^r l'Ingénieur Janikowski, Directeur de l'établissement des bains à Wysowa, qui m'a fourni certaines informations et a mis à ma disposition de l'eau des sources, a également droit à ma reconnaissance. Enfin je remercie la Direction de l'Etablissement de Wysowa de m'avoir hospitalièrement accueillie.

Institut de Botanique de l'Université des Jagellons à Cracovie. Juin 1929.

Bibliographie.

- 1) Cholodny N., Die Eisenbakterien. Pflanzenforschung Jena 1926. —
- 2) Cholodny N., Über sogenannte Eisenorganismen und die Naumannschen Methoden der Eisenbakterienforschung. Bot. Ges. 1928. Bd. 46. —
- 3) Cholodny N., Beobachtungen über die Mikroflora der Eisen- und Schwefelgewässer des Kaukasus. —
- 4) Cholodny N., Beiträge zur Oekologie der Eisenbakterien und der Frage der biochemischen Entstehung einiger Eisen-erze. — Mem. de la Cl. des Sciences Phys. et Mat. de l'Acad. des Scien. de l'Ukraine, Tome X. —
- 5) Früh J., u. Schröter. Die Moore der Schweiz. Bern 1904. —
- 6) Koczwara M., O biologicznem oczyszczaniu się wód. Przyroda i Technika 1927. —
- 7) Kramsztyk St., O wodach mineralnych sztucznych i żelazie aktywnem. Pamiętnik pols. Tow. balneologicznego, Kraków 1928. —
- 8) Kützing Fr., Tabulae Phycologicae. 1845—1849. —
- 9) Krzyżanowski K. J. Rozbiór chemiczny borowiny i wody dwu źródeł z okolicy Tylicza. Sprawozdanie komisji Fizjograficznej 1882. —
- 10) Krynica. Wyd. Państw. Zakł. Zdrój. Kraków 1927. —
- 11) Mevius W. Reaktion des Bodens und Pflanzenwachstum. Naturwiss. u. Landw. 1927 Heft II Freising-München. —
- 12) Miklaszewski. Powstawanie i kształtowanie się gleby. Prakt. Encyklop. Gosp. Wiejs. Warszawa 1922. —
- 13) Molisch H. Die Pflanze in ihrer Beziehung zum Eisen. Jena 1892. —
- 14) Molisch H. Die Eisenbakterien. Jena 1910. —
- 15) Namysłowski B. Mikroorganizmy galicyjskich szczaw i solanek. Spraw. Kom. Fizjogr. 1914. —
- 16) Namysłowski B. Mikroflora źródeł Podregłowych. Kosmos. 1922. —
- 17) Namysłowski B. Studja hydrobiologiczne. Poznań 1921. —
- 18) Naumann E. Untersuchungen über die Eisenorganismen Schwedens. Kungl. Svenska Vetenskapsak. Handlinger. Bd. 62. Stockholm 1921. —
- 19) Naumann E. Einige Grundlinien der regionalen Limnologie. Lunds Universitets Arskrift. 1921. —
- 20) Naumann E. Über den Begriff »Eisenorganismen«. Ber. der Deut. Bot. Ges. Bd. XLVI. Hft. 2. —
- 21) Naumann E. Siderogene Organismen und die Bildung von Seenerz. Ber. der deut. Bot. Ges. Bd. XLVI Hft. 2. —
- 22) Oden S. Die Hüminsäure. Kolloidchemische Beihefte. Bd. XI. Dresden 1919. —
- 23) Olszewski K. Rozbiór chemiczny wody mineralnej w Głębokiem ze czterech Zdrójów. Spraw. Kom. Fizjogr. 1881. —
- 24) Olszewski K. Rozbiór chemiczny wód mineralnych 16 zdrojów dotąd nie badanych znajdujących się w Krynicy, Jastrzębiku, Słotwinie, Szczawniku, Muszynie. Spraw. Kom. Fizjogr. 1882. —
- 25) Przewodnik po uzdrowiskach i letniskach polskich. Pod redakcją Cz. Rokickiego. Warszawa 1927. —
- 26) Szajnocha W. Atlasy geologiczne Galicji. Kraków. —
- 27) Szajnocha W. Źródła mineralne Galicji. Nakł. Ak. Um. Kraków 1891. —
- 28) Uspensky E. E. Eisen als Faktor für die Verbreitung niederer Wasserpflanzen. Jena 1927. —
- 29) Z dziejów dawnego i współczesnego Nałęczowa. Nałęczów. 1925.

Analiza pyłkowa torfowisk Szteǵwald i Zaskoczyn na terenie W. M. Gdańska. — Pollenanalytische Untersuchung der Moore Stangenwalde und Saskoschin im Gebiet der Freien Stadt Danzig.

Mémoire

de M. **M. THOMASCHEWSKI**,

présenté dans la séance du 2 Decembre 1929, par M. Wl. Szafer m. t.

(Planches 39—42).

Die Moore Stangenwalde und Saskoschin sind durch die Funde von fossilen Glazialpflanzen (*Betula nana*-Blätter, in Saskoschin 1892, in Stangenwalde 1899) durch H. Conwentz bekannt. (Amtlicher Bericht des Westpreußischen Provinzialmuseums 1899 Danzig). Diese beiden Moore sind nun pollenanalytisch untersucht worden.

Stangenwalde.

Lage: Das Moor Stangenwalde liegt 2 km südwestlich von der Oberförsterei Stangenwalde in einer Talmulde, die sich längs des Ostufers des Sommerkauer Sees zwischen den Dörfern Marschauerberg und Niedersommerkau dahinzieht. Das Moor liegt 172 m über dem Meeresniveau, ist ungefähr 1·5 km lang und an 300 m breit. Die umliegenden Höhen erheben sich mehr als 50 m über den Wasserspiegel des Sommerkauer Sees (170·6) und sind mit Mischwald bestanden (kuppige Grundmoränenlandschaft).

Vegetation: Nord- und Südteil des Moores sind durch planmäßige Melioration fast vollkommen in Wiesen- und Kulturland übergegangen. Nur der kleine Mittelteil zeigt noch charakteristische Moorvegetation, die aber durch neuere Aufforstungsversuche und Torfstich stark gelitten hat. Die Pflanzendecke bilden *Sphagnum*arten und Ericaceen: *Ledum palustre*, *Calluna vulgaris*, *Vacci-*

nium oxycoccus, *V. vitis idaea*, *V. myrtillus*. Zerstreut treten auf: *Betula pubescens*, *B. verrucosa*, *Pinus silvestris*, *Salix cinerea*, *S. repens*, *Eriophorum vaginatum*, *Drosera rotundifolia*.

Der Osthang der Talmulde ist mit Buchenwäldern bestanden. Sonst finden wir in der Umgebung Mischwälder, in denen vorherrschen: *Carpinus betulus*, *Fagus silvatica*, *Quercus pedunculata*; zerstreut kommen vor: *Pinus silvestris*, *Betula verrucosa*, *Alnus incana*, *A. glutinosa*, *Picea excelsa* (gepflanzt); *Corylus avellana* und *Rhamnus frangula* als Unterholz.

Aufbau des Moores: Das Moor wurde im Mittelteile an zwei Stellen erbohrt und das Profil in Proben zu 25 cm Länge zur Untersuchung mitgenommen. Profil I vom Südrande des Mittelteiles zeigte folgenden Schichtenwechsel:

| | |
|-----------|--------------------------|
| 675 cm | diluv. Kies u. Sand, |
| 675—630 » | blauer Ton, |
| 630—275 » | Sapropel, |
| 275—200 » | Riedtorf, |
| 200—155 » | dunkler Sphagnumtorf, |
| 155— 75 » | heller Sphagnumtorf, |
| 75— 0 » | Heidetorf (Oberschicht). |

Profil II. Die zweite Bohrung am Nordrande des Mittelteiles ging bis 680 cm.

| | |
|-----------|----------------------------|
| 680 cm | diluv. Sand, |
| 680—650 » | blauer Ton, |
| 650—605 » | schwarzer Sapropel, |
| 605—280 » | olivgrüner Sapropel, |
| 280—250 » | Riedtorf, |
| 250—275 » | dunkler Sphagnumtorf, |
| 176— 40 » | heller Sphagnumtorf, |
| 40— 0 » | Heidetorf und Wiesenhumus. |

Der obere Teil dieser Bohrung ist durch Meliorationsarbeiten (Torfstich) gestört, so daß die letzten 50 cm sich nicht mit Sicherheit auswerten lassen.

Pollenanalyse: Die Pollenanalyse wurde nach schwedischem Muster ausgeführt. Zwei Diagramme (Taf. 39—40), in denen nur die aus-

Pollenanalytische Untersuchung der Moore 285

schlaggebenden Pollensorten eingezeichnet sind, und ein Zählprotokoll von Profil I liegen bei. Die Diagramme sind in zwei Farben bei

ZÄHLPROTOKOLL STANGENWALDE
Profil I.

| cm. | Pinus | Betula | Alnus | Quercus | Tilia | Ulmus | Carpinus | Corylus | Fagus | Salix | Picea | Fraxinus | % |
|-----|-------|--------|-------|---------|-------|-------|----------|---------|-------|-------|-------|----------|---|
| 25 | 48 | 16 | 10 | 3 | — | — | 12 | 11 | 10 | 1 | — | — | % |
| 50 | 36 | 19 | 13 | 3 | 1 | — | 22 | 10 | 5 | — | 1 | — | » |
| 75 | 24 | 18 | 13 | 5 | 5 | — | 26 | 7 | 4 | — | 2 | 3 | » |
| 100 | 59 | 9 | 7 | 4 | — | — | 18 | 10 | 2 | 1 | — | — | » |
| 125 | 53·5 | 11·5 | 10 | 5·5 | 1 | 1 | 14 | 11 | 3·5 | — | — | — | » |
| 150 | 55 | 12 | 11 | 5 | 1 | — | 8 | 8 | 5 | — | 1 | 2 | » |
| 175 | 55 | 13·5 | 12·5 | 3·5 | — | — | 10 | 7·5 | 2 | — | 3·5 | — | » |
| 200 | 62 | 6 | 12 | 6 | — | — | 6 | 8 | 6 | — | — | — | » |
| 225 | 62 | 4 | 12 | 4 | — | 4 | 10 | 6 | 4 | — | — | — | » |
| 250 | 40 | 8 | 16 | 16 | 4 | — | 8 | 10 | 6 | 2 | — | — | » |
| 275 | 38 | 12 | 22 | 22 | 2 | — | 2 | 34 | 2 | — | — | — | » |
| 300 | 22 | 16 | 31 | 17 | 6 | 5 | 2 | 39 | — | 1 | — | — | » |
| 325 | 16 | 11 | 28 | 35 | 5 | 3 | 1 | 47 | — | — | — | 1 | » |
| 350 | 24 | 8 | 19 | 41 | 3 | 2 | 2 | 41 | 1 | — | — | — | » |
| 375 | 24 | 7 | 23 | 20 | 7 | 16 | — | 27 | — | 2 | — | 1 | » |
| 400 | 25 | 10 | 26 | 26 | 3 | 6 | 2 | 32 | 2 | — | — | — | » |
| 425 | 25 | 8 | 29 | 21 | 8 | 10 | 1 | 27 | 1 | — | — | — | » |
| 450 | 26 | 11 | 27 | 13 | 8 | 10 | 1 | 21 | 2 | 1 | 1 | — | » |
| 475 | 22 | 10 | 27·5 | 11·5 | 14·5 | 11·5 | 1·5 | 29 | 1·5 | — | — | — | » |
| 500 | 17 | 9 | 24 | 10 | 19 | 18 | 2 | 23 | 1 | — | — | — | » |
| 525 | 24 | 10 | 26 | 17 | 9 | 13 | — | 27 | 1 | — | — | — | » |
| 550 | 40 | 11 | 17 | 12 | 9 | 9 | 1 | 24 | — | 2 | — | — | » |
| 575 | 42 | 11 | 24 | 11 | 7 | 2 | 3 | 21 | — | — | — | — | » |
| 600 | 60 | 20 | 8 | 1 | 6 | 4 | — | 9 | — | 1 | — | — | » |
| 625 | 44 | 46 | 2 | 1 | — | 3 | — | 3 | — | 4 | — | — | » |

Anwendung der gebräuchlichen Zeichen ausgeführt worden. Diese Darstellungsweise empfiehlt sich, da sie billiger ist, als die neuen vielfarbigen Diagramme von Post's und da die schon konventionellen Zeichen beibehalten bleiben. Ein Protokoll von Profil II erübrigt sich wegen der Übereinstimmung mit dem beigegebenen. Beide Profile sind sich so ähnlich, daß sie gemeinsam besprochen werden können. Das Bild der Pollenkurve ist folgendes:

- 625 - 605 cm. Zu unterst ein *Betula*-Maximum (46%) bei starkem Kiefernanteil (44%). Kleine *Betulavarianten* (auf Grund von Messungen: *Betula nana*). *Salix*pollen bis 4%. *Quercetum mixtum* und *Corylus* unter 5%.
- (1)
- 605—550 cm. Erstes Kiefernmaximum. *Betula* fällt rasch. Anwachsen der *Corylus*- und *Quercetum mixtum*-Werte.
- (2)
- 550—250 cm. *Quercetum mixtum*-Abschnitt. *Betula nana*-Varianten verschwinden. Kiefer und Birke sind gefallen, Hasel und Erle gestiegen. Sporadisch eingestreut finden sich *Fagus* und *Carpinus*. Um 300 cm. Höchstwerte von *Corylus* (in beiden Profilen). Langsames Zunehmen der Kiefernprozent.
- (3)
- 250—75 cm. Zweites Kiefernmaximum. Fallen aller anderen Pollensorten. In Profil II tritt um 200 cm. eine Verzögerung im Anwachsen der Kiefer auf Grund starken *Alnus*-Vorkommens ein (örtlicher Einfluß).
- (4)
- 75—50 cm. Bedeutendes Nachlassen der Kiefernwerte. *Carpinus*-Abschnitt. Leichtes Anschwellen des Laubholzanteiles.
- (5)
- 50—0 cm. Höchstwerte der Kiefer (3. Maximum) in der historischen Zeit. Häufigeres *Fagus*-Vorkommen (10%).
- (6)

Ergebnisse: Die beiden Diagramme des Moores Stangenwalde zeigen analoge Kurvenschwankungen, wie wir sie aus Südschweden kennen. Deshalb können wir nach schwedischem Vorbild folgende sechs Wald- und Klimaperioden unterscheiden:

- 1) Birkenzeit, starker Anteil von *Betula nana*; Ende des präborealen Abschnittes. Klima rau und feucht.
- 2) Kiefernzeit, borealer Abschnitt. Klima trocken und warm. Beginn der postglazialen Wärmezeit.

3) Eichenmischwaldzeit. *Betula nana* ist verschwunden. Maximalwerte von *Alnus* und *Corylus* gegen Ende dieser Periode. Atlantische Zeit. Klima feucht und warm.

4) Zweite Kiefernzeit. Subborealer Abschnitt, Klima trocken und warm. Ende der postglazialen Wärmezeit.

5) Hainbuchenzeit, bei starkem Rückgang der Kiefer. Klima kühler und feucht.

6) Dritte (historische) Kiefernzeit. Steigen der *Fagus*werte. Die subatlantische Zeit geht in die historische über.

Saskoschin.

Lage: Das Moor Saskoschin liegt ungefähr 8 km südöstlich von Stangenwalde auf dem Boden des Rittergutes Saskoschin, Kreis Danziger Höhe, 1 km nördlich vom Gutshof. Das Moor, das kaum 100 m breit und ungefähr 700 m lang ist, liegt in einer schmalen von Osten nach Westen sich erstreckenden Mulde. Die Höhenlage über dem Meeresniveau beträgt 137·5 m.

Vegetation: Auch hier haben Meliorationsarbeiten die ursprüngliche Pflanzendecke zerstört. Die Mooroberfläche ist durch planlosen Torfstich und spätere Nivellierungsversuche vollkommen verwüstet. An wenigen Stellen wachsen noch: Torfmoose, *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *V. myrtillus*. Nur *Drosera rotundifolia* wuchert üppig, streckenweise als einzige Pflanze, auf der zerstörten Torfnabe. Das Moor liegt inmitten von Ackerland, nur am Nordrande befindet sich ein kleines Kiefernwäldchen. Westlich vom Moore, ungefähr 1 km entfernt, dehnen sich größere Mischwälder aus (vornehmlich *Fagus*, *Carpinus*, *Quercus*), die sich längs der Meisterswalder Endmoräne hinziehen.

Aufbau des Moores: Das Moor Saskoschin wurde an zwei Stellen erbohrt, in der Mitte und in dem noch besser erhaltenen Ostteile. Die erste Bohrung zeigte folgenden Schichtenwechsel:

| | |
|-------------|---|
| 575—525 cm. | blauer Ton, |
| 525—475 » | Sapropel, |
| 475—425 » | dunkler Sphagnumtorf, |
| 425—75 » | heller Sphagnumtorf, |
| 75—0 » | Heidetorf (durch Torfstich gestörte Schicht). |

Die zweite Bohrung ergab:

- 550 cm. blauer Ton,
 550—475 » Sapropel,
 475—425 » Riedtorf,
 425—325 » dunkler Sphagnumtorf,
 325—75 » heller Sphagnumtorf,
 75—0 » Heidetorf (Oberschicht).

ZÄHLPROTOKOLL SASKOSCHIN
 PROFIL II.

| cm. | Pinus | Betula | Alnus | Quercus | Tilia | Ulmus | Carpinus | Corylus | Fagus | Salix | Picea | Fraxinus | % |
|-----|-------|--------|-------|---------|-------|-------|----------|---------|-------|-------|-------|----------|---|
| 25 | 35 | 23 | 18.5 | 4.5 | 4.5 | — | 7.5 | 20 | 3.5 | 1.5 | 1.5 | — | % |
| 50 | 34 | 16 | 22 | 6 | 2 | — | 10 | 26 | 4 | 2 | 2 | 2 | » |
| 75 | 35 | 14 | 24 | 6 | 8 | — | 7 | 28 | 4 | 1 | — | 1 | » |
| 100 | 20 | 18 | 32 | 10 | 6 | 4 | 6 | 44 | 2 | — | 1 | 1 | » |
| 125 | 20 | 17 | 37 | 7 | 6 | 2 | 5 | 40 | 6 | — | — | — | » |
| 150 | 28 | 12 | 32 | 11 | 2 | 6 | 4 | 35 | 2 | 1 | 1 | — | » |
| 175 | 19 | 14 | 36 | 11 | 10 | 4 | 1 | 37 | 1 | 2 | — | 2 | » |
| 200 | 23 | 20 | 21 | 14 | 12 | 7 | 1 | 24 | 1 | — | — | 1 | » |
| 225 | 24 | 15 | 21 | 13 | 22 | 4 | — | 24 | 1 | — | — | — | » |
| 250 | 18 | 20 | 19 | 11 | 20 | 11 | — | 21 | — | 1 | — | — | » |
| 275 | 37 | 18 | 14 | 11 | 14 | 5 | — | 36 | — | 1 | — | — | » |
| 300 | 35 | 17 | 16 | 11 | 12 | 8 | — | 34 | 1 | — | — | — | » |
| 325 | 48.5 | 12.5 | 8.5 | 5.5 | 6.5 | 17.5 | 0.5 | 16.5 | 0.5 | — | — | — | » |
| 350 | 45.5 | 19.5 | 9.5 | 10.5 | 6 | 8.5 | — | 28 | — | — | 0.5 | — | » |
| 375 | 46.5 | 12 | 8 | 8 | 6 | 9.5 | — | 23 | — | — | — | — | » |
| 400 | 41.5 | 26 | 6.5 | 8.5 | 7.5 | 10.5 | — | 29 | — | — | — | — | » |
| 425 | 53.5 | 28.5 | 5.5 | 2.5 | 3.5 | 6 | — | 30 | — | 0.5 | — | — | » |
| 450 | 58 | 20.5 | 8 | 2 | 2.5 | 5.4 | — | 26.5 | — | 3.5 | — | — | » |
| 475 | 64.5 | 31.5 | 2 | — | — | 0.5 | — | 20 | — | 1.5 | — | — | » |
| 500 | 54.5 | 42 | 1 | — | — | — | — | 6.5 | — | 2.5 | — | — | » |
| 525 | 38.5 | 57.5 | 1 | — | — | — | — | 1.5 | — | 3 | — | — | » |
| 550 | 32.5 | 64.5 | 0.5 | — | — | — | — | 1 | — | 2.5 | — | — | » |

In dem Moore selbst befinden sich in 2 m Tiefe zahlreiche Eichenstämme. In den oberen Lagen (um 1 m) wurden Kiefernstämme gefunden. Die Stämme können wegen der geringen Breite des Moores nicht nur von seiner Oberfläche, sondern auch von den umgrenzenden Waldungen herrühren.

Pollenanalyse: Die Pollenanalyse wurde hier ebenso wie bei dem Saskoschiner Moor ausgeführt. Desgleichen liegen zwei Diagramme (Taf. 41—42), in denen die wichtigsten Pollensorten eingetragen sind, und ein Zählprotokoll (Profil II) bei.

Die Ergebnisse sind folgende:

525—500 cm. Ein ausgesprochenes *Betula*-Maximum (64·5%).

- (1) Die Kiefernkurve befindet sich im Ansteigen. Messungen, die an 50 *Betula*-Pollen ausgeführt wurden, gaben folgendes Ergebnis:

| | | |
|----|-----------|------------|
| 3 | Pollen zu | 23·7 μ |
| 7 | » | » 22·5 » |
| 11 | » | » 20·0 » |
| 13 | » | » 18·8 » |
| 9 | » | » 17·5 » |
| 7 | » | » 16·3 » |

Die Zahl der Minusvarianten bei *Betula* ist so stark und der Bau der betreffenden Körner so abweichend (stärkere Membran, wulstigere Poren), daß wir es unbedingt mit *Betula nana*-Pollen zu tun haben müssen.

540—400 cm. Erstes Kiefernmaximum. *Betula* ist schnell

- (2) gefallen. Hohe Haselnußwerte. Langsames Anwachsen von *Quercetum mixtum* und *Alnus*.

400—200 cm. Zeit der Eichenmischwälder. Die Kiefern-

- (3) werte sind stetig gefallen und kommen bei 225 cm. zu einem Minimum von 18%, während die Mischwaldhöchstwerte in derselben Tiefe 48% betragen. Zum Vergleich wurden in einer Tiefe von 275 cm. nochmals 50 *Betula*-Pollen gemessen.

Das Ergebnis war folgendes:

| | | | |
|----|--------|----|------------|
| 1 | Pollen | zu | 26·3 μ |
| 8 | » | » | 25·0 » |
| 17 | » | » | 22·5 » |
| 13 | » | » | 21·3 » |
| 9 | » | » | 20·0 » |
| 2 | » | » | 17·5 » |

Diese Zahlen belegen, daß in dieser Tiefe der größere Teil der gemessenen Pollenkörner zu *Betula alba* (über 20 μ) zuzurechnen ist¹⁾.

- 200—100 cm. Der Eichenmischwaldanteil ist stark gesunken. *Alnus*-Höchstwerte mit 38%, *Corylus*-Höchstwerte 44%, Kiefer ist etwas gestiegen.
- 50 cm. *Carpinus*-Maximum (10%) im zweiten ungestörten Profil.
- 50—0 cm. Sekundäres Kiefernmaximum. *Fagus*-Höchstwerte bei 5%. Die anderen Pollensorten sind gefallen.

Ergebnisse: Die Kurvendiagramme zeigen uns folgende Abschnitte der Wald- und Klimaentwicklung:

- 1) Birkenzeit. *Betula nana* stark verbreitet. Präborealer Abschnitt, Klima rau und trocken.
- 2) Kieferzeit. Borealer Abschnitt, Klima trocken und warm. Beginn der postglazialen Wärmeperiode.
- 3) Zeit der Eichenmischwälder. Höchstwerte von *Corylus* am Anfang, von *Alnus* am Ende dieser Periode. Die Funde von Eichenstämmen in Mooren rühren wahrscheinlich aus dem Ende dieser Zeit her. Atlantischer Abschnitt, Klima warm und feucht.
- 4) Subboreale Zeit. Die Eichenmischwaldwerte gehen stark zurück. Die Kiefer steigt in ihrem Wertanteile, doch gibt sie der Periode nicht den charakteristischen Ausschlag wie bei dem Stangenwalder Moor (Kiefernstämmen im Moor). Eigenartig ist hier das fast gleichlaufende Anschwellen von *Alnus*- und *Corylus*-Werten. Ende der postglazialen Wärmezeit.

¹⁾ J. Jentys-Szafer, Bull. Acad. Polon. B. 1928.

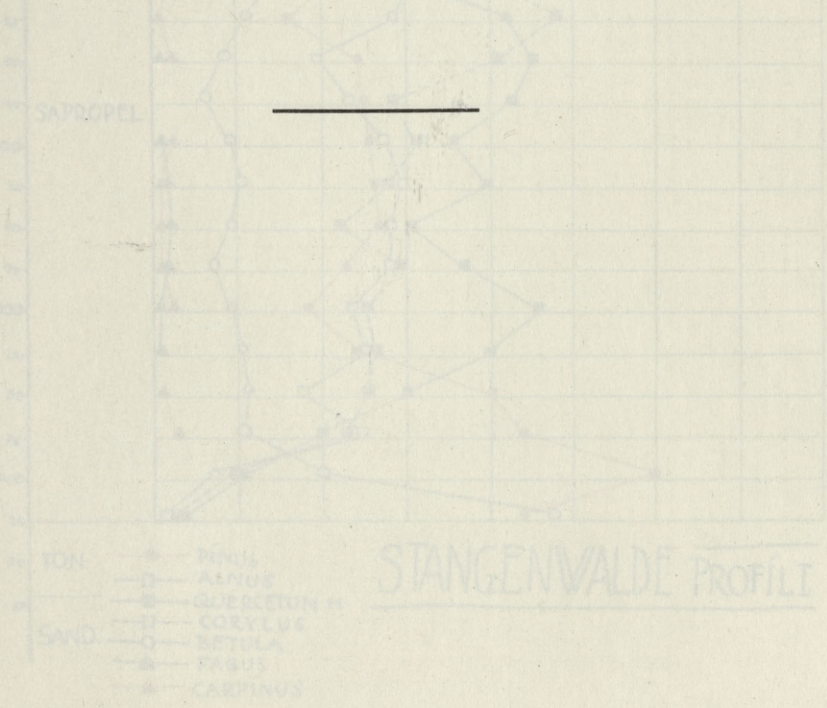
5) Hainbuchenzeit. Unbedeutendes *Carpinus*-Maximum in den ungestörten Lagen von Profil II. Eine deutliche subatlantische Periode läßt sich nicht feststellen. (Abkühlung, Feuchterwerden des Klimas).

6) Sekundäres Kiefernmaximum in der historischen Zeit (Menschlicher Einfluß).

Schlußbetrachtung.

Diese beiden Moore zeigen in ihren Pollenkurven deutlich den Verlauf der Waldentwicklung, den man für das nordpomerelische Gebiet als typisch betrachten kann. Besonders zu erwähnen ist das Fehlen von Buche, an deren Stelle im subatlantischen Abschnitt *Carpinus* eingreift. Auf Grund der Messungen von *Betula*-Pollen kann man schließlich annehmen, daß viele alte Moore Nordpomerellens mit starkem *Betula nana*-Anteil beginnen.

Poznań, Botanisches Institut der Universität.



5) Hainbuchenzeit (abnehmendes Cypripedium-Maximum in den ungestörten Lagen von 7000 bis 8000) ist eine deutliche subatlantische Periode, die sich nicht feststellen (Abkühlung, Feuchterwerden des Klimas).
6) Sekundäres Kiefermaximum in der historischen Zeit (Menschlicher Einfluss).

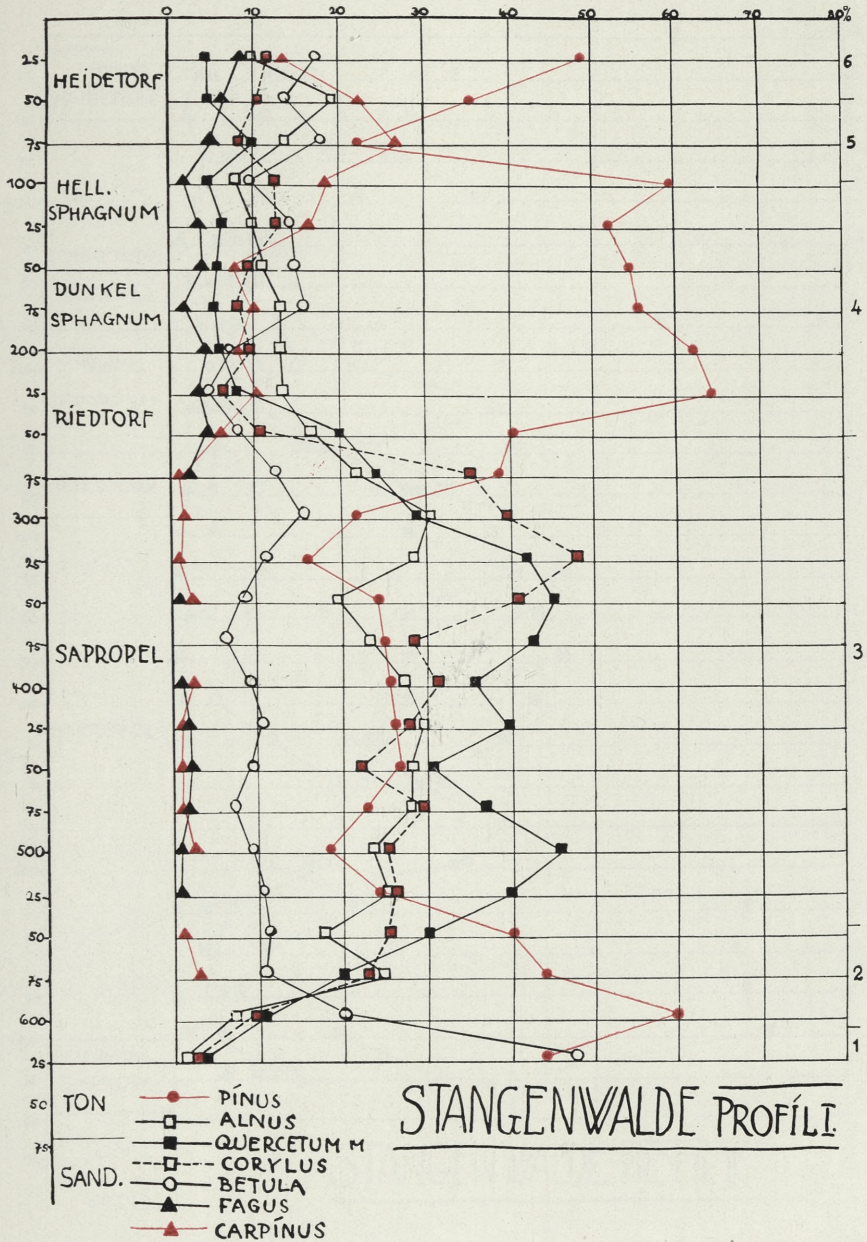
Schlussatzung

Die beiden Moore zeigen in ihrer Pollenkurve den Verlauf der Waldentwicklung des Nordosteuropäischen Gebietes als typisch bestimmen kann. Besonders zu erwähnen ist das Fehlen von *Salix* im Bereich des im subatlantischen Abschnitte Cypripedium-Maximum. Als Grund der Messungen von Be-merkungen kann man wohl nicht ausschließen, dass viele alte Moore Nordosteuropas mit starkem Cypripedium-Anteil beginnen.
(1) 0-1000
(2) 1000-2000
(3) 2000-3000
(4) 3000-4000
(5) 4000-5000
(6) 5000-6000

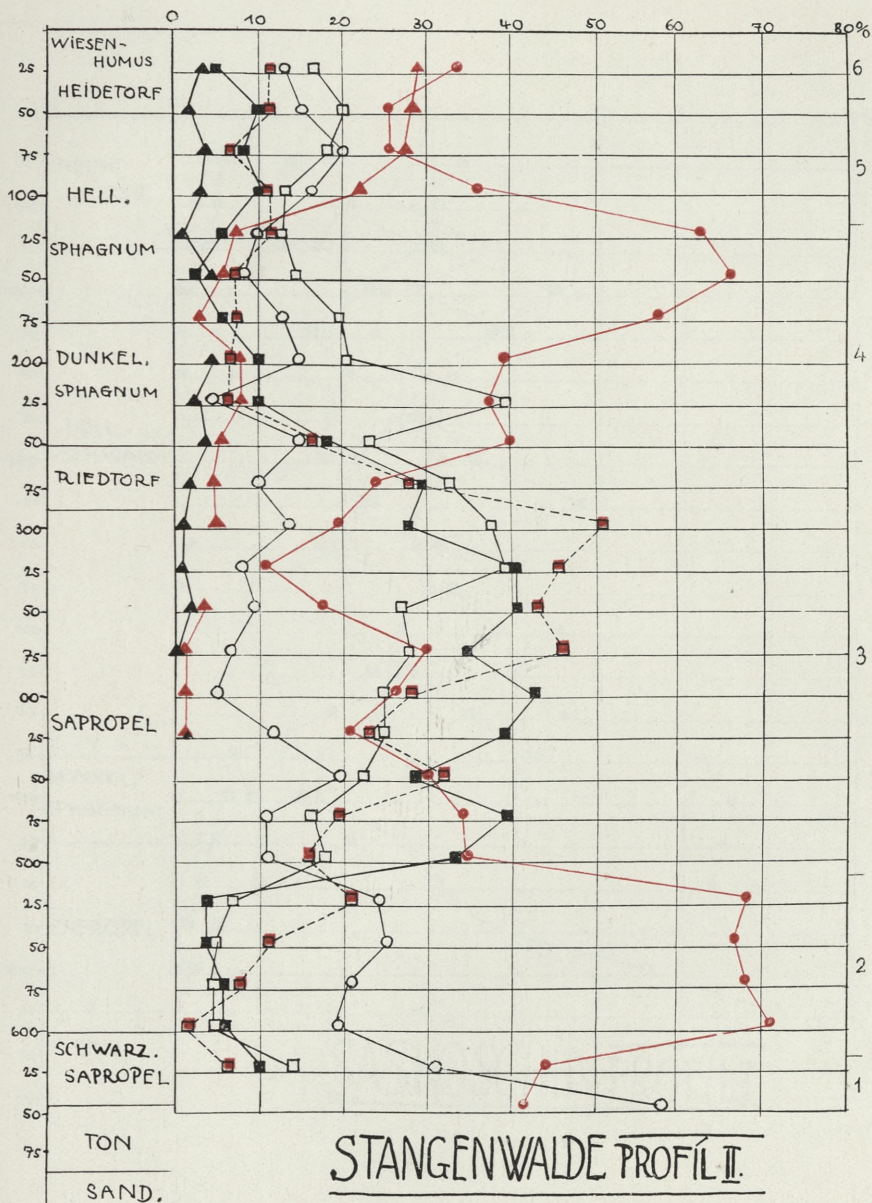
Ergebnisse: Die Kurven zeigen uns folgende Abschnitte der Wald- und Klimaentwicklung:

- 1) Hainbuchenzeit (*Betula* stark verbreitet, Präborealer Abschnitt, Klima recht und trocken).
- 2) Kieferzeit (*Pinus* stark verbreitet, Abnehmendes Cypripedium-Maximum, Klima recht und trocken).
- 3) Zeit des Cypripedium-Maximums (*Cypripedium* stark verbreitet, Abnehmendes Cypripedium-Maximum, Klima recht und trocken).
- 4) Subboreale Zeit (*Salix* stark verbreitet, Abnehmendes Cypripedium-Maximum, Klima recht und trocken).

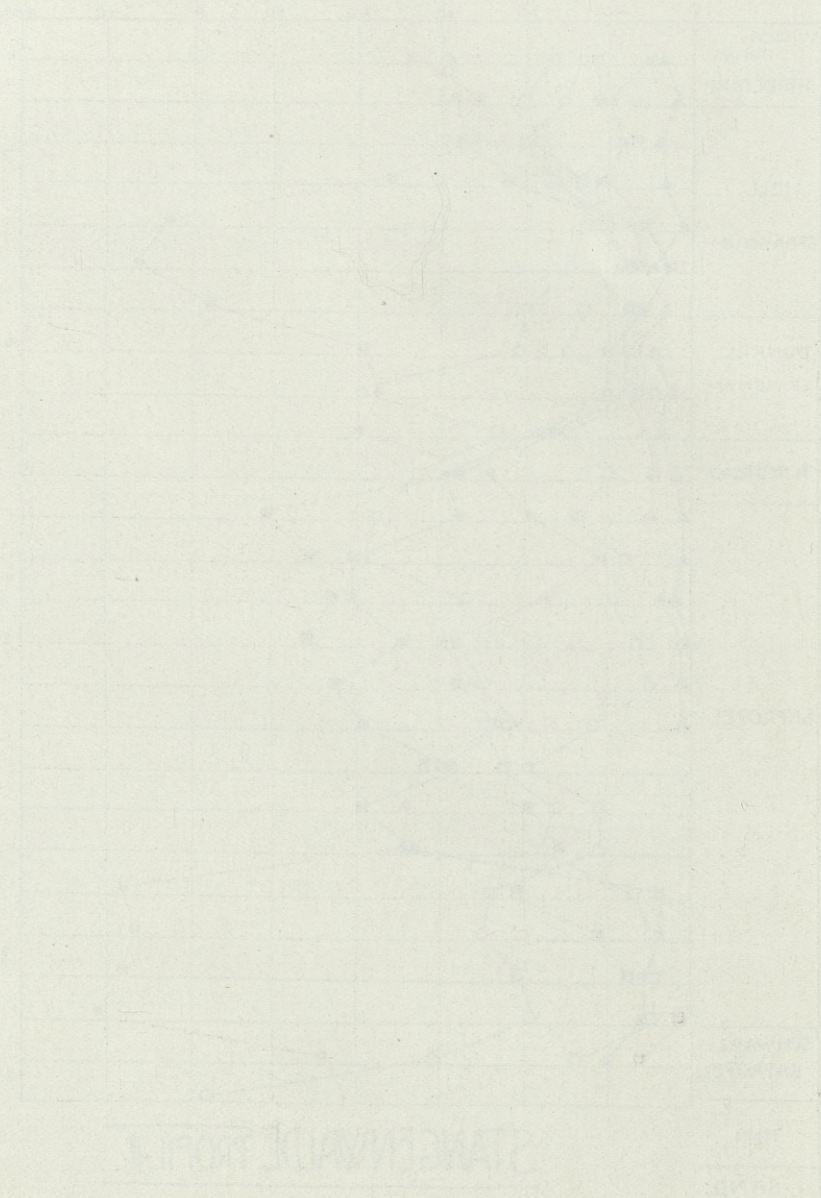
5) J. Jentys-Szaler, Bull. Acad. Polon. B. 1925.

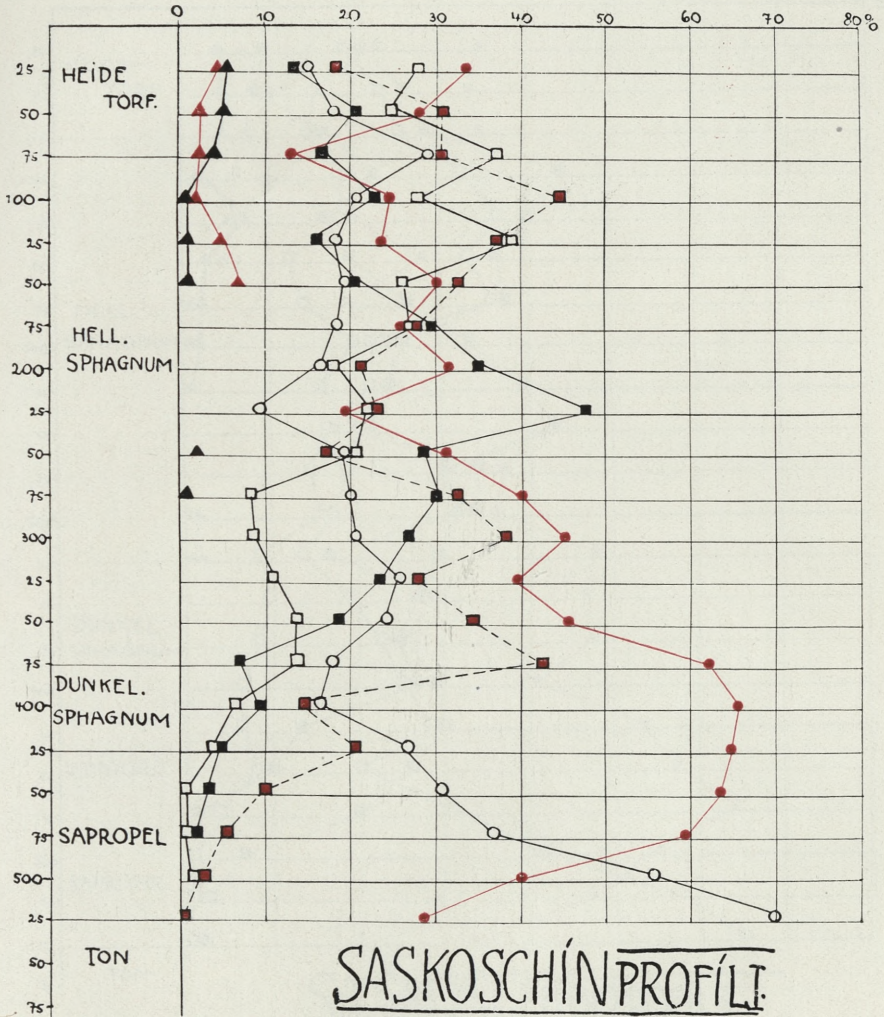


M. Thomaschewski del.

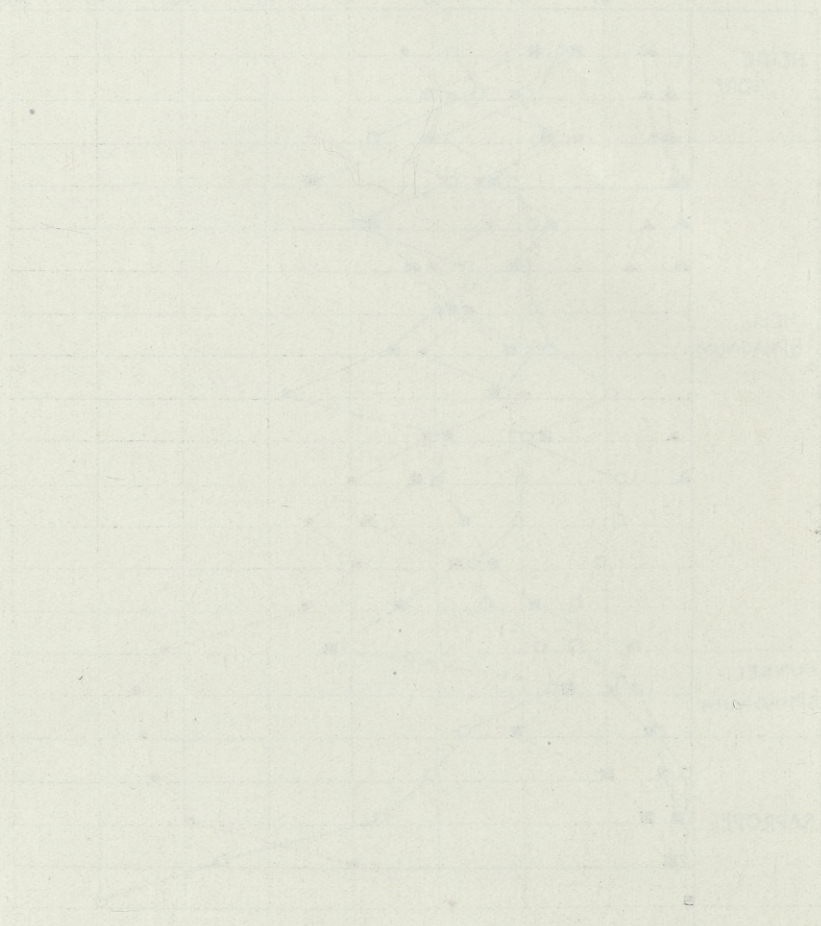


M. Thomaszewski del.

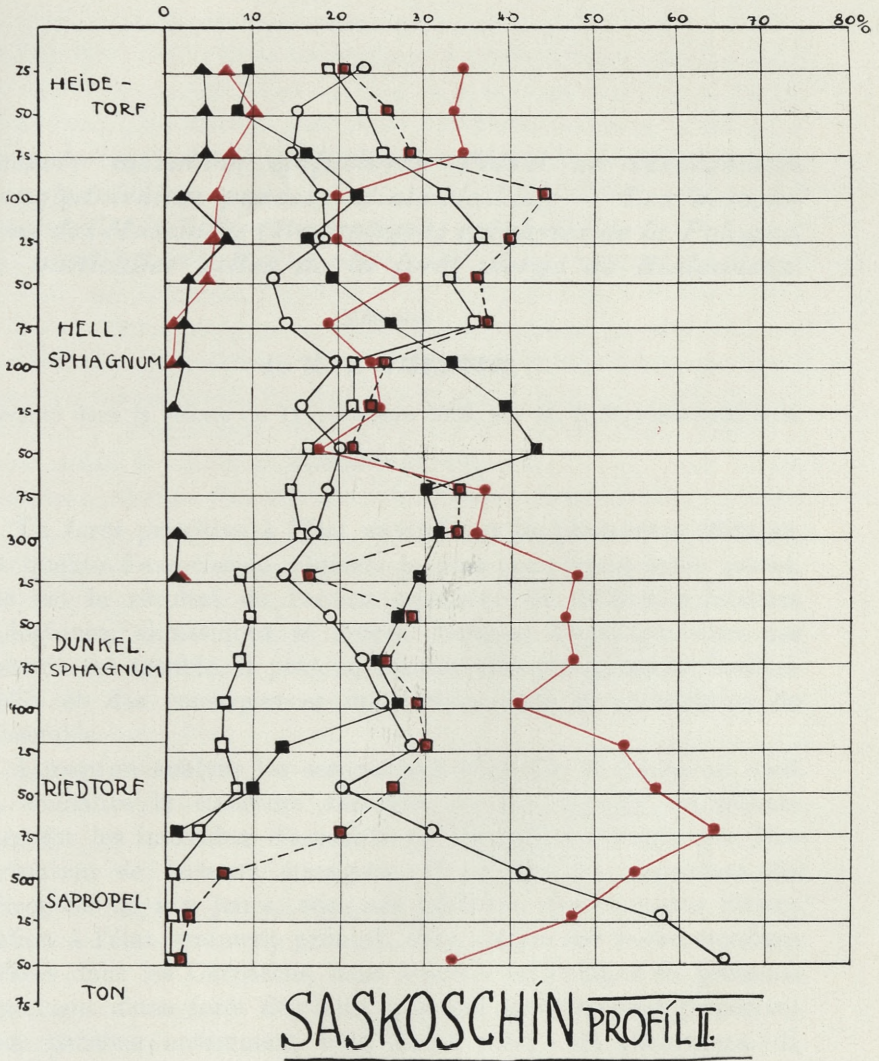




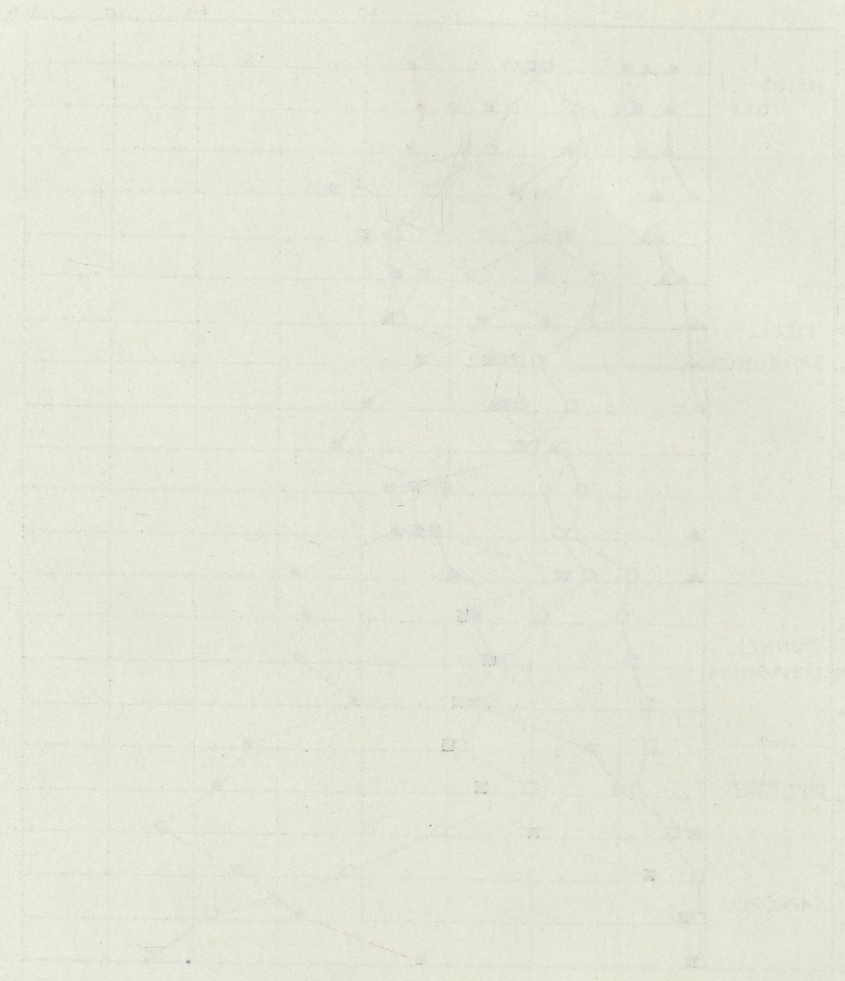
M. Thomaszewski del



SASROSCINPROFIL



M. Thomaszewski del.



ZARSKOSCHIN WAPLE

*Zespoły mszaków epifitowych Polski ze szczególnem
uwzględnieniem puszczy Białowieskiej. — Les associa-
tions des Muscinées (Bryophyta) épiphytes de la Pologne,
en particulier celles de la forêt vierge de Białowieża.*

Mémoire

de M. **T. WIŚNIEWSKI**,

présenté dans la séance du 11 novembre 1929, par M. B. Hryniewiecki m. c.

(Planches 43—52).

La forêt primitive à l'état naturel, est un phénomène statique. En qualité d'association végétale la plus compliquée entre toutes, elle est le résultat de l'action combinée de différents facteurs biologiques, climatiques et autres. Lorsque l'équilibre entre ces facteurs est troublé, il peut en résulter des changements incalculables et des conséquences inattendues dans la constitution de l'ensemble.

Lorsqu'on analyse les associations végétales et lorsqu'on veut en connaître la structure naturelle, on doit appuyer les recherches sur les individus d'associations les moins changés par l'intervention de facteurs étrangers; il est difficile cependant de rencontrer de nos jours, sous nos latitudes, des individus d'association à l'état vraiment primitif. Sans parler des vastes étendues boisées dans les Carpathes, nous sommes en Pologne en présence également d'une forêt de plaine, presque complètement primitive; nous pensons notamment à la Forêt vierge de Białowieża. Il existe pourtant aussi des forêts primitives en Pologne, mais ce sont généralement des aulnaies (*Alnion*) et des pineraies naines (*Pinetum hypnosum*), situées dans de vastes marécages. La forêt vierge de Białowieża s'étend presque exclusivement sur des sols

morainiques, situés relativement haut, aussi son développement a-t-il été normal.

La Forêt vierge de Białowieża est le plus grand et sans doute l'unique massif forestier, que l'on rencontre dans les plaines de l'Europe centrale. La superficie totale des terrains boisés comprend environ 128.000 ha. (d'après Szafer, 76); son étendue du Nord au Sud est un peu plus grande, que de l'Ouest à l'Est; c'est pour cette raison qu'elle forme un massif forestier compact. Nous y trouvons seulement quatre clairières, dans lesquelles se trouvent les villages de Białowieża, Pogorzelec, Czeremiski et Budy.

Dans le territoire de la Forêt, se trouve la ligne de partage d'eaux de premier ordre. Dans le marais de Dżiki Nikor jaillit d'une part la Narewka, qui fait partie du bassin de la Baltique et, de l'autre la Jasiołda, un affluent de la Prypéc, qui fait partie du bassin de la mer Noire. Les différences d'altitude dans le terrain de la Forêt ne sont pas grandes. Je veux nommer comme extrêmes, des altitudes de 202 et de 140 m. au-dessus du niveau de la mer. Le niveau aquifère est assez élevé. Il faut attribuer à ces deux facteurs, l'étendue considérable des bois marécageux dans le terrain étudié.

On trouve des parties particulièrement humides le long des rivières et au bord des marais. En conséquence, l'atmosphère de la Forêt est relativement saturée. Il est très intéressant de noter — surtout quand on tient compte du magnifique développement des Muscinées épiphytes — que dans le territoire occupé par la Forêt les précipitations sont plus grandes, que dans les contrées voisines. Romer (62) évalue leur quantité dans la Forêt à 500 -- 600 mm.; elles atteindraient 700 mm. par an d'après Pogańko (60).

Le climat de la Forêt offre ainsi des conditions exceptionnellement favorables à la végétation des épiphytes. Les Muscinées épiphytes sont moins xérophytes que les lichens corticoles. En conséquence, un certain minimum d'humidité leur est indispensable.

En dehors du climat, l'état à peu près primitif de la Forêt, offre des conditions très favorables au développement de la végétation épiphyte. Les rois de Pologne et le Gouvernement russe ont spécialement protégé la Forêt vierge de Białowieża comme un terrain favori de chasse. C'est pourquoi elle a pu être conservée jusqu'à nos jours à l'état de forêt vierge. L'exploitation

sur une grande échelle de la Forêt ne commença que pendant l'occupation militaire allemande. Heureusement, les dévastateurs ont quitté Białowieża juste au moment, où ils achevaient la construction de plusieurs scieries, de chemins de fer à voie étroite etc. Leurs projets de dévaster la Forêt n'ont par conséquent pas pu être exécutés. Ils ont tout de même eu le temps de couper 6% de toute la quantité de bois à exploiter.

Tenant compte des conditions économiques, le gouvernement polonais a commencé à exploiter systématiquement les autres parties de la Forêt, toutefois, le même gouvernement a trouvé indispensable de créer une réserve de 4595 ha. qui doit échapper à l'intervention de l'homme et ne sera pas exploitée. C'est ainsi que fut créé le Parc National dans la Forêt vierge de Białowieża. J'ai précisément fait des recherches dans ce Parc. En choisissant ce terrain de recherches j'ai tenu compte des trois raisons suivantes:

1) il est la partie la plus primitive de la Forêt; en effet les anciennes coupes russes (p. ex. dans le secteur 314), y ont été reboisées il y a déjà cent ans;

2) on y trouve tous les types forestiers représentés dans la Forêt;

3) la protection spéciale assurée aux formations végétales du Parc National, nous permettra d'étudier à l'avenir la succession et en général, l'évolution des associations épiphytes.

Dans un récent travail (55), Paczoski a donné une caractéristique précieuse des associations sylvestres de la Forêt. On y trouve des descriptions détaillées aussi bien de la strate arborescente que du tapis végétal. Pour éviter les complications terminologiques (Paczoski décrit une quantité énorme d'associations sylvestres), je tiens à adopter la nomenclature moins détaillée que j'ai proposée en 1924 (83). Elle ne donnera pas lieu à des inexactitudes, car les associations épiphytes ne dépendent pas directement des associations sylvestres.

On rencontre la végétation épiphyte la plus riche dans le type *Carpinion betuli*, nommé »grud« (groude) par la population locale. Les associations des Muscinées épiphytes sont ici les mieux développées et leur cortège floristique est le plus riche. Cela s'explique par l'ombre épaisse qui règne dans le »grud«, ainsi que par sol argileux et le niveau aquifère assez élevé (d'après Kucharski 32, il est situé à 90—120 cm.). La saturation de l'atmosphère est ici constante et très considérable. En effet, c'est dans ce type de

forêt que les Muscinées épiphytes trouvent les conditions les plus favorables à leur existence.

L'*Alnion glutinosae* habite les terrains dont le niveau aquifère est encore plus élevé et atteint 0—95 cm. au-dessous de la surface du sol. Ce type, d'ailleurs très fréquent dans le voisinage des rivières, n'est pas riche en mousses épiphytes par suite de l'humidité qui est peut-être trop forte. On voit la végétation la plus riche de mousses épiphytes dans les endroits relativement plus secs, où l'*Alnion glutinosae* forme le facies de transition qui le relie au type précédent.

Tandis que dans l'aulnaie l'humidité excessive empêchait le développement des mousses épiphytes, dans les pineraies (*Pinion silvestris*) c'est la sécheresse extrême du sol et l'insolation très intense qui provoquent le même effet. Les associations des Muscinées sont très appauvries, bien que caractéristiques dans ce type de forêt. Leur limite supérieure d'extension est ici moins élevée.

Méthodes.

Le but de mon travail était de connaître les associations de Mousses épiphytes. J'ai adopté évidemment la méthode phytosociologique moderne dans mes recherches. Le caractère spécifique des habitats occupés par les épiphytes, ainsi que la variété de l'objet de mes recherches ne m'ont cependant pas permis d'employer les méthodes dont on se sert d'habitude et ont réclamé une modification de celles-ci.

J'ai commencé par employer la méthode des surfaces égales, c'est-à-dire, celle des carrés. M. Du Rietz m'a conseillé d'employer au lieu de carrés, des cadres spéciaux d'une forme irrégulière, qu'on devait poser sur les troncs. Cette méthode donne des résultats qui ne sont pas en proportion avec le temps qu'elle réclame, aussi ai-je enfin adopté la méthode de l'école phytosociologique franco-suisse, qui s'appuie sur l'individu d'association qu'elle considère comme unité fondamentale. Les résultats ont été d'autant plus satisfaisants, que les limites des individus étaient très faciles à déterminer, bien plus faciles que pour les associations terrestres.

J'établissais toujours l'inventaire floristique, c'est-à-dire la liste des espèces faisant partie de l'association, en commençant l'analyse, après quoi je notais les caractères analytiques.

Quantité (combinaison de la fréquence avec la dominance). Elle représente le caractère le plus important et le plus différent chez les espèces particulières. Dans la majorité des cas, le degré de quantité est égal aussi bien au degré de fréquence qu'à celui de la dominance. Les différences qu'offrent les dimensions des individus représentant les espèces particulières, sont tellement minimes, que même en notant séparément la fréquence et la dominance, nous obtenons partout les mêmes degrés.

Sociabilité. Je l'ai négligée, car elle est immuable et constante pour toutes les espèces. Il ne peut y avoir que deux avis sur cette question: on peut considérer p. ex. chaque tige de mousse comme un individu; le degré de sociabilité pour toutes les espèces dont je me suis occupé serait ainsi le même (degré 3); on peut considérer également comme individu la touffe entière, dans ce cas-là, le degré de sociabilité pour toutes les espèces serait aussi le même et correspondrait à 1. Je n'ai observé dans aucun cas une différence dépassant un degré.

Densité. Je ne l'ai jamais notée comme caractère à part. Les Mousses épiphytes ne forment pas d'associations à tapis compact. En dehors de rares exceptions, chaque touffe se compose d'une seule espèce, aussi la densité peut-elle être presque toujours identifiée avec la fréquence.

C'est tout ce qu'on peut dire des caractères quantitatifs. Quant aux caractères qualitatifs, je ne mentionne que la vitalité. Je n'ai jamais pu trouver de stratification bien prononcée. Les aspects saisonniers n'existent pas non plus dans les associations de ce type, car toutes les espèces composant les associations épiphytes, représentent des formes persistantes.

On voit se dessiner enfin deux caractères analytiques, soit la constance et la fidélité.

Constance. Je l'ai notée en suivant la méthode de l'école phytosociologique franco-suisse, c'est-à-dire d'après les résultats obtenus en examinant chaque individu d'association et non par l'examen de cadres librement choisis. J'ai donné la préférence à cette méthode, par ce que celle de l'école suédoise, qui prétend être plus exacte, est moins précise en réalité. Qu'est ce qui détermine le choix des surfaces? Le hasard ou l'intention. Aussi bien l'un que l'autre peuvent nous conduire dans un lieu dont les rapports floristiques sont très différents de ceux, qu'on trouve dans

l'ensemble de l'individu d'association. Les erreurs sont plus faciles quand on travaille sur une surface plus petite. Nous avons affaire ici à des associations, qui sont loin d'être homogènes. On s'en aperçoit en examinant les figures (planches 43—45). La méthode suédoise peut donner des résultats satisfaisants seulement dans le cas où l'individu d'association entier a été divisé en carrés et où tous les carrés ont été examinés. Mais alors à quoi sert la division en carrés?

Fidélité. C'est là une question très délicate. Les opinions sur la signification de la fidélité et sur la valeur qu'elle peut avoir pour la caractéristique d'une association, sont très divergentes. L'école franco-suisse s'en sert comme d'un critérium pour distinguer les associations. L'école suédoise (Du-Rietz (19), Osvald (53)) néglige complètement la fidélité. Domin (17) et ses élèves prennent une position intermédiaire. Pourtant, eux aussi, comme Paczowski (54), ne reconnaissent pas la fidélité.

On a déjà discuté plusieurs fois la question de la fidélité dans les différents travaux phytosociologiques. Elle n'en est pas moins une question ouverte à la discussion.

Je n'ai pas mentionné les degrés de fidélité dans mes recherches. M'appuyant sur plusieurs observations concernant le comportement des Muscinées dans les associations les plus différentes, je me suis assuré, qu'en particulier dans ce groupe de plantes, la notion de fidélité sociale est étroitement liée à la notion de fidélité stationnaire (synécologique) et à celle de la constance écologique. La question devient très claire pour les raisons suivantes:

Si une certaine espèce fait partie d'une association donnée, c'est que 1^o le substratum, puis 2^o le macro-climat et le micro-climat correspondent à ses besoins et que 3^o, la concurrence des plantes associées ne dépasse jamais la limite dangereuse pour cette espèce. Les facteurs 1 et 2 sont des facteurs écologiques; le facteur 3 peut également être rangé parmi ceux-ci. Il ne nous reste plus qu'une question à résoudre, celle de la limite supérieure et inférieure des besoins de cette espèce. Si une espèce réclame exclusivement un substratum et des conditions climatiques auxquelles est liée une seule association, on ne peut la rencontrer, que dans cette association. Si cette espèce peut vivre dans d'autres conditions, auxquelles sont liées d'autres associations, le degré de fidélité sera inférieure. On verra en même temps, la constance écologique diminuer. Si ces caractères ne sont pas iden-

tiques, ils sont en tout cas analogues. Je me suis du reste occupé de ce sujet dans un autre travail (84).

Critériums servant à distinguer les associations. »It is impossible to define the concept of plant association in a strict logical way, just as it is impossible to define the concept to species« dit Tansley (Journ. of Ecology, 1920). Il est par conséquent très difficile de donner une définition exacte de l'association. Je trouve que la définition de Braun-Blanquet (4) est une des meilleures, car elle se rapproche le plus de la réalité d'après mes observations. Je l'ai choisie comme base théorique de mes recherches et de mes considérations.

Suivant cette définition, il conviendrait de déterminer l'association comme une combinaison spécifique d'espèces, qui se répète dans plusieurs individus d'association. Ces espèces sont le fond, sur lequel se dessinent les caractères sociologiques et écologiques. Sur le même fond se détachent des espèces extrêmement rares, mais très caractéristiques pour l'association.

Si nous confrontons les inventaires floristiques, résultat de plusieurs relevés phytosociologiques, nous apercevrons très facilement la combinaison d'espèces dont nous venons de parler. Cette combinaison m'a servi de critérium permettant de reconnaître et de distinguer les associations. Il suffit d'un coup d'oeil pour trouver ces combinaisons dans les tableaux ci-joint.

Je me rapproche ici de l'école phytosociologique suédoise, car, malgré tout, j'ai adopté comme base une combinaison d'espèces constantes. Cependant, comme je l'ai déjà dit, j'ai déterminé la constance en me servant de la méthode suisse (v. p. 297). La méthode appliquée dans le présent travail, constitue donc une combinaison de ces deux procédés, combinaison dans laquelle je tiens compte aussi bien des conditions quantitatives que qualitatives.

Associations épiphytes.

Association à *Anomodon viticulosus* et *Leucodon sciuroides*.

(Tableaux 1 et 2, Planches 44—48).

Nous rencontrons cette association sur toutes les espèces d'arbres feuillus (à l'exception du bouleau, *Betula verrucosa*), dans toute

la forêt de Białowieża et dans d'autres localités en Pologne. Dans la Forêt, cette association est la mieux développée et la plus riche en espèces; dans les autres localités où je l'ai étudiée, elle est appauvrie et ne se retrouve que dans un facies au cortège floristique très réduit (voir p. ex. les analyses 24 et 6 dans les tableaux).

On peut distinguer plusieurs facies de cette association. Sur le charme (*Carpinus betulus*) p. ex. c'est *Leucodon sciuroides* qui domine très nettement, sur les érables (*Acer platanoides*) et les frênes (*Fraxinus excelsior*), on voit dominer *Anomodon viticulosus*.

Contrairement ce qu'on voit dans l'association à *Drepanium cupressiforme* var. *filiforme* et à *Orthodicranum montanum*, qui possèdent deux espèces très constantes, l'association en question n'en possède pas une seule.

La limite supérieure d'extension très élevée, est bien caractéristique pour cette association. J'ai observé l'aire maximum chez les individus dont proviennent les analyses 11—14. Dans tous ces cas, je n'ai pu préciser la limite supérieure de l'association. Elle était supérieure à 20 mètres.

La dominance est ici plus grande que dans l'association à *Drepanium cupressiforme* var. *filiforme* et *Orthodicranum montanum*. Je crois qu'elle résulte du caractère de l'écorce tout à fait différente, qui est un substratum convenant très bien à la végétation. C'est particulièrement dans la forêt de Białowieża qu'on rencontre souvent des charmes (*Carpinus betulus*) et des frênes (*Fraxinus excelsior*), presque entièrement couverts de Muscinées. On voit également dans les Carpathes de nombreux hêtres (*Fagus sylvatica*), qui offrent le même aspect.

La façon dont vivent *Metzgeria furcata* et *Lejeunea cavifolia* dans cette association, est très intéressante. Ces deux espèces sont, à vrai dire, des épiphytes. Il est très rare de les voir vivre directement sur l'écorce; dans la plupart des cas, elles couvrent les tiges et les touffes des autres espèces épiphytes, comme *Leucodon*, *Neckera* etc. Trop délicates pour supporter les conditions assez précaires de la vie sur l'écorce, elles profitent de la protection de leurs voisins de plus fortes dimensions.

TABLEAU I.
Liste des individus analysés de l'association à Anomodon viticulosus et Leucodon sciuroides.

| | L | o | c | a | i | t | é | Dominance | espèce d'arbre | circonférence du tronc | type du peuplement | Limite supérieure de l'individu d'association |
|-----|--|---------|-----------------|---|---|---|---|-----------|--------------------|------------------------|--------------------|---|
| 1. | Forêt vierge de Białowieża, | secteur | 370 | . | . | . | . | 6. | Carpinus betulus | 70 | Carpinion | ± 12 m. |
| 2. | " | " | 341 | . | . | . | . | 8. | " | 90 | " | ± 12 m. |
| 3. | " | " | 342 | . | . | . | . | 5. | " | 180 | " | ± 3 m. |
| 4. | " | " | 316 | . | . | . | . | 6. | " | 200 | Alneto-Fraxinetum | ± 4 m. |
| 5. | Brwinów près de Varsovie (Warszawa) | | | . | . | . | . | 4. | " | 140 | forêt mixte | ± 2 m. |
| 6. | Czarna Struga près de Varsovie (Warszawa) | | | . | . | . | . | 3. | " | 110 | Carpinion | ± 2 m. |
| 7. | Vallée de Czeremosz près de Burkut, (Carpathes orientales) | | | . | . | . | . | 4. | Fagus sylvatica | 240 | Fagete-Abietum | ± 3 m. |
| 8. | Versants de Pop Iwan Czarnohorski, (Carpathes orientales) | | | . | . | . | . | 4. | " | 190 | " | 1-80 |
| 9. | Montagnes de Ste. Croix, Sw. Krzyż, 500 m. d. n. m. | | | . | . | . | . | 3. | " | 175 | " | 2 m. |
| 10. | " | " | 600 m. d. n. m. | . | . | . | . | 2. | " | 110 | " | 1-50 |
| 11. | Forêt vierge de Białowieża | secteur | 341 | . | . | . | . | 5. | Tilia ulmifolia | 345 | Carpinion | très haut |
| 12. | " | " | 342 | . | . | . | . | 7. | " | 530 | " | " |
| 13. | " | " | 370 | . | . | . | . | 6. | " | 270 | " | " |
| 14. | " | " | 371 | . | . | . | . | 6. | " | 300 | " | " |
| 15. | Brwinów près de Varsovie (Warszawa) | | | . | . | . | . | 4. | " | 110 | forêt mixte | ± 3 m. |
| 16. | Environ de Kazimierz sur la Vistule | | | . | . | . | . | 3. | " | 120 | " | ± 2 m. |
| 17. | Forêt vierge de Białowieża, | secteur | 370 | . | . | . | . | 3. | Acer platanoides | 200 | Carpinion | ± 10 m. |
| 18. | " | " | 287 | . | . | . | . | 4. | " | 240 | " | ± 10 m. |
| 19. | Brwinów près de Varsovie (Warszawa) | | | . | . | . | . | 3. | " | 100 | forêt mixte | 2 m. |
| 20. | Forêt vierge de Białowieża, | secteur | 344 | . | . | . | . | 8. | Quercus Robur | 190 | Alnion | ± 15 m. |
| 21. | " | " | 288 | . | . | . | . | 6. | " | 220 | Carpinion | ± 15 m. |
| 22. | " | " | 712 | . | . | . | . | 3. | " | 190 | Pineto-Quercetum | 2 m. |
| 23. | Environ de Kazimierz sur la Vistule | | | . | . | . | . | 2. | " | 130 | forêt mixte | 2 m. |
| 24. | Forêt de Zbiczno près de Brodnica | | | . | . | . | . | 2. | " | 140 | " | 1-20 |
| 25. | Czarna Struga près de Varsovie (Warszawa) | | | . | . | . | . | 2. | Fraxinus excelsior | 110 | Alneto-Fraxinetum | 80 |
| 26. | Forêt vierge de Białowieża, | secteur | 287 | . | . | . | . | 7. | " | 310 | " | ± 3 m. |
| 27. | " | " | 317 | . | . | . | . | 3. | " | 240 | Carpinion | ± 3 m. |
| 28. | Brwinów près de Varsovie (Warszawa) | | | . | . | . | . | 2. | " | 100 | forêt mixte | 90 |
| 29. | Forêt vierge de Białowieża, | secteur | 256 | . | . | . | . | 2. | Alnus glutinosa | 120 | Alnetum | 70 |
| 30. | " | " | 317 | . | . | . | . | 2. | " | 80 | " | 80 |

**Association à *Drepanium cupressiforme* var. *filiforme*
et *Orthodicranum montanum*.**

(Tableaux 3 et 4, planches 43, 49 et 50).

Cette association est très fréquente sur toutes les espèces de Conifères, par conséquent sur les épicéas (*Picea excelsa*), les pins (*Pinus silvestris*) et les sapins (*Abies alba*). Cependant, on la rencontre aussi sur le bouleau (*Betula verrucosa* et *B. pubescens*). La ressemblance frappante des épiphytes du bouleau avec ceux des Conifères, est un phénomène constant. Je n'ai jamais vu une autre association sur le bouleau. Dans tous les terrains que j'ai étudiés, la liaison en question se répétait constamment.

Je ne peux bien m'expliquer cette ressemblance. Il est donc curieux de noter, que récemment, dans un travail publié en 1927 dans les Ann. Soc. Zool. Bot. Fennicae Vanamo, qui résume les recherches de plusieurs années, le lichenologue finlandais V. Räsänen (61), dit en décrivant les lichens épiphytes sur le bouleau, que sur les individus plus âgés, on trouve souvent des lichens caractéristiques pour les Conifères.

L'agglomération peu serrée des touffes et le cortège floristique appauvri, réduit souvent à quelques espèces — sont très caractéristiques pour cette association. Assez souvent, elle n'est constituée que par *Drepanium cupressiforme* var. *filiforme* et par *Orthodicranum montanum*. La réduction du cortège floristique peut en particulier être fréquemment observée sur les pins, où elle est presque régulière. Ce phénomène est sans doute en rapport avec l'excoriation de cette espèce d'arbres, car les écailles en train de se détacher ne permettent pas aux épiphytes de s'y établir et de se maintenir. Comme l'écorce de l'épicéa et du sapin ne se détache pas si facilement, les inventaires floristiques des associations vivant sur ces arbres sont plus riches en espèces.

La limite supérieure d'extension de cette association n'est pas bien élevée, même dans les forêts assez humides. L'association en question n'occupe en général que la partie inférieure du tronc et atteint un mètre au-dessus du niveau du sol. Ce n'est que sur le sapin et le bouleau que la limite supérieure de cette association est plus élevée. La limite maximum que j'ai observée se trouvait sur le bouleau et atteignait 3—4 mètres.

Liste des individus analysés de l'association à Drepanium cupressiforme var. filiforme et Orthodierannum montanum.

TABLEAU 3.

| | L o c a l i t é | Dominance | espèce d'arbre | circonférence du tronc | type du peuplement | limite supérieure de l'association |
|-----|---|-----------|------------------|------------------------|--------------------|------------------------------------|
| 1. | Forêt vierge de Bialowieża, secteur 370 | 3 | Picea excelsa | 1-07 | Carpinion | 160 |
| 2. | " " " " " " | 5 | " | 1-40 | " | 140 |
| 3. | " " " " " " | 4 | " | 1-50 | " | 170 |
| 4. | " " " " " " | 1 | " | 1-20 | Piceeton | 50 |
| 5. | " " " " " " | 3 | " | 90 | " | 60 |
| 6. | Czarnohora (Carpathes orientales) Polonia Pożyżewska, 1300 m. d. n. m. | 3 | " | 2-00 | " | 150 |
| 7. | Czarnohora (Carpathes orientales) Polonina Foreszezenka, 1000 m. d. n. m. | 2 | " | 2-25 | " | 100 |
| 8. | Environns de Bystzee près de Maryszewska, 1100 m. | 3 | " | 1-40 | " | 80 |
| 9. | Kysogóry, (montagnes de la St. Croix), 550 m. d. n. m. | 3 | Pinus sylvestris | 90 | Abietum | 60 |
| 10. | Forêt vierge de Bialowieża, secteur 712 | 3 | " | 1-30 | Pinion | 70 |
| 11. | " " " " " " | 1 | " | 1-50 | " | 40 |
| 12. | " " " " " " | 1 | " | 90 | " | 40 |
| 13. | " " " " " " | 1 | " | 90 | " | 60 |
| 14. | Environns de Łańc près de Plock, forêt dévastée | 2 | " | 90 | " | 50 |
| 15. | Environns de Zielonka près de Varsovie (Warszawa), forêt dévastée | 3 | " | 1-40 | " | 50 |
| 16. | Forêt vierge de Bialowieża, secteur 256 | 4 | Betula verrucosa | 90 | Alhion | 230 |
| 17. | " " " " " " | 3 | " | 70 | Pinion | 180 |
| 18. | " " " " " " | 4 | " | 1-10 | Carpinion | 200 |
| 19. | " " " " " " | 2 | Abies alba | 80 | Piceeton | 150 |
| 20. | Czarnohora (Carpathes orientales), Zarosłak, 900 m. d. n. m. | 3 | " | 1-60 | Abietum | 280 |

TABLEAU 4.
Liste des relevés de l'association à *Drepanium cupressiforme* var. filiforme et *Orthodicranum montanum*.

| vitalité | constance | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 |
|----------|-----------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| ● | 5 | 1 | | 2 | 1 | 3 | 1 | | 2 | 1 | 3 | | 2 | 2 | 1 | 1 | 3 | 4 | 3 | 1 | 1 |
| ● | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| ● | 5 | 5 | 4 | 4 | 4 | 4 | 5 | 5 | 3 | 3 | 4 | 3 | 2 | 2 | 3 | 2 | 4 | 2 | 4 | 2 | 4 |
| ● | 3 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 1 | 1 | 1 | | | 1 | 1 | | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 |
| ○ | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | | | 1 | 1 | | | | | | | 1 | | | | 1 |
| ● | 1 | | | | | | | 1 | | | | | | | | | | 1 | | | |
| ● | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | 1 | | | | 2 |
| ● | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | 1 | | | |
| ● | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| ● | 1 | 1 | 1 | 2 | 1 | 1 | | | | | | | | | | | | | | | |
| ● | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| ○ | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| ○ | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| ● | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| ● | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| ○ | 1 | 2 | 4 | 9 | 2 | 5 | 6 | 3 | 4 | 4 | 2 | 1 | 2 | 3 | 2 | 3 | 5 | 4 | 5 | 1 | 3 |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |

21* Note. Certains de ces relevés, p. ex. les relevés 1, 4 et 7 pour l'épicéa (*Picea excelsa*) et les relevés 10 et 14 pour le pin (*Pinus silvestris*), se répètent très souvent dans les endroits les plus différents.

La densité est très faible. Toute l'association se compose de touffes dispersées sur la surface de l'écorce. On voit par conséquent que ce n'est pas toute la surface de l'écorce qui est un milieu favorable aux épiphytes. Les différents individus doivent donc choisir les endroits les plus convenables pour s'établir.

Nous avons joint à ce texte un tableau des relevés phytosociologiques, les descriptions des individus d'association analysés, ainsi que plusieurs dessins de ces individus. Les dessins ont été exécutés toujours de façon qu'il ne représentent que la projection de la moitié du tronc, sur laquelle se trouvait la plus grande partie de l'association. Ils nous permettent de nous faire une idée de la structure de l'association.

Associations de la base du tronc.

Association à *Eurhynchium striatum*.

(Tableaux 5 et 6, planches 44—46 et 48).

Cette association n'est pas strictement épiphyte. On devrait, peut-être, la ranger dans les associations de sous-bois. Aucune espèce constituant cette association ne grimpe vraiment sur le tronc d'un arbre et, en général, ce n'est jamais une mousse essentiellement («obligatoirement») épiphyte.

On rencontre cette association sur les racinés qui s'élèvent au-dessus du sol, sur les bases des troncs (particulièrement sur celles des troncs inclinés), et sur le sol entourant ces bases. Cette association est caractéristique pour les forêts dont le sol est imperméable, car elle réclame beaucoup d'humidité pour pouvoir vivre et se développer. Dans les forêts plus sèches, l'association en question est remplacée par une autre qui se comporte d'une façon pareille, par celle à *Pleurozium Schreberi*.

La limite supérieure d'extension n'est pas élevée; elle dépend d'ailleurs du degré de l'inclinaison du tronc. Lorsque l'inclinaison est plus faible et lorsque l'eau de pluie s'écoule plus lentement, on voit monter cette association. Quand l'inclinaison est plus forte, l'association n'atteint pas le tronc et elle est limitée à la base. D'après la moyenne de plusieurs observations, la limite supérieure correspond à 30 et 50 cm. au-dessus du sol. Dans les forêts plus sèches ou dévastées, cette limite est placée à un niveau moins élevé.

TABEAU 5.
Liste des individus analysés de l'association a *Eurhynchium striatum*.

| | L o c a l i t é | Espèces de plantes du sous-bois, observées dans l'individu d'ass. analysé | Circonférence du tronc en cm. | Espèces d'arbres | Type du peuplement | Limite supérieure de l'association |
|-----|---|---|-------------------------------|---------------------|--------------------|------------------------------------|
| 1. | Forêt vierge de Białowieża, secteur 425 | Oxalis, Galeobdolon, Viola, Geranium | 5-30 | Tilia ulmifolia | Carpinon | 40 cm. |
| 2. | " | Oxalis, Galeobdolon | | Carpinus betulus | " | 20 " |
| 3. | " | Asperula, Viola | | " | " | 30 " |
| 4. | " | " | | Corylus avellana | " | 10 " |
| 5. | " | Oxalis, Impatiens | | Fraxinus excelsior | Almion | 60 " |
| 6. | " | Galeobdolon, Carex, Geranium | | Quercus pedunculata | Carpinon | 10 " |
| 7. | Environs de Bystrzec, versant de la Czarnohora (Carpathes orientales) | " | | Fagus sylvatica | Abieto-Fagetum | 40 " |
| 8. | " | Picea exc. | | " | " | 70 " |
| 9. | Czarna Struga près de Varsovie (Warszawa) | Oxalis, Viola | | Carpinus betulus | Carpinon | 20 " |
| 10. | Montagnes de la Ste. Croix. Forêt sur les pentes de la Łysica | Oxalis, Asperula | | Abies alba | Abietum | 40 " |
| 11. | Płonina Pożyżewska, Czarnohora (Carpathes orientales) 1300 m. au-dessus du niveau de la mer | Soldanella, Oxalis, Luzula | | Picea excelsa | Piceetum | 30 " |
| 12. | Forêt vierge de Białowieża, Parc National | Oxalis, Galium | 2-20 | Quercus pedunculata | Carpinon | 50 " |
| 13. | " | Oxalis | 1-00 | Acer platanoides | " | 10 " |
| 14. | " | Oxalis | 70 | Carpinus betulus | " | 30 " |
| 15. | " | Oxalis, Galeobdolon, Asperula | 90 | " | " | 70 " |
| 16. | " | Oxalis | 1-00 | Acer platanoides | " | 15 " |
| 17. | " | Oxalis | 2-70 | Tilia ulmifolia | " | 50 " |
| 18. | " | Oxalis | 3-45 | " | " | 35 " |
| 19. | " | Oxalis, Asperula | 1-30 | Picea excelsa | " | 40 " |
| 20. | " | Oxalis, Asperula, Viola | 1-80 | " | " | 50 " |

TABLEAU 6.
Liste des relevés de l'association à *Eurhynchium striatum*.

| vitalité | constance | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 |
|----------|-----------|-----------------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| ○ | 5 | 1 | 4 | 4 | 2 | 4 | 2 | 4 | 3 | 2 | 2 | 2 | 4 | 3 | 3 | 4 | 4 | 2 | | | 4 |
| ○ | 2 | 1 | | 2 | 1 | 1 | 1 | | | | 1 | | | | | | | | 2 | | |
| ● | 2 | | 3 | 1 | 1 | 1 | 1 | 3 | 1 | | 2 | | | 2 | | | 2 | | | | |
| ● | 2 | | | 2 | 2 | 2 | 1 | 3 | 4 | 4 | | | | 2 | | | | | | | |
| ● | 2 | 4 | | | 3 | | | | | | 2 | | | | | | | | | 1 | 2 |
| ○ | 1 | | 1 | | 1 | 1 | | | 1 | | | | | | 1 | | | | | | |
| ○ | 1 | | | | | | | | | | | 3 | 3 | 3 | 1 | 3 | | | | | |
| ○ | 1 | | | 2 | | | | | 1 | | | 2 | | | | | | | | | |
| ● | 1 | 1 | | | | | | | | | | | 2 | | | | | | | | |
| ○ | 1 | | | | | | | | 1 | 1 | | | 2 | | | | | | | | |
| ● | 1 | | | | 1 | 1 | | | | | | | | 2 | | | | | | | |
| ○ | 1 | 5 | 3 | 2 | 2 | 6 | 3 | 3 | 6 | 4 | 4 | 1 | 5 | 5 | 3 | 2 | 3 | 3 | 2 | 3 | 3 |
| | | Ensemble, espèces | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |

Dans l'association à *Eurhynchium striatum* nous rencontrons fréquemment des plantes supérieures de sous-bois. J'ai souvent aperçu p. ex. *Oxalis acetosella*, *Geranium Robertianum*, *Galeobdolon luteum* et *Asperula odorata* dans cette association. On y rencontre encore d'autres plantes, quoique rarement. Nous avons donc affaire ici à une zone de transition, intermédiaire entre les conditions dominant sur le sol et celles qui dominent sur l'écorce (voir la fig. 1 [page 318] concernant la modification de l'humidité de l'air!). C'est par le caractère transitoire de cette zone que s'explique la présence de plusieurs épiphytes facultatifs.

Contrairement à ce qu'on voit pour les associations constituées par des épiphytes obligatoires, l'association à *Eurhynchium striatum* n'est pas liée à certaines espèces d'arbres, mais aux types de peuplement, c'est-à-dire à des associations de la forêt. L'association à *Eurhynchium striatum* vit par conséquent sur les bases des troncs de toutes les espèces d'arbres qui habitent la forêt humide et sombre. Au contraire, aussi bien le chêne que l'épicéa (*Picea excelsa*), qui poussent dans la forêt sèche, ont les bases de leurs troncs couvertes d'une association remplaçante, c'est-à-dire de l'association à *Pleurozium Schreberi*, quoique plus haut, nous trouvons sur le chêne (*Quercus pedunculata* et *sessiliflora*) l'association à *Leucodon sciuroides* et *Anomodon viticulosus*, et, d'autre part, sur l'épicéa (*Picea excelsa*) — l'association à *Hypnum cupressiforme* var. *filiforme* et *Orthodicranum montanum*. C'est là un phénomène très naturel, car l'association à *Eurhynchium striatum*, aussi bien que l'association à *Pleurozium Schreberi* représentent, à vrai dire, une sorte d'émanation des associations habitant le sous-bois. Ces dernières dépendent nettement des associations de la forêt, car elles constituent un ensemble avec elles. Les associations épiphytes sont pourtant étrangères aux associations de la forêt et ne sont liées à celles-ci que d'une manière secondaire.

Association à *Pleurozium Schreberi*.

(Tableaux 7 et 8).

La façon de vivre, puis la limite supérieure de l'extension et le rapport entre cette association et la végétation du sous-bois, offrent beaucoup d'analogies avec l'association à *Eurhynchium striatum* qui remplace l'association en question dans les forêts plus

humides. L'association à *Pleurozium Schreberi* qui ne s'étend qu'aux forêts plus sèches à insolation plus intense, et qui couvrent un sol plus perméable, est limitée au sous-bois et aux parties les plus basses des troncs ainsi qu'aux racines des arbres. La limite supérieure de cette association se trouve beaucoup plus bas que celle de l'association à l'*Eurhynchium striatum*. Ce phénomène s'explique probablement par la répartition particulière de l'humidité de l'air dans les forêts sèches.

Comme l'association à *Eurhynchium striatum*, de même l'association à *Pleurozium Schreberi* est plutôt liée aux types de peuplements, qu'aux différentes espèces d'arbres.

Je n'ai jamais pu observer de plantes phanérogames dans les individus de cette association. J'explique leur absence par la sécheresse extrême du substratum et par le manque d'humus. Il est possible en revanche d'observer des lichens dans cette association (p. ex. le genre *Cladonia*). On ne les trouve d'ailleurs qu'assez rarement.

TABLEAU 7.

Liste des individus analysés de l'association à *Pleurozium Schreberi*

| Localité | Espèce d'arbre | Type du peuplement | Limite supérieure de l'association |
|---|----------------------------|--------------------|------------------------------------|
| 1. Forêt vierge de Białowieża, secteur 285 | <i>Pinus silvestris</i> | Pinion | 10 cm. |
| 2. Forêt vierge de Białowieża, secteur 288 | " | " | 10 cm. |
| 3. Brwinów près de Varsovie (Warszawa) | " | " | 15 cm. |
| 4. Environs de Sarny, Polésie | " | Pineto-Quercetum | 20 cm. |
| 5. Forêt vierge de Białowieża, secteur 712 | " | " | 10 cm. |
| 6. Environs de Sarny, Polesie | <i>Quercus pedunculata</i> | " | 15 cm. |
| 7. Forêt vierge de Białowieża, secteur 712 | " | " | 15 cm. |
| 8. Forêt vierge de Białowieża, secteur 747 | <i>Picea excelsa</i> | " | 15 cm. |
| 9. Góra Chelmowa près de Nowa Słupia | <i>Larix polonica</i> | " | 10 cm. |
| 10. Forêt vierge de Białowieża, secteur 285 | <i>Betula verrucosa</i> | " | 20 cm. |

TABLEAU 8.

Liste des relevés de l'association à *Pleurozium Schreberi*.

| vitalité | | constance | | | | | | | | | | |
|----------|---|-----------|---|---|---|---|---|---|---|---|----|---|
| | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | |
| ● | <i>Pleurozium Schreberi</i> | 5 | 3 | 2 | 1 | 4 | | 1 | 2 | 2 | 3 | 1 |
| ⊙ | <i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> | 4 | 2 | | 1 | | 1 | | 1 | 2 | 1 | |
| ⊙ | <i>Hylocomium splendens</i> | 4 | | | 3 | 1 | 2 | 5 | 1 | 1 | | 3 |
| ● | <i>Drepanium cupressiforme</i> | 3 | | 1 | 2 | 2 | | | 1 | | | 3 |
| ● | <i>Dicranum scoparium</i> | 3 | | | 1 | | | 2 | | 2 | 2 | 2 |
| ● | <i>Dicranum undulatum</i> | 2 | 1 | 2 | | | 1 | | | | | |
| ● | <i>Brachythecium rutabulum</i> | 2 | | | | | | 1 | | 1 | | 1 |
| ● | <i>Ptilium crista castrensis</i> | 2 | 2 | | | 3 | 5 | | | | | |
| ⊙ | <i>Rhytidiadelphus squarrosus</i> | 2 | | 1 | | | | 1 | | | 1 | |
| ⊙ | <i>Abietinella abietina</i> | 1 | | | | | | 1 | | | 1 | |
| | Ensemble, espèces | 4 | 4 | 5 | 4 | 4 | 6 | 4 | 5 | 5 | 5 | 5 |

Les facteurs écologiques.

Lumière.

La lumière est un facteur dont l'influence ne peut guère être séparée de l'influence des deux autres facteurs écologiques, notamment de celle de la température et de l'humidité. S'il s'agit des conditions qui règnent en Pologne, la température est proportionnelle à l'intensité de la lumière; au contraire, l'humidité de l'air et du substratum est inversement proportionnelle à l'intensité de la lumière.

Les Muscinées prospèrent facilement dans une amplitude plus étendue des oscillations de l'intensité de la lumière, que celle, habitée par les plantes supérieures.

Nous trouvons dans le travail de Żmuda (87), des données très intéressantes concernant la limite inférieure de la lumière, à laquelle peuvent encore prospérer les Muscinées. Les chiffres qu'il cite sont très inférieurs à ceux que rapportent Wiesner et Lämmermayr (82 et 37) et que Herzog (26) a tout récemment mis en regard et comparé. *Molendoa Sendtneriana* et *Leskella nervosa* s'avancent dans les cavernes des Monts Tatra

jusqu'à $L = 1/2000$ (unités de Bunsen), tandis que la végétation des plantes phanérogames ne dépasse pas $L = 1/370$ (Žmuda, l. c.). Ce phénomène s'explique entre autres par la faculté des Musciniées de produire de la chlorophylle également dans l'obscurité.

Si l'ombre, même très intense, n'empêche pas la végétation des Musciniées de se développer, la lumière exerce sur elles une influence franchement désastreuse. Ce phénomène s'explique aisément lorsqu'on tient compte du fait, qu'une intensité plus forte de la lumière correspond, d'habitude, à une température plus élevée, et en même temps à une évaporation plus intense. L'assimilation peut avoir lieu seulement en présence de l'eau. Par conséquent, si l'ombre ne fait que ralentir le développement des mousses, une lumière trop intense l'arrête souvent complètement. Cette adaptation plus parfaite des Musciniées aux conditions régnant à l'ombre, qu'aux conditions liées à une insolation plus intense, a été observée par Grebe (24) et Sapiéhin (66). Grebe énumère p. ex. 124 espèces skiophiles pour la flore d'Allemagne et cite seulement 53 espèces photophiles. Sapiéhin nomme également 86 espèces skiophiles pour la flore de la Crimée et indique seulement 27 espèces photophiles. Il faut donner un sens particulier au terme russe «swietowynosliwyj» (qui signifie «supportant la lumière»), que Sapiéhin emploie comme synonyme de «photophile».

Les associations que j'ai examinées, se trouvent par conséquent dans des conditions de lumière, que l'on peut appeler «optima». C'est dans les forêts d'arbres feuillus, que ces associations sont particulièrement bien protégées contre une insolation trop intense, par des voutes très épaisses. Elles y trouvent de l'ombrage, qui, du reste, ne saurait être comparé avec l'ombre extrêmement épaisse qu'on trouve dans les forêts tropicales, sans parler, évidemment, de l'ombre dans les cavernes. Mc. Leam donne un exemple extrême, en disant, que l'intensité de la lumière dans la forêt vierge du Sud brésilien équivaut à $L = 1/140$, et davantage.

D'après les moyennes des chiffres, que j'ai obtenus en faisant plusieurs mensurations en juillet et en août 1926 dans la forêt vierge de Białowieża (Parc National), l'intensité de la lumière pendant un temps tout à fait serein atteint $L = 1/50-1/60$ dans le »grud« (*Carpinion betuli*); elle s'élève dans la pineraie

mixte à $L = 1/16 - 1/22$; enfin dans la pineraie composée exclusivement de pin, elle correspond à $L = 1/7 - 1/11$. Comme les espèces faisant partie des associations que j'ai examinées ont été observées par Żmuda dans des conditions de lumière beaucoup moins favorables (p. ex.: *Pleurozium Schreberi* à $L = 1/680$, *Anomodon viticulosus* et *Neckera complanata* à $L = 1/310$), et comme d'autre part, les mêmes espèces habitent également sur des rochers découverts, fortement ensoleillés (voir p. ex. Malta, 39), où l'intensité de la lumière correspond presque à $L = 1$, la définition des conditions de lumière dans le Parc National de la forêt vierge de Białowieża, comme conditions »optima«, devient plus conforme à la vérité.

Toutes mes mensurations de l'intensité de la lumière ont été exécutées à l'aide du photomètre d'Eder-Hecht (20). J'avais intention de les continuer lorsque le temps serait tout à fait serein, pour éviter l'influence des nuages qui représentent un facteur très important, mais font varier l'intensité de la lumière d'une façon très irrégulière. Je dois pourtant remarquer, que quoique la méthode de Rübél (65) dont je me suis servi, eût donné des résultats assez précis, elle ne se prête pas aux recherches biologiques. Pour obtenir des données comparables provenant de plusieurs points d'observation, il faudrait exécuter les mensurations dans tous ces points en même temps. Le manque d'un coefficient qui correspondrait à l'époque de l'année, à certains moments de la journée et au degré de nébulosité, se fait sentir aussi cruellement lorsqu'on applique cette méthode, que lorsqu'on se sert de toute autre, connue jusqu'à présent.

Nous ne disposons malheureusement pas jusqu'à présent d'une méthode exacte et en même temps pratique et commode que nous pourrions appliquer aux recherches dans le terrain (je ne parle naturellement pas des différents types de pyréliomètre ni du spectrophotomètre, inventé par Knuchel (31)) et qui permettrait d'obtenir des chiffres comparables entre eux. La méthode de Wiesner (82) n'est absolument pas applicable chez nous dans le terrain. Cette méthode peut être employée avec succès p. ex. dans les cavernes, où les courbes des oscillations journalières de la lumière ont un tracé régulier (voir les travaux de Żmuda (87), Lämmermayr (37) etc.). On peut encore s'en servir dans les pays où la nébulosité est passagère ou limitée à une cer-

taine époque de l'année. Pourtant en Pologne, où le nombre des jours nuageux dans le courant de l'année atteint le chiffre de 150—160 (Gorczyński, d'après Lencewicz, 34), et où le nombre de jours sereins s'élève à peine à 10, cette méthode donne des résultats tout à fait exacts, mais ne se prêtant pas à une comparaison. En été, lorsque la nébulosité est moyenne (5), l'intensité de la lumière varie non seulement d'heure en heure, mais de minute en minute; elle est différente (surtout dans les forêts sombres) dans des endroits séparés par une distance de quelques centimètres. La méthode de Wiesner est donc, à proprement parler, une méthode trop exacte, car elle enregistre même les changements minima et passagers de l'intensité de la lumière. Elle peut donc rendre en Pologne de plus grands services à la météorologie qu'à la biologie.

La méthode de Steenstrup (71) et la méthode d'Eder-Hecht (celle-ci se rapproche de la première, mais est plus précise), qui donnent les quantités totales de lumière, sont par conséquent préférables. Hilitzer (27) a employé par exemple, la méthode de Steenstrup; les données qu'il a obtenues n'ont pourtant pas de valeur comparée, car les mensurations n'ont été exécutées ni à la même heure, ni le même jour.

La question des mensurations de l'intensité de lumière dans un but écologique, est encore à étudier.

Je n'ai pu enregistrer dans la Forêt vierge de Białowieża que très peu d'observations concernant l'influence directe de la lumière sur la répartition et les modifications morphologiques des mousses épiphytes. La répartition des espèces du genre *Orthotrichum* sur les branches mais non sur les troncs d'arbres dans la forêt épaisse, est sans doute le résultat de l'influence de la lumière, ou peut-être de l'humidité de l'air. On peut également expliquer de deux façons, d'un côté l'absence de *Pylaisia polyantha* dans la forêt, et de l'autre l'abondance de cette espèce aussi bien sur les lisières de la forêt que sur des arbres isolés.

Il est également possible d'observer ces genres sur les troncs des arbres isolés dans les parcs et dans les allées. Ce phénomène s'explique aussi bien par l'influence de la lumière que par une régression devant la trop forte humidité.

Température. En ce qui concerne le rôle de la température, nous pouvons répéter ce que nous avons dit sur l'influence de la

lumière. Les Muscinées peuvent vivre dans une température qui varie entre de très larges limites. L'amplitude de ces variations est certainement plus étendue que celle qu'il est possible de trouver dans la nature, dans les conditions qui règnent en Europe centrale.

Les températures élevées, exerçant une influence nocive sur les plantes, sont très rares et pour ainsi dire exceptionnelles en Europe. Grâce aux propriétés spécifiques de leur plasma, les Muscinées supportent parfaitement, même des températures pareilles. Je peux citer quelques exemples empruntés à la littérature en rapport avec les températures maxima que supportent facilement les Muscinées. Ainsi en juillet, à 16 h. 30 m., Kern a noté sur les pentes des rochers à côté de Terlen (Tyrol), une température de 48° C. dans une touffe de *Grimmia sp.*, à 1 cm. au-dessous de la surface de celle-ci; De Vries (d'après Müller, 48) a pu se rendre compte par une expérience que *Marchantia polymorpha* supporte une température de 44·9° C., sans subir le moindre dommage. En effet, son thalle n'est tué que par une température de 46·4°.

La dessiccation augmente encore la résistance des Muscinées aux températures élevées. Ainsi Mattiolo (d'après Müller 48) a chauffé des touffes sèches de *Grimmia dichotoma* pendant une heure dans une température de 94° C., sans les tuer.

Les températures basses n'exercent pas non plus d'influence nocive sur les Muscinées. Cette opinion est confirmée par la magnifique végétation de Muscinées qu'on voit sur les bords des champs de neige (p. ex. dans les montagnes), soit dans les endroits où la température ne s'élève jamais à plus de quelques degrés au-dessus de zero.

S'il s'agit de températures minima, l'abondance de la flore des Muscinées dans les régions arctiques et dans les zones supérieures des montagnes, est une preuve que même des températures très basses ne les tuent pas. Au Mont Blanc, p. ex., on a constaté une température de — 43° C. comme exceptionnellement basse, et pourtant les Muscinées l'ont supporté sans subir aucun préjudice.

Irmscher (30) a fait des recherches expérimentales sur ce sujet. Il soumettait des Muscinées à des températures très basses et il constata qu'elles revivaient presque toujours. Il put établir,

que la dessiccation augmente la résistance des Muscinées, de la même façon que dans le cas de températures élevées.

Les conditions thermiques dans lesquelles vivent les mousses sylvestres peuvent être considérées comme parfaitement normales pour ces dernières. D'après les expériences de Müttrich, l'amplitude des variations de température dans les hêtraies (*Fageton*) d'Allemagne (données moyennes de 18 années et de 17 points d'observation) est plus petite de 2·2° C. que celle qu'on observe dans les terrains non boisés. Dans les mêmes forêts, le maximum de température est inférieur de 1·6° et le minimum plus élevé de 0·6°, que le maximum et le minimum dans les terrains non couverts de forêts. Dans une forêt d'épicéa (*Piceton*), l'amplitude journalière est plus petite de 2·6° C., dans une pineraie (*Pineton*) elle est plus petite de 1·9° C. que dans les terrains non boisés. Dans la hêtraie (*Fageton*), la température moyenne de l'année est plus basse de 0·1—0·7° C. (d'après Blücher) que dans les terrains non boisés et dans la forêt d'épicéas, elle est inférieure de 0·9—1·3° à ce qu'elle est dans les terrains non couverts de forêts.

Nous ne disposons pas d'études détaillées sur le climat thermique de la forêt vierge de Białowieża. Je n'ai même pas essayé de les entreprendre, car pour avoir une valeur quelconque, les observations concernant la température devraient être effectuées en même temps dans plusieurs endroits à des intervalles réguliers et durant un certain nombre d'années. J'estime cependant que ce facteur joue un rôle moins important chez les Muscinées que la lumière. Les exemples que j'ai cités ci-dessus ne peuvent que confirmer mes suppositions. En particulier, s'il s'agit de la Forêt de Białowieża, il convient d'admettre d'une part par analogie avec les résultats de Müttrich, que la température y est plus tempérée que dans les territoires ouverts qui s'étendent dans le voisinage; d'autre part, les aires géographiques très étendues qu'occupent les Muscinées épiphytes de la Forêt en question, (v. p. 331) sont une preuve qu'elles s'adaptent aussi bien aux conditions thermiques de l'Algérie ou des Canaries, qu'à celles de la Finlande et de la Sibérie du Nord.

Humidité. L'humidité est le facteur le plus important pour les Muscinées, car c'est elle qui décide de leur vie. L'assimilation ne peut avoir lieu qu'en présence d'eau. Celle-ci est moins régu-

lièrement distribuée dans la nature que le second facteur indispensable à l'assimilation, c'est-à-dire la lumière. Autant la lumière (à l'exception de quelques rares types de stations) est presque partout répandue en quantité suffisante pour permettre à l'assimilation de se produire, autant l'eau vient fréquemment à manquer.

Les rapports entre les Muscinées et l'humidité sont tout-à-fait différents de ceux qu'on observe chez les plantes supérieures; on sait qu'abstraction faite de quelques rares exceptions, ces dernières tirent l'eau du sol à l'aide de rhizoïdes. Chez les muscinées, ce processus se produit tout autrement. Les rhizoïdes n'y jouent aucun rôle important. En dehors de quelques genres, les Muscinées sont incapables de se pourvoir d'eau par l'intermédiaire des rhizoïdes. Schimper (70) avait déjà remarqué ce phénomène, en disant que «la mousse se flétrit dans un verre plein d'eau».

Les mousses absorbent l'eau d'habitude par toute la surface extérieure de leurs cellules. La membrane extérieure des cellules des feuilles joue ici le rôle le plus important. Il s'agit là cependant d'un processus purement mécanique, car lorsqu'on met dans de l'eau des Muscinées mortes, elles s'imbibent aussi facilement et aussi rapidement que les Muscinées vivantes.

Cette dernière propriété des Muscinées est la cause qu'elles ne peuvent profiter de l'important réservoir d'humidité que représente le substratum d'une forêt. Elles sont donc dans une situation d'autant plus précaire, que les plantes qui tirant l'eau du sol l'y trouvent également pendant des périodes plus ou moins longues succédant aux précipitations atmosphériques. Les Muscinées ne peuvent en tirer profit que tant que durent ces précipitations. Ce n'est que la vapeur d'eau qu'elles trouvent dans l'atmosphère qui est la seule source d'humidité accessible aux Muscinées.

Pluie. Quoique le nombre de jours avec des précipitations atmosphériques, soit relativement élevé dans la forêt de Białowieża (il atteint le chiffre de 163 d'après Pogańko (60), tandis que Romer (62) le fixe à 144 pour la région des plaines) et quoiqu'elles soient plus abondantes qu'on pourrait s'y attendre, à en juger par leur répartition dans les autres parties de la Pologne, — on s'aperçoit que plus de la moitié des jours de l'année en est privée.

De plus, considérée comme source d'eau, la pluie est un phénomène qui manque de régularité et ne dure que peu de

temps. Il conviendrait de supposer par conséquent chez les Muscinées différents modes d'accomodation (d'adaptation) dans le but de tirer l'eau de pluie le plus rapidement possible et de l'emmagasiner. En effet, en dehors de quelques adaptations destinées à s'imbiber d'eau le plus promptement possible, nous voyons chez les Muscinées épiphytes se manifester une tendance très marquée à se protéger contre l'arrêt des processus vitaux pendant les périodes où l'eau vient à manquer. Elles n'y réussissent cependant pas toujours. Aussi, le trait le plus intéressant des Muscinées épiphytes n'est-il pas donné par le fait de leur adaptation à de petites quantités d'eau, mais il faut le chercher dans l'adaptation qui leur permet de supporter facilement des périodes plus ou moins longues, pendant lesquelles l'eau fait complètement défaut.

Neige et rosée. La neige en voie de fondre remplace l'eau pour les Muscinées. Elle est pour elles d'une autant plus grande importance, que chez les Muscinées l'assimilation se poursuit sans arrêt pendant toute l'année et n'est pas limitée à l'été, comme c'est le cas chez les plantes supérieures de notre climat. Ainsi, on voit plusieurs espèces de Muscinées fructifier en hiver.

La rosée est pour les Muscinées une source d'humidité analogue à l'eau. Plantefol (58) nous a renseigné sur les quantités d'eau relativement considérables que la rosée pouvait fournir à une mousse. Il a étudié ce phénomène sur *Hylacomium triquetrum* et a établi qu'une rosée abondante pouvait faire augmenter la quantité d'eau dans une touffe, du jour au lendemain de 20 — 30% à 100%, ou (dans la région alpestre) de 87% à 233% du poids de la masse sèche.

L'humidité de l'air. On peut la caractériser de plusieurs façons différentes. Les uns la caractérisent par l'humidité relative, les autres par la tension de la vapeur dans l'air, d'autres encore par le déficit de saturation. Ce dernier [v. les résultats des travaux de Müller (46)] paraît avoir la plus grande importance pour les Muscinées, (ce que Szymkiewicz (78) a récemment prouvé); c'est pourquoi je l'ai considéré comme but de mes mensurations.

Les recherches de Müller (46) nous ont appris que les Muscinées disposent de la faculté de condenser la vapeur d'eau lorsque sa tension dans l'atmosphère ambiante est plus élevée que dans leurs cellules. Les échantillons secs ont sensiblement aug-

menté de poids après que Müller les eût placés dans une atmosphère saturée.

La différence entre la tension maximum de la vapeur pour une température donnée et la tension observée, représente précisément le déficit de saturation. Plus celui-ci est petit, plus l'absorption de la vapeur d'eau par les Muscinées est facile et intense. Ce rapport est confirmé par la comparaison des déficits de saturation dans différents pays, pauvres ou abondant en Muscinées, (v. le tableau que donne Szymkiewicz, 78).

Nous savons aujourd'hui que dans les associations végétales,

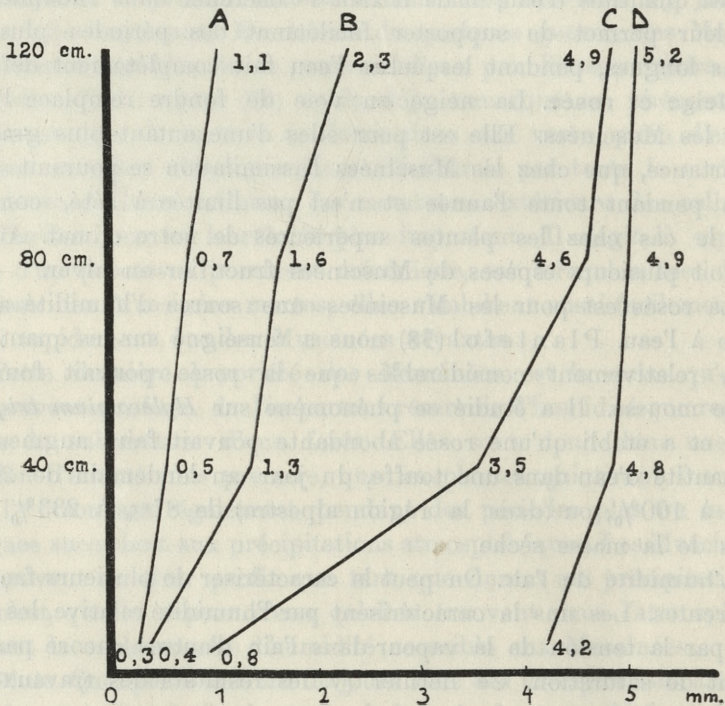


Fig. 1.

Variations de l'humidité de l'air (du déficit de saturation) en sens vertical dans les différents types de forêts.

A — Alneto-Fraxinetum.

C — Carpineto-Piceetum.

B — Carpinetum.

D — Pineto-Quercetum.

l'humidité est répartie dans les strates et qu'elle diminue plus on s'avance vers le haut. Des mensurations concernant cette question

ont été exécutées par Szymkiewicz, Stocker (77), Ch. Plitt (59) et d'autres. J'ai exécuté moi-même plusieurs mensurations dans la chaîne de la Czarnohora (Carpathes orientales) et dans la forêt vierge de Białowieża, en me servant d'un petit psychromètre d'Asmann. J'ai pu constater alors que l'humidité relative diminue (c.-à-d. le déficit de saturation augmente) d'une façon irrégulière, plus le niveau dans lequel on effectue les mensurations s'élève au-dessus du sol. Dans les forêts plus ombreuses, le déficit de saturation est minime (environ de 0.3—0.5 mm.) et n'augmente que très lentement et faiblement plus on monte. Il atteint à peine une valeur de 1 à 2.5 mm. à une hauteur de 120 cm.

Dans les forêts qui s'étendent sur un sol peu perméable et ne donnent que peu d'ombre (p. ex. dans *Piceeton*), le déficit de saturation qui à une hauteur de 2—3 cm. au-dessus du sol atteint la valeur minimum de 0.5—0.8 mm., augmente rapidement plus on monte, et s'élève à 4.8—5.2 mm. à une hauteur de 120 cm. Dans les forêts peu ombreuses couvrant un sol sec, le déficit de saturation varie de la même façon que dans les forêts très humides et sombres, autrement dit, il augmente très peu à mesure qu'on monte, cependant il commence par atteindre la valeur considérable de 4.2—4.8 mm. à une élévation de 2—3 cm. au-dessus du sol.

Les trois types principaux de courbes correspondant aux variations du déficit de saturation dans la forêt vierge de Białowieża, sont représentés dans le tableau ci-joint. Il n'est que très naturel qu'il y ait entre eux toute une gamme de types de transition. J'estime cependant que chaque courbe qu'on peut obtenir en faisant des mensurations dans une forêt quelconque, peut être rangée dans l'un de ces trois types principaux.

La façon dont se comporte la transpiration est analogue. Nous trouvons des données très curieuses, concernant les changements se produisant en sens vertical, dans le travail publié par Charles C. Plitt et L. J. Pessin (l. c.). Ces auteurs ont mesuré la transpiration dans une forêt de *Quercus rubra*, en se servant d'un »sphaerical porous cup atmometer«. J'ai construit une courbe d'après leurs données; or elle est à peu près identique à celles du déficit de saturation.

L'augmentation très lente du déficit de saturation dans les forêts très sombres ainsi que de petites différences entre les valeurs de celui-ci à une hauteur de quelques ou de quelques dizaines de centimètres au-dessus du sol, permettent aux espèces

de Muscinées habitant le sous-bois de s'élaner en sens vertical. J'ai souvent observé dans les hêtraies l'association des espèces

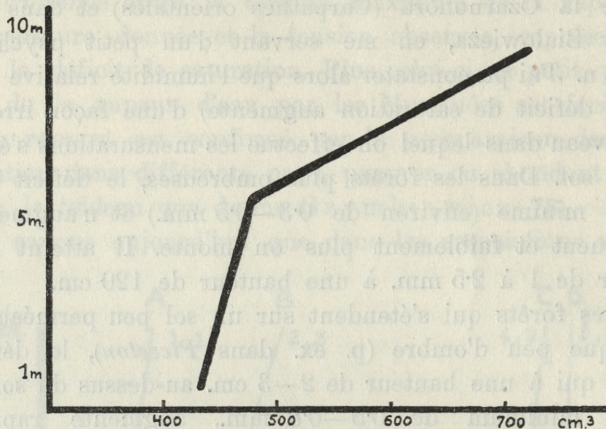


Fig. 2.

Variations de l'évaporation en sens vertical dans une forêt américaine de *Quercus rubra*. (D'après les mensurations de Ch. Plitt et Pessin).

de sous-bois (que j'appelle association de la base du tronc), couvrant les troncs des arbres. Ces associations montent parfois jusqu'à 60 à 80 cm. au-dessus du sol. La détermination de l'humidité de l'air dans ces endroits, a montré que la différence entre le déficit de saturation au niveau de 2—3 cm. et celui au niveau de la limite supérieure de l'association de la base du tronc, ne dépassait que rarement 0.5—0.8 mm. Cette différence insignifiante est une preuve du rapport étroit entre l'humidité de l'air et la distribution des Muscinées. Les espèces mésophytes du sous-bois ne pouvaient monter sur les troncs que dans les endroits où l'humidité était considérable et où elle s'approchait de celle, dans laquelle elles vivaient dans le sous-bois. C'est précisément grâce à cette circonstance qu'elles ont pu monter. Au-dessous d'un certain minimum d'humidité de l'air, on voit apparaître une association purement xérophyte, c'est-à-dire la vraie association épiphyte.

Adaptations biologiques.

Je n'ai pu observer chez les Muscinées épiphytes de la forêt vierge de Białowieża aucune adaptation en rapport avec la lumière ou la température. La chose doit paraître très naturelle.

car les Muscinées ont à leur disposition des quantités suffisantes de lumière et de chaleur pour assurer la marche normale des processus vitaux.

J'ai observé au contraire plusieurs adaptations en rapport avec le bilan de l'eau. J'ai déjà indiqué le caractère xérophyte de la station habitée par les épiphytes. Dans la plupart des cas, les Muscinées épiphytes sont par conséquent des xérophytes de pur type.

On a déjà bien étudié le xérophytisme chez les Muscinées. Dans un ouvrage intitulé »Kryptogamen-Flora der Mark Brandenburg«, Warnstorff (80) s'est occupé spécialement de cette question et Grebe (23 et 24) en a traité tout récemment. Ce dernier auteur est cependant allé un peu loin, car il s'efforce d'expliquer presque tous les caractères morphologiques par des adaptations xérophytes.

Il règne en écologie une confusion d'idée sur la question des xérophytes. Les uns appellent ainsi les plantes propres aux stations pauvres en eau, les autres celles qui habitent des stations même riches en eau, mais pourvues »d'adaptations xérophytiques«, c'est-à-dire, de caractères anatomiques et morphologiques qui augmentent l'afflux de l'eau et en diminuent l'évaporation. Pour éviter ces différences d'opinions, je propose la définition suivante:

»Les xérophytes sont des espèces 1^o pourvues d'adaptations différentes, aussi bien morphologiques qu'anatomiques qui augmentent l'afflux de l'eau et affaiblissent l'évaporation (la transpiration) et qui 2^o, disposent de la faculté de supporter sans aucun dommage des périodes plus ou moins longues de sécheresse complète«.

S'il s'agit de l'eau à l'état liquide dont peuvent disposer les Muscinées, il faut nommer avant tout deux sources, notamment la pluie et la rosée. Comme je l'ai déjà dit, ces sources ne sont accessibles que pendant des périodes plus ou moins courtes. En particulier, les Muscinées ne peuvent tirer profit de la première que tant qu'il pleut. Les adaptations des Muscinées sont destinées avant tout à faciliter l'imbibition de la plus grande quantité d'eau dans un espace de temps aussi court que possible. Examinons à présent ces adaptations.

1) Les Muscinées en général, et les Muscinées épiphytes en particulier, manifestent une tendance très nette à former des agglomérations serrées, sous la forme de touffes. Les individus solitaires sont très rares parmi les Muscinées. Aussi bien les espè-

ces appartenant aux genres *Orthotrichum* et *Ulothia* qui forment des touffes caractéristiques, que les espèces *Anomodon*, *Leucodon*, *Antitrichia*, *Neckera* etc. qui s'étendent en coussins, peuvent facilement retenir de grandes quantités d'eau dans les pseudo-capillaires disposées entre leurs tiges. La touffe représente alors une sorte d'éponge qui s'imbibe facilement d'eau et ne l'évapore que très lentement.

Des adaptations pareilles sont très fréquentes chez les Muscinées épiphytes.

2) J'ai observé dans plusieurs cas que la membrane des cellules des Muscinées épiphytes est plus perméable à l'eau que celle des cellules des espèces qui vivent dans des conditions d'humidité plus avantageuses. Lorsque j'avais mis en même temps dans de l'eau, deux tiges de mousses, dont l'une d'une espèce épiphyte p. ex. *Anomodon*, *Leucodon*, *Antitrichia*, *Orthotrichum* etc., et l'autre d'une espèce habitant de sous-bois, p. ex. *Mnium*, *Bryum*, *Eurhynchium*, *Dicranum undulatum* etc., je voyais les espèces épiphytes s'imbiber d'eau à l'instant, ou du moins après quelques secondes, tandis que chez les mousses de sous-bois, ce processus durait au moins 40—50 secondes, d'habitude même d'avantage.

3) La faculté dont disposent les Muscinées épiphytes, consistant à retenir d'énormes quantités d'eau par rapport au poids de l'individu, est probablement connexe avec le caractère précédent. D'après K. Müller (46) *Neckera pennata* imbibée d'eau pesait 7,1 fois plus que la même touffe sèche et le poids de *Homalia trichomanoides* était 8 fois plus élevé qu'avant l'imbibition.

Cette faculté est bien moins développée chez les Muscinées habitant le sous-bois. D'après les expériences de Cserey (16), *Politrychum formosum* pèse après l'imbibition environ trois fois plus et *Hylocomium splendens* six fois autant qu'avant l'imbibition.

4) En dehors de ces adaptations dont le but consiste à emmagasiner le plus rapidement la plus grande masse d'eau possible, je dois encore noter quelques modes d'adaptation en rapport avec la répartition des épiphytes sur les arbres de la forêt de Białowieża. Les phénomènes que je mentionne ci-dessous, sont le résultat direct d'une tendance très nette à tirer profit le plus pratiquement possible d'une source d'eau aussi inconstante qu'est la pluie. Steinecke (72) avait déjà observé que les Muscinées de la forêt de Białowieża couvrent toujours les parties du tronc sur

lesquelles coule l'eau. La végétation de mousses, plus riche sur les arbres inclinés, devrait être attribuée à la surface de l'écorce tournée vers le haut (voir pl. 49 et 50). Mes observations ne peuvent que confirmer celles de Steinecke. Les exceptions dérogeant à cette règle sont peu nombreuses et plutôt faciles à expliquer par l'intervention d'autres facteurs.

Sur les troncs recourbés, on trouve la plus grande partie d'épiphytes sur le côté des courbures qui est exposé à la pluie ou bien sur le côté, où: 1°) l'inclinaison est plus forte, 2°) l'eau s'écoule moins rapidement, 3°) le temps nécessaire à l'imbibition est plus long.

Nous observons cette distribution des Muscinées sur les figures que reproduit Steinecke, sur celles que donne Olsen (52), enfin sur les miennes (v. pl. 49 et 50). Comme on le voit sur les figures d'Olsen, les associations étudiées par cet auteur, se comportaient de la même façon.

On peut ranger dans la même catégorie d'adaptations, celles qu'on observe avec une grande netteté dans les genres *Neckera* et *Homalia*. Lorsque ces genres vivent sur des troncs verticaux, ils disposent leurs tiges de façon à former une sorte d'auvent. Ces auvents permettent à l'eau de pluie (les gouttes dans la forêt tombent verticalement ou presque verticalement grâce à la force moins grande du vent) d'avoir accès aux feuilles des genres en question (voir les planches). Sur les arbres inclinés, ces auvents n'entourent pas le tronc, mais prennent des formes allongées, (p. ex. la forme d'une parabole), suivant le degré d'inclinaison.

Les espèces *Frullania* et *Radula* adhèrent étroitement à l'écorce par leur thalle et amassent l'eau dans leurs lobes ventraux (auriculæ). Ceux-ci sont parfaitement protégés contre l'évaporation. Il peuvent même donner asile à certaines espèces de Rotifères et abriter leur milieu vital.

Répartition écologique des épiphytes.

(Tableaux 9 et 10).

D'après mes observations, la plupart des Muscinées constituant des associations épiphytes, sont intimement liées à la station spécifique que représente l'écorce des arbres vivants. Dans des cas exceptionnels, j'ai observé ces espèces sur des substratums

dont les caractères étaient diamétralement opposés, par exemple sur le sol, dans le tapis végétal du sous-bois etc. Il a trop peu été question jusqu'à présent de ce rapport tellement digne d'attirer l'attention et si l'on en a parlé, on a trop peu insisté sur son importance.

Comme mes observations n'embrassent que les quelques dernières années, comme elles ne s'étendent qu'à des terrains relativement peu vastes, comme enfin on chercherait en vain dans la littérature des données plus précises sur l'épiphytisme obligatoire de certaines espèces, j'ai résolu de consulter toute la littérature floristique accessible, concernant la répartition écologique des Muscinées. En dehors des données concernant la Pologne, j'ai tenu compte également de celles qui se rapportent à la répartition écologique des Muscinées épiphytes en Russie (y compris la Sibérie), en Scandinavie, en France, en Suisse, en Allemagne et en Autriche. Je n'ai cependant pas réussi à trouver de données correspondantes concernant les autres pays.

La comparaison des données en question a entièrement confirmé mes observations personnelles. Il en résulte, que pour toutes les espèces des mousses connues dans la flore épiphyte de la Forêt vierge de Białowieża, l'écorce des arbres vivants constitue la station principale et le milieu vital fondamental. Le pour-cent d'espèces exclusivement épiphytes n'est cependant pas très élevé. La plupart des espèces peut vivre aussi sur d'autres substratums p. ex. sur des pierres, sur des rochers (21 espèces sur 23), voire même sur le sol (2 espèces sur 31). Ainsi que les auteurs s'accordent à le dire, ces changements de substratum n'ont lieu que dans des cas exceptionnels. Malheureusement, les données concernant la distribution écologique des Muscinées qu'on trouve dans leurs travaux, sont très inexactes. La plupart se contentent de nommer les substratums ou les espèces d'arbres, sur lesquels on a observé la présence d'une certaine espèce de mousse. Il est très rare de trouver des renseignements précis quels substratums sont préférés par une certaine espèce de mousse et sur lesquels elle ne se trouve que rarement et exceptionnellement.

M'appuyant sur les données tirées de la littérature et sur mes observations personnelles, j'ai essayé d'établir et de comparer la fréquence de l'apparition des Muscinées épiphytes de la Forêt vierge de Białowieża dans d'autres genres de substratums, c'est-

à dire sur les pierres et sur le sol, qui sont des substratums spécifiques et très différents du type que représente l'écorce des arbres vivants. Les résultats de ces recherches ont été réunis dans le tableau 9. Nous y voyons à gauche les données que je dois à mes observations personnelles enregistrées dans la forêt vierge de Białowieża et dans les autres localités que j'ai déjà énumérées. Nous avons réuni dans la partie droite du tableau, les données que nous avons tirées de la littérature.

L'accord parfait entre les données réunies dans les deux parties du tableau nous permet de supposer qu'il est l'expression de rapports se répétant régulièrement dans la nature.

En outre, cette façon épiphyto-épilithique de vivre n'est pas propre aux espèces particulières, car elle caractérise des genres et des familles entières. Non seulement la plupart des espèces des genres *Orthotrichum* et *Ulotha* sont épiphytes, mais toute la famille des *Orthotrichacées* a visiblement une tendance à l'épiphytisme. On trouve des rapports semblables dans d'autres familles représentées dans la flore épiphyte de la forêt vierge de Białowieża. Seules les familles des *Hypnacées* avec le genre *Pylaisia*, des *Dicranacées* avec le genre *Orthodicranum* et *Dicranum* et la famille des *Brachytheciacees* avec le genre *Homalothecium*, constituent une exception à cet égard. Néanmoins, quoique la tendance à l'épiphytisme ne se manifeste pas dans ces familles, les genres qui en représentent deux dans la flore de la Forêt, notamment *Homalothecium* et *Pylaisia*, sont purement épiphyto-épilithes. Ce ne sont que les genres *Orthodicranum* et *Dicranum* qui constituent une exception dans le vrai sens du terme.

Je me suis intéressé ensuite à la question de savoir quel est le degré de la constance écologique, notamment s'il existe un rapport plus déterminé et constant entre l'épiphyte et son hôte et quel est le degré de cette liaison. L'étude de la distribution géographique des Muscinées épiphytes (voir page 329 et les suiv.) et la comparaison de leurs aires géographiques avec les aires des espèces d'arbres représentées dans la forêt vierge de Białowieża, m'ont appris que les aires des épiphytes sont sans exception beaucoup plus étendues que celles des arbres-hôtes. Je ne fus par conséquent nullement étonné, de ne trouver dans la forêt vierge de Białowieża aucune espèce épiphyte particulièrement et uniquement liée à une seule espèce d'arbre.

TABLEAU 9.

Répartition écologique des Muscinées épiphytes.

| En Pologne (d'après les observations de l'auteur) | | | En Europe (d'après les données empruntées à la littérature) | | | |
|--|-------|-----|--|--------|-------|-----|
| Ecorce | roche | sol | | Ecorce | roche | sol |
| c | — | — | Dicranum viride | c | r | rr |
| cc | r | rr | Orthodicranum montanum | c | r | rr |
| c | — | — | „ flagellare | c | r | rr |
| c | — | — | Ulota Ludwigii | c | — | — |
| c | — | — | „ crispula | c | — | — |
| c | rr | — | „ ulophylla | c | rr | — |
| c | — | — | „ Bruchii | c | rr | — |
| c | — | — | Stroemia obtusifolia | c | rr | — |
| cc | r | — | Orthotrichum speciosum | c | r | — |
| c | — | — | „ striatum | c | r | — |
| c | rr | — | Leskea polycarpa | c | c | — |
| cc | c | — | Anomodon longifolius | c | r | — |
| c | r | — | „ attenuatus | c | r | rr |
| cc | c | — | „ viticulosus | c | r | rr |
| cc | — | — | Neckera pennata | c | r | — |
| cc | c | — | „ complanata | c | c | — |
| cc | r | rr | Homalia trichomanoides | c | r | rr |
| cc | c | — | Leucodon sciuroides | c | r | — |
| c | r | — | Antitrichia curtipendula | c | r | rr |
| c | r | — | Pylaisia polyantha | c | r | — |
| e | c | — | Isoetecium myurum | c | c | rr |
| c | r | — | Homalothecium sericeum | c | c | — |
| c | c | — | Drepanium cupressiforme var. filiforme | c | rr | — |
| cc | c | — | Metzgeria furcata | c | r | rr |
| c | c | c | Plagiochila asplenioides | r | r | c |
| c | r | — | Lepidozia reptans | c | r | c |
| c | rr | — | Ptilidium pulcherrimum | c | rr | o |
| c | c | — | Radula complanata | c | r | rr |
| c | c | — | Madotheca platyphylla | c | c | rr |
| c | r | — | Frullania dilatata | c | r | rr |
| c | r | — | Lejeunea cavifolia | c | r | rr |

cc — très commun

c — commun

r — rare

rr — très rare

— — non observé.

Toutes les espèces (à l'exception de *Plagiochila asplenioides* et *Lepidozia reptans*) sont par conséquent épiphytes obligatoires.

Il m'a été pourtant permis d'établir une différence entre la végétation épiphyte des Conifères (il s'agissait du Pin *Pinus silvestris*, du Sapin *Abies alba*, de l'Épicéa, *Picea excelsa* et du Mélèze, *Larix polonica*) et celle des arbres feuillus. Parmi ces derniers, j'ai constaté également une différence entre la végétation épiphyte de l'écorce lisse (par ex. celle de *Carpinus betulus*) et la végétation de l'écorce à fissures (p. ex. celle d'*Acer platanoides*, de *Fraxinus excelsior* etc.). Cette différence est pourtant plutôt quantitative que qualitative.

Les limites très nettes sont ici fort rares, comme partout d'ailleurs dans les associations végétales. Le nombre des espèces qui préfèrent l'écorce des arbres feuillus et qu'on trouve très rarement sur celle des Conifères, est cependant assez considérable (voir le tableau 10). La différence entre les associations épiphytes du Charme (*Carpinus betulus*) et entre celles qui vivent sur les arbres à écorce fendillée, se manifeste avant tout par le fait que *Leucodon sciuroides* est plus fréquent sur l'écorce lisse et *Anomodon viticulosus* sur l'écorce fendillée. Néanmoins, on peut trouver aussi bien *Leucodon sciuroides* sur *Acer platanoides* qu'*Anomodon viticulosus* sur *Carpinus*.

La façon dont se comporte le Bouleau (*Betula verrucosa* et *Betula pubescens*) est très curieuse. La végétation épiphyte de cet arbre est la même que celle des Conifères. Cette ressemblance étrange est très intéressante. On peut s'en rendre compte en examinant les tableaux des relevés 1—8. L'inventaire floristique, presque identique dans tous les relevés, est très différent de l'inventaire des associations épiphytes des autres espèces d'arbres feuillus. Il serait trop difficile d'expliquer les causes d'une ressemblance pareille. Je me suis donc borné pour le moment à établir son existence.

Je me suis occupé ensuite du rapport entre les associations épiphytes et les associations de la forêt. J'ai tâché de faire des relevés dans des forêts représentant des types très différents. J'ai travaillé aussi bien dans les peuplements mélangés que dans les peuplements purs. J'indique du reste à côté de chaque relevé, de quel type de peuplement il provient. En définitive, je n'ai pu observer aucun rapport de dépendance entre les peuplements (c'est-à-dire entre les associations de la forêt) et les vraies associations épiphytes, qui se trouvent dans les forêts. Au contraire

TABLEAU 10.

L'apparition des Muscinées épiphytes sur l'écorce des arbres feuillus et sur celle des Conifères.

| Dans la forêt vierge de Białowieża (d'après les observations de l'auteur) | | En Europe (d'après les données empruntées à la littérature) | | |
|---|----------------------------------|---|-----------|-----------------|
| Arbres feuillus (abstraction faite du bouleau) | Conifères (y compris le bouleau) | | Conifères | Arbres feuillus |
| r | r | Dicranum viride | r | c |
| — | c | Orthodicranum montanum | c | — |
| — | r | „ flagellare | c | — |
| c | — | Ulota Ludwigii | — | c |
| c | c | „ crispula | x | c |
| r | — | „ ulophylla | ? | ? |
| c | r | „ Bruchii | r | c |
| c | — | Stroemia obtusifolia | — | c |
| c | — | Orthotrichum speciosum | — | c |
| c | — | „ striatum | — | c |
| c | — | Leskea polycarpa | — | c |
| c | — | Anomodon longifolius | — | c |
| c | — | „ attenuatus | — | c |
| c | — | „ viticulosus | — | c |
| c | c | Neckera pennata | r | c |
| c | r | „ complanata | r | c |
| c | — | Homalia trichomanoides | — | c |
| c | — | Leucodon sciuroides | — | c |
| — | — | Antitrichia curtipendula | — | c |
| c | — | Pylaisia polyantha | — | c |
| c | — | Isothecium myurum | — | c |
| c | — | Homalothecium sericeum | — | c |
| — | c | Drepanium cupressiforme var. filiforme | c | — |
| c | c | Metzgeria furcata | — | c |
| c | c | Plagiochila asplenioides | c | c |
| rr | c | Lepidozia reptans | c | r |
| rr | c | Ptilidium pulcherrimum | c | r |
| c | c | Radula complanata | c | c |
| — | — | Madotheca platyphylla | — | c |
| c | c | Frullania dilatata | c | c |
| c | c | Lejeunea cavifolia | c | c |

Explication des abréviations.

c — commun

r — rare

rr — très rare

— — non observé.

les associations de la base du tronc, sont visiblement liées aux associations de la forêt. On trouve par conséquent sur la base du tronc du chêne dans une pineraie (*Pinion*), *Pleurozium Schreberi*, *Ptilium crista castrensis*, *Hylocomium splendens* etc. soit, les mêmes espèces que sur le pin. Ces espèces sont caractéristiques pour le sous-bois de la pineraie. Sur la base du tronc du chêne dans une charmeraie, ou dans une forêt, où le charme domine dans le peuplement, l'association de la base du tronc se compose de *Mnium*, *Catharinaea*, *Eurhynchium striatum* etc. c'est-à-dire d'espèces caractéristiques pour le sous-bois de la charmeraie. Néanmoins, l'association épiphyte est la même sur les deux chênes en question; aussi bien sur celui de la pineraie que sur celui de la charmeraie.

Nous ne trouvons également aucune différence entre les associations de la base du tronc d'un épicéa dans une pineraie et les associations de la base du tronc de la même espèce d'arbre dans une charmeraie, comme nous n'en observons pas dans une forêt composée uniquement d'épicéas. Les tableaux des relevés en fournissent la preuve.

Et pourtant, l'épicéa et le charme qui poussent côte à côte dans une charmeraie et font partie de la même association de forêt, ont toujours (autant que j'ai pu m'en rendre compte par mes propres observations) une végétation différente, composée de vraies épiphytes.

Il n'existe par conséquent, d'après mes observations, aucun rapport d'organisation et aucune dépendance sociologique entre les associations de la forêt et les associations épiphytes. On ne trouve un rapport de ce genre qu'entre les groupes des arbres [d'une part les arbres feuillus excepté le Bouleau (*Betula verrucosa* et *B. pubescens*) et de l'autre les Conifères, y compris le Bouleau] — et les associations épiphytes. Cette liaison est constante dans les associations sylvestres les plus différentes.

La distribution géographique des Muscinées épiphytes.

(Tableau 11 et planche 51 et 52).

J'ai voulu me rendre compte si parmi les Muscinées épiphytes de la forêt de Białowieża, on ne pouvait observer la prédominance d'un élément géographique quelconque. A cet effet, j'ai passé en revue la distribution des Muscinées épiphytes sur le

TABLEAU 11.
Les limites supérieure et arctique des aires des Muscinées épiphytes.

| | Limite supérieure dans les Alpes (d'a- près Amann, Roth et Müller) en mè- tres | Limite arctique en Scandinavie (d'après Brot- herus et Müller) |
|--|--|---|
| <i>Dicranum viride</i> | 2130 | ? |
| <i>Orthodicraum montanum</i> | 2500 | 70° |
| „ <i>flagellare</i> | 2000 | 64°30' |
| <i>Ulotia Ludwigii</i> | 1390 | ? |
| „ <i>crispula</i> | 1400 | 68°08' |
| „ <i>ulophylla</i> | 1700 | 62°13' |
| „ <i>Bruchii</i> | 1450 | 69°40' |
| <i>Stroemia obtusifolia</i> | 1670 | 69°23' |
| <i>Orthotrichum speciosum</i> | 2130 | ? |
| „ <i>striatum</i> | 2000 | 70° |
| <i>Leskea polycarpa</i> | 700 | 63°10' |
| <i>Anomodon longifolius</i> | 1700 | 69°10' |
| „ <i>attenuatus</i> | 1900 | 63°45' |
| „ <i>viticulosus</i> | 2000 | 69°30' |
| <i>Neckera pennata</i> | 1300 | 60°09' |
| „ <i>complanata</i> | 1600 | 69° |
| <i>Leucodon sciuroides</i> | 2540 | 63° |
| <i>Antitrichia curtispindula</i> | 2000 | 63°71' |
| <i>Pylaisia polyantha</i> | 1430 | 70° |
| <i>Homalia trichomanoides</i> | 1400 | 69°30' |
| <i>Isothecium myurum</i> | 2300 | 67°17' |
| <i>Homalothecium sericeum</i> | 2680 | 70°20' |
| <i>Drepanium cupressiforme</i> | 3260 | 70°40' |
| <i>Metzgeria furcata</i> | limite des arbres | Laponie |
| <i>Plagiochila asplenioides</i> | 2500 | Laponie |
| <i>Lepidozia reptans</i> | ? | Finlande |
| <i>Ptilidium pulcherrimum</i> | 2200 | 70° |
| <i>Radula complanata</i> | ? | ? |
| <i>Frullania diatata</i> | 1800 | 70° |
| <i>Madotheca platyphylla</i> | 2000 | 68° |
| <i>Lejeunea cavifolia</i> | 2500 | 67°30' |

globe terrestre. Cette tâche n'était pas facile, car nous manquons toujours de listes exactes, concernant la répartition géographique des différentes espèces. Des revues pareilles n'existent même pas pour l'Europe, sans parler des pays extraeuropéens.

Je dus donc consulter la littérature floristique à ma disposition, avant tout les ouvrages de Brothérus (13 et 14), Roth (63), Mönkemeyer (42), Warnstorf (80 et 81), Amann (2), Husnot (28, 29), Müller (49), Stephani (73), ainsi qu'une quantité de travaux de moindre importance, concernant la distribution des Muscinées dans le territoire de la Pologne et dans les pays voisins.

Je ne veux pas exposer ici les résultats de ces investigations. Je les publierai à une autre occasion, quand je m'occuperai plus particulièrement des aires occupées par les Muscinées. Quoique cette revue n'eût pas été suffisante pour construire des cartes, car la littérature qui m'était accessible offrait des fortes lacunes, elle m'a cependant permis de me faire une idée générale sur les territoires occupés par les aires des espèces particulières.

Toutes les espèces, sans exception, qui entrent dans la composition des associations épiphytes de la forêt vierge de Białowieża, ont des aires géographiques très étendues. Une seule espèce (*Anomodon longifolius*) est limitée au continent eurasiatique; toutes les autres sont réparties au moins dans deux continents.

26 espèces sur 31 s'étendent à l'Ouest jusque dans l'Amérique du Nord, 18 sur 31 atteignent à l'Est la Sibérie et 15 la Chine, le Japon et l'île de Sachalin. On voit 10 espèces atteindre l'Afrique du Nord (Algérie, Tunisie, Maroc); 2 espèces ont été signalées en Tasmanie et 1 espèce en Nouvelle-Zélande.

Lorsqu'on compare les aires occupées par les différentes espèces, il est possible d'établir quatre types. Le premier est une aire cosmopolite. *Metzgeria furcata* et *Drepanium cupressiforme* dont les aires s'étendent presque à tout le globe, sont de bons exemples de ce type (v. pl. 51 et 52). Le second type, le plus fréquent parmi les Muscinées épiphytes de la forêt vierge de Białowieża, est représenté par l'aire holoarctique. Il comprend l'Amérique du Nord et l'Asie du Nord (d'habitude y compris l'Himalaya), la Chine et le Japon au sud. Je peux nommer comme exemples de ce type: *Neckera pennata* et *Radula complanata* (planche 51).

Le troisième type correspond à l'aire eurasiatique. Il s'écarte des types précédents par le fait d'éviter à l'ouest, l'Amérique du Nord. Parmi les espèces examinées, on le rencontre très rarement. Il est seulement représenté par *Anomodon longifolius* et *Frullania dilatata*. Cette dernière espèce atteint à l'Ouest les îles Canaries et Madère (voir pl. 52).

Le quatrième type est représenté par l'aire atlantique. Il comprend l'Amérique du Nord, puis l'Europe occidentale et centrale. Les éléments qu'il est possible de ranger dans ce type, ne dépassent jamais à l'Est la ligne qui s'étend de la Finlande, passe ensuite par le gouvernement de Moscou et aboutit au Caucase. Ils évitent cependant soigneusement d'habitude le plateau de la Russie centrale et la Sibérie. S'ils pénètrent dans l'intérieur du continent asiatique ce n'est que par le Caucase, l'Afghanistan et l'Himalaya (voir pl. 51).

L'étendue si grande des aires géographiques occupées par les Muscinées épiphytes de la forêt vierge de Białowieża est d'autant plus inattendue, que sur douze espèces d'arbres les plus importantes qu'on trouve dans les peuplements de la Forêt et qui servent de substratum aux associations épiphytes, on n'en rencontre aucune en Amérique du Nord, et que trois espèces seulement (*Populus tremula*, *Alnus glutinosa* et *Quercus pedunculata*) sont connues en Afrique du Nord, tandis que trois autres pénètrent en Asie jusqu'au Japon (*Pinus silvestris*, *Betula verrucosa* et *Ulmus montana*).

Dans ces conditions on ne saurait parler de certaines espèces de Muscinées liées exclusivement à certaines espèces d'arbres. Même s'il était possible de constater dans le territoire de la Pologne ou dans celui de l'Europe, une liaison étroite constante entre l'épiphyte et l'hôte, cette même espèce en Amérique du Nord ou en Tasmanie devrait chercher un autre hôte, ou bien passer sur un autre genre de substratum.

Nous ne savons malheureusement rien sur la répartition écologique dans les pays extra-européens, des espèces que j'ai étudiées.

Muscinées (Bryophyta) épiphytes de la Pologne 333

Les éléments géographiques parmi les Muscinées épiphytes de la forêt vierge de Białowieża.

| | |
|--------------------------|---------------------------|
| Éléments cosmopolites | Éléments atlantiques |
| Ulotia ulophylla | Dicranum viride |
| Antitrichia curtipendula | Ulotia Ludwigii |
| Drepanium cupressiforme | „ crispula |
| 4. Metzgeria furcata | „ Bruchii |
| | Orthotrichum striatum |
| Éléments eurasiatiques | Anomodon attenuatus |
| Anomodon longifolius | Neckera complanata |
| 2. Frullania dilatata | Isothecium myurum |
| | Homalothecium sericeum |
| | 10. Lejeunea cavifolia |
| | Éléments holoarctiques |
| Orthodicranum montanum | Pylaisia polyantha |
| „ flagellare | Homalia trichomanoides |
| Stroemia obtusifolia | Plagiochila asplenioides |
| Orthotrichum speciosum | Lepidozia reptans |
| Leskea polycarpa | Ptilidium pulcherrimum |
| Anomodon viticulosus | Radula complanata |
| Neckera pennata | 15. Madotheca platyphylla |
| Leucodon sciuroides | |

Si nous rangeons les Muscinées épiphytes de la forêt de Białowieża d'après leurs aires, en les classant comme éléments géographiques, nous obtiendrons les taux suivants:

| | | |
|----------------------------------|------------|-------|
| Éléments holoarctiques | 15 espèces | 48,4% |
| „ atlantiques | 10 „ | 32,3% |
| „ cosmopolites | 4 „ | 12,9% |
| „ eurasiatiques | 2 „ | 6,4% |

Il ne saurait être question comme nous le voyons, d'une prédominance d'un élément géographique quelconque dans la Flore de mousses épiphytes de la Forêt vierge de Białowieża.

L'aire maximale des épiphytes dans le Nord (en Scandinavie) et dans les Alpes, offre un grand intérêt. J'ai pu réunir des données concernant 24 espèces. J'ai puisé mes ren-

seignements sur les Hépatiques dans les études de Müller (49) et de Stephani (73) et j'ai trouvé dans Brotherus (14), les données concernant les aires des Mousses en Scandinavie ainsi que dans A mann (2) et dans Roth (63) les renseignements sur leurs aires dans les Alpes. Lorsque les chiffres dans A mann et dans Roth n'étaient pas concordants, comme c'était du reste assez souvent le cas, je tenais compte des chiffres plus élevés. On trouvera dans le tableau 11 les données que j'ai ainsi réunies.

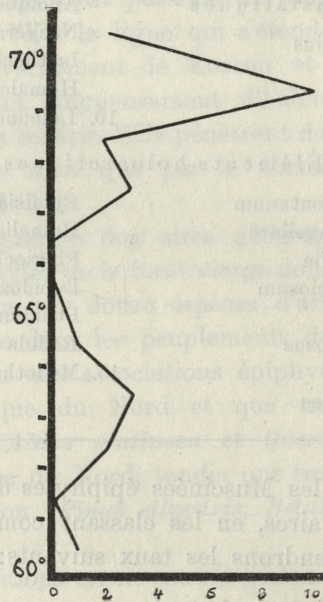


Fig. 3.

Diminution du nombre des espèces de Muscinées épiphytes entre le 60° et 70° degré de latitude nord en Scandinavie (d'après Brotherus et Müller).

Nous voyons par conséquent que la diminution du nombre des espèces est irrégulière, lorsqu'on s'avance du Sud au Nord. On trouve entre le 60° et le 67° degré de latitude n., les limites des aires de 7 espèces et entre le 67° et le 70°, celles de 15 autres. La diminution du nombre d'espèces est alors quatre fois plus forte dans la partie septentrionale que dans la partie méridionale de la péninsule scandinave. Aucune espèce de Muscinées épiphytes qu'on trouve dans la forêt vierge de Białowieża, ne pénètre cependant au-delà de la limite nord de la péninsule scandinave. On peut

fort bien mettre ce fait en rapport avec la limite nord de la forêt (v. Drude 18, Hayek 25, Brockmann-Jerosch 12), quelle atteint en Scandinavie le 70° degré de latitude n. environ (v. la fig. 3).

On se trouve en présence des mêmes rapports dans les Alpes. Lorsqu'on étudie une après l'autre (en sens vertical) les zones de 200 m. et commence par la zone la plus élevée, autrement dit par celle entre 3260 et 3200 m. (la limite supérieure de *Drepanium cupressiforme* qui s'avance le plus loin dans les montagnes et vers le Nord correspond à une altitude de 3260 m.), on obtient les chiffres suivants indiquant le nombre des espèces qui font leur apparition à mesure qu'on descend: dans la zone comprise

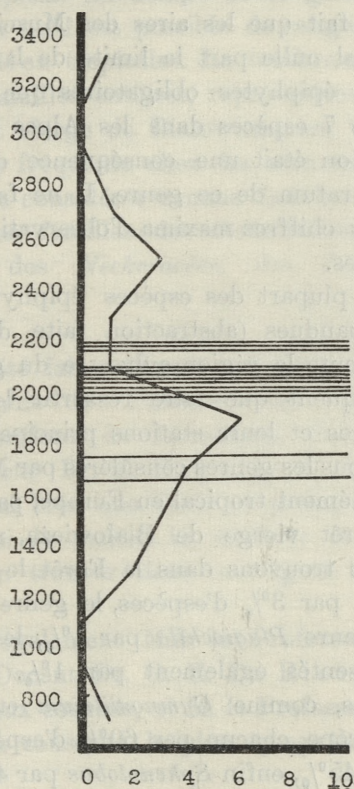


Fig. 4.

Diminution du nombre des espèces de Muscinées épiphytes dans les zones verticales dans les Alpes (d'après Amann et Roth).

Explication: les lignes horizontales représentent les limites supérieures de la forêt dans les différentes parties des Alpes (d'après De Martonne).

entre 2800 et 2600 m. on voit apparaître 3 espèces, puis 1, 1, 6, 4, 3, 2, 0, 0, 1 espèces etc., pour chaque zone de 200 m. Ainsi l'apparition, respectivement la réduction du nombre des espèces épiphytes fait un saut brusque entre 1800 et 2000 m. L'intensité de ce saut diminue régulièrement jusqu'à l'altitude de 1200 m. (v. la fig. 4). On peut s'expliquer sans difficulté ce phénomène, si l'on tient compte du fait que la limite supérieure de la forêt passe dans les Alpes précisément entre 1800 et 2000 m. (De Martonne, 40).

Il existe par conséquent un rapport topographique et géographique bien défini entre les aires des différentes espèces de Muscinées épiphytes et la limite supérieure de la forêt. Ce rapport se manifeste par le fait que les aires des Muscinées épiphytes ne dépassent en général nulle part la limite de la forêt. Sur 24 espèces de Muscinées épiphytes obligatoires que j'ai examinées, je n'ai pu trouver que 7 espèces dans les Alpes au-dessus de cette limite. Cette extension était une conséquence de leur faculté de passer sur un substratum de ce genre. Il ne faut pas oublier que j'avais affaire à des chiffres maxima d'observations rares, souvent même exceptionnelles.

D'autre part, la plupart des espèces épiphytes de la forêt de Białowieża sont répandues (abstraction faite des forêts tropicales) dans presque toute la région sylvestre du globe. Ces faits ne peuvent par conséquent que faire ressortir les liens entre les épiphytes obligatoires et leurs stations principales.

La présence de tous les genres considérés par Müller (47) comme représentants de l'élément tropical en Europe, parmi les hépatiques épiphytes de la forêt vierge de Białowieża, ne peut que nous frapper. Ainsi nous trouvons dans la Forêt le genre *Radula* représenté en Europe par 3% d'espèces, le genre *Madotheca* représenté par 5%, le genre *Plagiochila* par 1%, les genres *Lejeunea* et *Frullania* représentés également par 1%. Au contraire, les genres holarctiques, comme *Gymnomitrium* et *Marsupella* sont représentés en Europe chacun par 60% d'espèces, *Lophozia* par 56%, *Scapania* par 45%, enfin *Sphenolobus* par 43%. On ne trouve aucun de ces genres dans la forêt vierge de Białowieża.

Seul, le genre *Ptilidium*, constitue une exception parmi les hépatiques épiphytes de la Forêt. *Ptilidium* (5 espèces connues sur le globe) est lié à la région holarctique et la plupart de ses

espèces habitent le Japon (4 espèces). Ce genre est inconnu au Sud des tropiques. Néanmoins, le genre *Metzgeria* que Müller considère comme un élément holoarctique, n'en est pas un. Nous connaissons en Europe 5 espèces sur le nombre total de 64, qui appartiennent à ce genre. En Afrique tropicale, en Asie, en Océanie et en Amérique, il compte en tout 47 espèces, chiffre qui correspond à 71·8%, soit à une très forte majorité. Ces données nous autorisent à ranger le genre *Metzgeria* à côté des genres *Radula* et *Madotheca* et à le considérer comme représentant l'élément tropical.

Les rapports sont différents en ce qui concerne les Mousses. Nous ne pouvons considérer que *Neckera* comme genre représentant l'élément tropical. En dehors de ce genre, ce n'est qu'*Orthotrichum* et *Ulotha* qu'il est possible de ranger parmi les représentants des familles tropicales. La tendance à l'épiphytisme qui caractérise des familles entières, représentées dans la flore épiphyte de la forêt vierge de Białowieża, est très frappante. Cette tendance est plus fréquente chez les mousses, que chez les Hépatiques. On peut considérer comme familles représentant le type épiphyte pure, les familles des *Orthotrichacées*, des *Leskeacées*, des *Thudiacées*, des *Neckeracées*, des *Leucodontacées* et des *Lembophyllacées*.

Ce travail a été fait à l'Institut de Botanique systématique et de Phytogéographie de l'Université de Varsovie, partiellement, grâce aux subventions de l'Académie Polonaise des Sciences. A M. le Professeur Dr. B. Hryniewiecki je dois l'initiative de ce travail aussi bien que l'aide et protection dans mes études. Il a été pour moi le maître le meilleur et le plus bienveillant. Qu'il veuille bien trouver dans ces lignes le témoignage de ma reconnaissance.

Je remercie également MM. le Professeur Dr. Wl. Szafer (Cracovie) et le Docteur Dr. G. E. Du Rietz (Uppsala) qui m'ont prêté leurs précieux conseils, et M. le Professeur Dr. J. Paczowski (Poznań) qui m'a conservé le plus sympathique accueil à Białowieża.

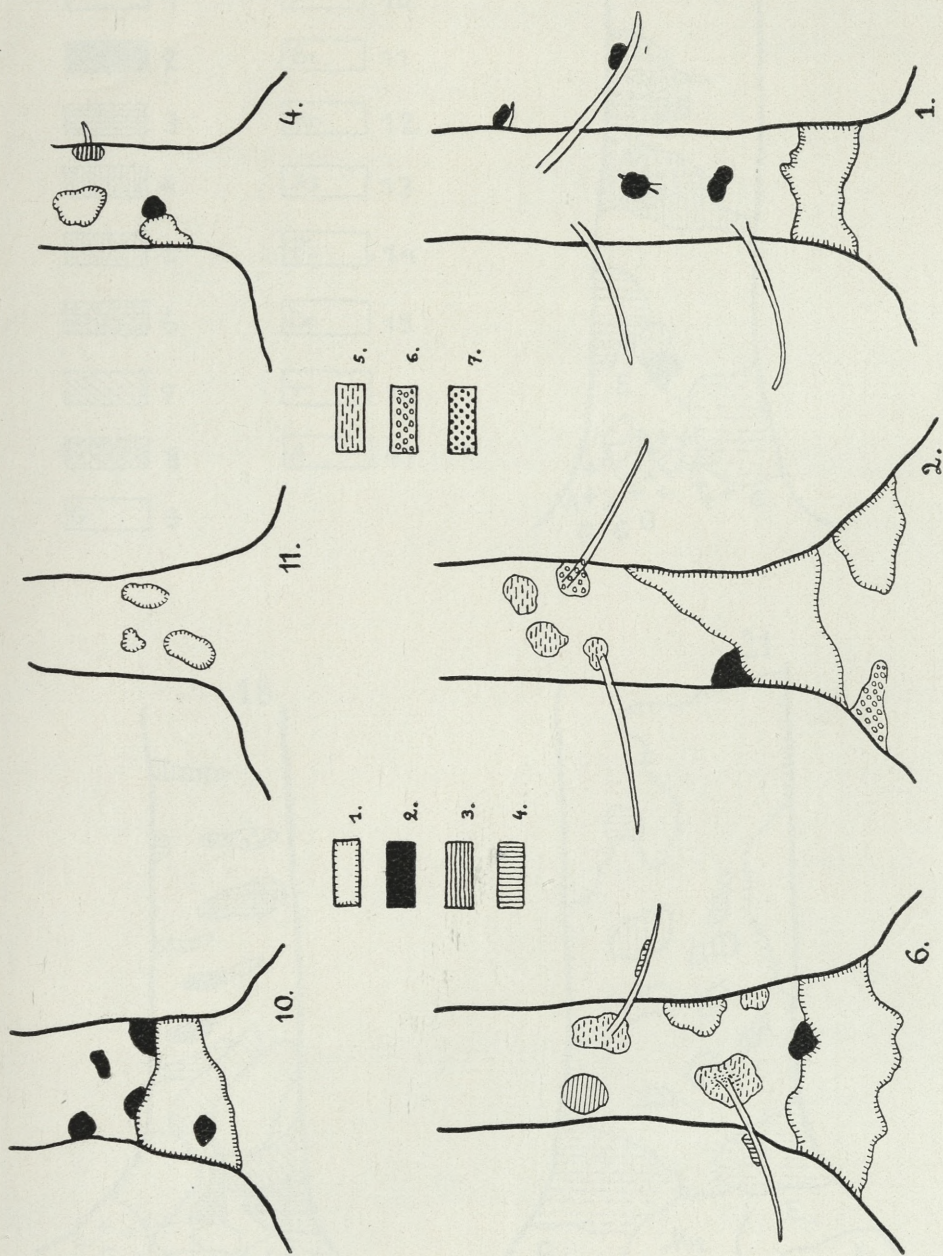
Institut de Botanique systématique et de Phytogéographie de l'Université de Varsovie.

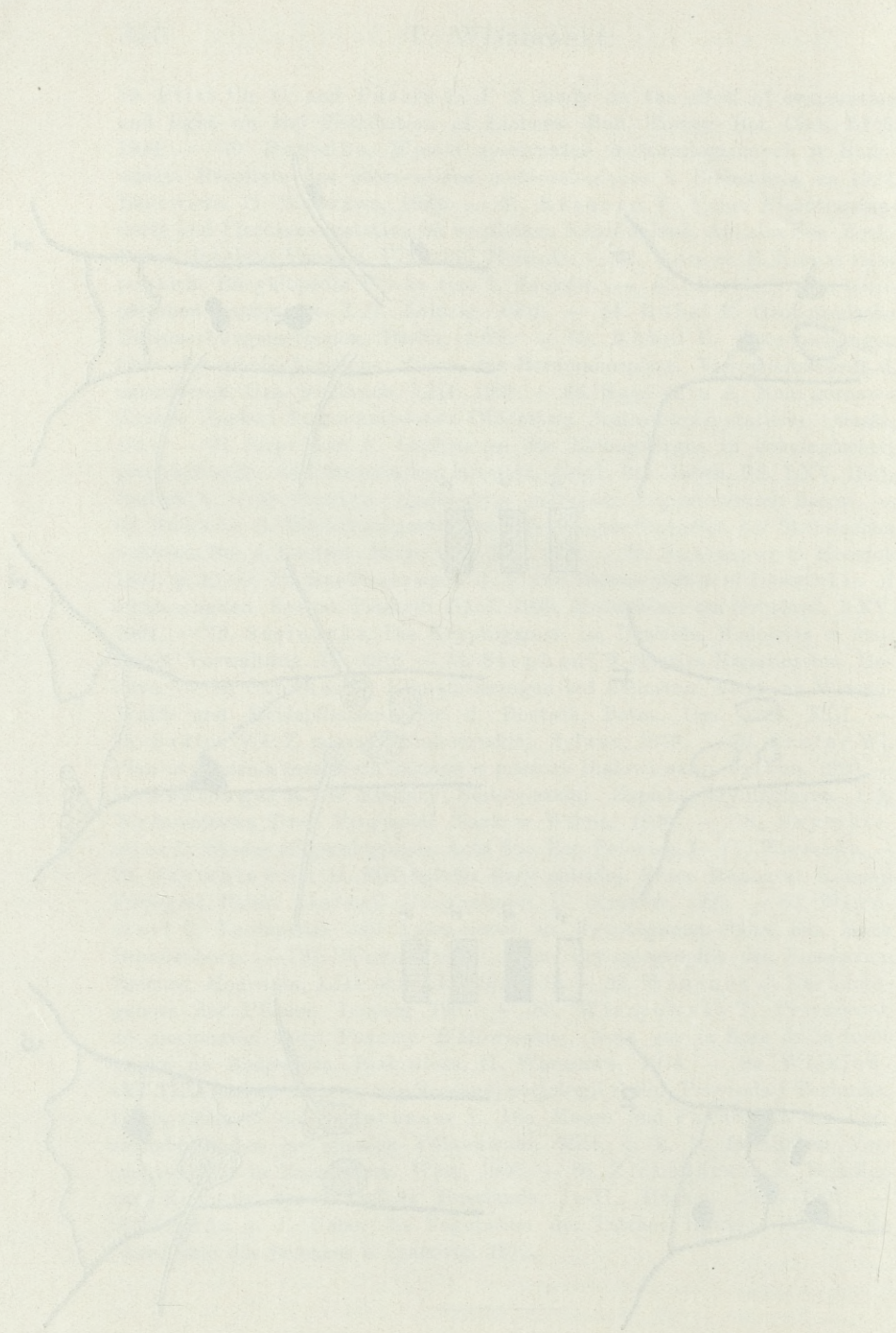
Index bibliographique.

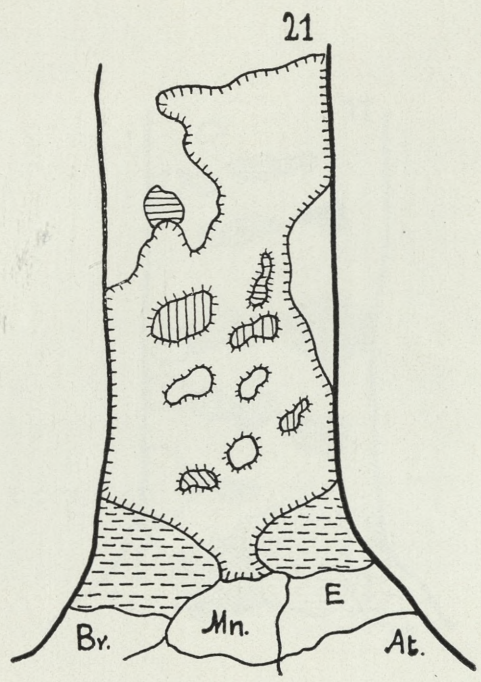
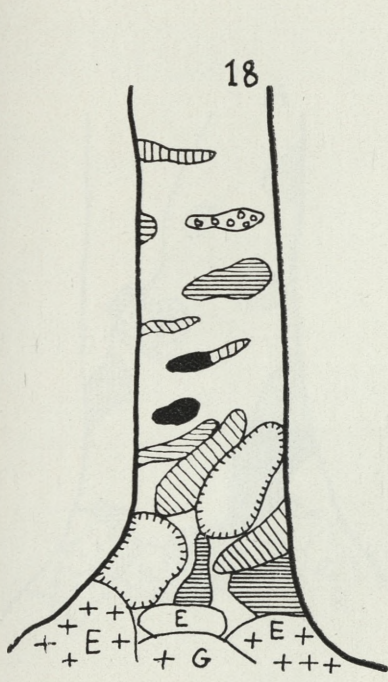
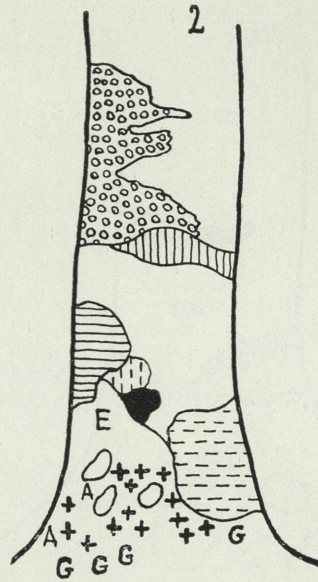
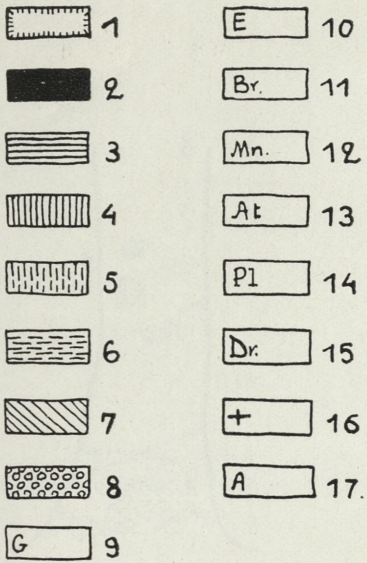
1. Amann J. Les nouvelles directions de la Bryologie moderne. Revue Bryologique. 1922. — 2. Amann J. La flore des mousses de la Suisse. Genève, 1922. — 3. Allorge P. Les associations végétales du Vexin français. Thèse, Nemours 1922. — 4. Braun-Blanquet J. Prinzipien einer Systematik d. Pflanzengesellschaften auf floristischer Grundlage. Jahrb. d. St. Gall. Naturw. Ges. LVII. 1921. — 5. Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. Berlin, 1928. — 6. Braun-Blanquet J. et Pavillard J. Vocabulaire de Sociologie végétale. Montpellier 1925. 2. édition. — 7. Błoński Fr. Materjały do flory skrytokwiatowej krajowej. Wątrobowce Królestwa Polskiego (Hepaticae Polonicae). Pamiętnik Fizjograficzny, t. VIII. Warszawa, 1888. — 8. Błoński Fr. Dodatek do monografji wątrobowców Królestwa Polskiego, zamieszczonej w niniejszym tomie Pamiętnika Fizjograficznego. Pam. Fizj. VIII. Warszawa, 1888. — 9. Błoński Fr. Materjały do flory skrytokwiatowej krajowej. Conspectus muscorum Poloniae. Mchy Królestwa Polskiego. Część I. Mchy boczozarodniowe. Bryinae pleurocarpae. Pamiętnik Fizjograficzny. t. IX. Warszawa 1889. t. X. Warszawa, 1890. — 10. Błoński Fr., Drymmer K. i Ejsmond Ant. Sprawozdanie z wycieczki botanicznej odbytej do puszczy Białowieskiej w lecie 1887 r. Pamiętnik Fizjograficzny t. VII. Warszawa, 1887. — 11. Błoński Fr. i Drymmer K. Sprawozdanie z wycieczki botanicznej odbytej do Puszczy Białowieskiej, Ładzkiej i Swisłockiej w r. 1888. Pamiętnik Fizjograficzny t. IX. Warszawa, 1899. — 12. Brockmann-Jerosch H. Baumgrenze und Klimacharakter. Beitr. zur Geobotan. Landesaufnahme VI. 1919. — 13. Brotherrus V. F. Musci in »Englers Natürliche Pflanzenfamilien«. 2 Auflage. — 14. Brotherrus V. F. Die Laubmoose Fennoskandias. Helsingfors, 1926. — 15. Chalubiński T. Enumeratio muscorum frondosorum Tatrensium hucusque cognitorum. Pamiętnik Fizjograficzny, t. VI. Warszawa, 1886. — 16. Cseyre A. A mohák higroszkopos természete. (Die hygroskopische Natur der Moose) Növénytani Közlemények. Bd. IV:1. Budapest, 1905. — 17. Domin K. Metody Rostlinie sociologie. Praha, 1925. — 18. Drude O. Handbuch de Pflanzengeographie. Stuttgart, 1890. — 19. Du Rietz G. E. Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensociologie. Akadem. Abhandl. Uppsala, 1921. — 20. Eder J. M. Ein neues Graukeilphotomer für Sensitometrie, photographisches Kopierverfahren u. wissenschaftliche Lichtmessungen. Halle, 1920. — 21. Fleischer M. Moosflora des Urwaldes von Bialowies. Englers botanische Jahrbücher, 1918. — 22. Goebel K. Organographie der Pflanzen. II:1, Bryophyten. 2 Aufl. Jena 1915—18. — 23. Grebe K. Beobachtungen über die Schutzvorrichtungen xerophiler Laubmoose gegen Trockniss. Hedwigia LII. 1911. — 24. Grebe K. Studien zur Biologie und Geographie der Laubmoose. Hedwigia LIX. 1917. — 25. Hayek A. Allgemeine Pflanzengeographie. Berlin, 1926. — 26. Herzog Th. Geographie der Moose. Berlin, 1926. — 27. Hilitzer T. La végétation épiphyte de la Bohême. Praha, 1926. — 28. Husnot T. Muscologia gallica. Cahen, 1892. — 29. Husnot T. Hepaticologia gallica. Cahen, 1892. — 30. Irmischer. Ueber die Resistenz der Laubmoose gegen Austrocknung

- und Kälte. Jahrb. für wissenschaftliche Botanik. Bd. L. 1912. — 31. Knuchel H. Spektrophotometrische Untersuchungen im Walde. Dissert. Zürich, 1914. — 32. Kucharski A. Zmiana warunków siedliskowych i szaty roślinnej ze zmianą terenu prostopadle do rzeki Hwoźnej w Nadleśnictwie Rezerwat w Puszczy Białowieskiej. Roczniki Nauk rolniczych i leśnych. Tom XV. Poznań, 1926. — 33. Kujala V. Untersuchungen über die Waldvegetation in Süd und Mittelfinnland. I. Zur Kenntniss des ökologischen Charakters der Pflanzenarten. Communicationes ex Inst. Quaest. Forestal. Finlandiae. X. 1926. — 34. Lencewicz St. Geografja Polski. Warszawa, 1923. — 35. Limpricht K. G. Die Laubmoose Deutschlands, Oesterreichs u. Schweiz in Rabenhorsts Kryptogamenflora. — 36. Liou-Tchen-Ngo. La végétation épiphyte des bois de Conifères. Bull. Soc. Bot. France. t. 67. 1929. — 37. Lämmermayr L. Die grüne Pflanzenwelt der Höhlen. Denkschrift d. Akadem. d. Wiss. Wien. Mathem.-naturwiss. Klasse, 1911—1915. — 38. Malta N. Oekologische und floristische Studien über Granitblockmoose in Lettland. Acta Univ. Latviensis. I. 1921. — 39. Malta N. Beiträge zur Moosflora des Gouvernements Pleskau. Riga, 1919. — 40. Martonne E. (de). Traité de Géographie physique. 4 edition. III tome. Biogéographie, avec la collaboration de Chevalier et Cuenot. Paris, 1925. — 41. Mc. Lean R. C. Studies on the ecology of tropical rain forest. Journal of Ecology. VII. 1919. — 42. Mönkemeyer. Die Laubmoose Europas Ergänzungsband zu Limpricht in Rabenhorsts Kryptog. Flora. 1927. — 43. Motyka J. Die Pflanzenassoziationen des Tatragebirges. II. Die epilithischen Assoziationen der nitrophiler Flechten im polnischen Teile der Westtatra. Bull. de l'Académ. polonaise des Sciences et des Lettres. B. 1924. — 44. Motyka J. Studien über die epilithische Flechtengesellschaften. *ibid.* 1926. — 45. Motyka J. Studja nad zespołami epifitowymi porostów w okolicach Grybowa. Sylwan, 1927. — 46. Müller K. Untersuchungen über die Wasseraufnahme durch Moose und verschiedene andere Pflanzen und Pflanzenteile. Jahrb. für wissensch. Botanik. Bd. XLVI:4. 1909. — 47. Müller K. Zur geographischen Verbreitung der europäischen Lebermoose und ihre Verwertbarkeit für die allgemeine Pflanzengeographie. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1916. — 48. Müller K. Die geographische und ökologische Verbreitung der europäischen Lebermoose. Rabenhorsts Kryptogamenflora. Bd. VI. — 49. Müller K. Die Lebermoose in Rabenhorsts Kryptogamenflora, 2. Auflage. 1912—16. — 50. Němejc T. Bryologická vegetace skalni a mechové epifity v okolí Přeštic a Nepomuku. Časopis Musea Království Českého. XCVI:2/5. Praha. 1922. — 51. Ochsner F. Studien über die Epiphyten-Vegetation der Schweiz. Jahrb. St. Gall. Naturw. Gesellsch. LXVI. 1928. — 52. Olsen C. Studier over Epifyt Mossernes Invandringsfolge. Botanisk Tidskrift XXXIV. 1916. — 53. Osvald H. Die Vegetation des Hochmoores Komosse. Uppsala 1923. — 54. Paczowski J. Szkice Fitosocjologiczne. Warszawa, 1925. — 55. Paczowski J. La végétation de la forêt vierge de Białowieża. Warszawa, 1928. — 56. Pavillard J. Espèces et associations. Essai phytosociologique. Montpellier 1920. — 57. Pavillard J. Cinq ans de phytosociologie. Montpellier 1922. — 58. Plantefol L. Étude biologique de l'Hypnum triquetrum. Annales de Botanique. VIII. 1927. —

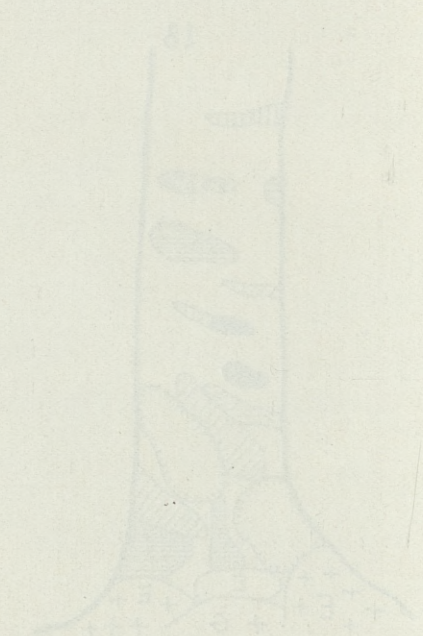
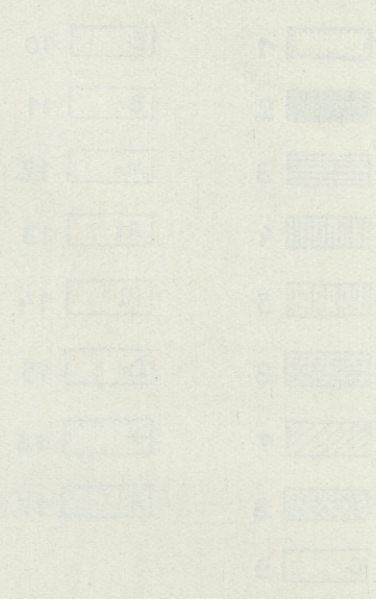
59. Plitt Ch. C. and Pessin L. J. A study on the effect of evaporation and light on the distribution of Lichens. Bull. Torrey Bot. Club. LI:5. 1924. — 60. Pogańko. Wyniki spostrzeżeń meteorologicznych w Białowieży. Résultats des observations météorologiques à Białowieża en 1922. Białowieża. II. Warszawa, 1923. — 61. Räsänen V. Ueber Flechtenstandorte und Flechtenvegetation im westlichen Nordfinnland. Annales Soc. Zool.-Botan. fennicae Vanamo. VII. 1927 Helsinki. — 62. Romer E. Klimat ziem polskich. Encyklopedia Polska tom I. Kraków. — 63. Roth G. Die europäischen Laubmoose. I-II. Leipzig, 1904. — 64. Rübel E. Geobotanische Untersuchungsmethoden. Berlin, 1922. — 65. Rübel E. Untersuchungen über das photochemische Klima des Berninahospizes. Vierteljahrsschrift d. naturforsch. Ges. in Zürich. LIII. 1908. — 66. Sapiehin A. Mchi gornawo Kryma. Zapiski Noworossijskawo Obščestwa Jestiestwoispytatielej. Odessa, 1911. — 67. Sapiehin A. Laubmoose des Krimgebirges in oekologischer, geographischer und floristischer Hinsicht. Engl. Bot. Jahrb. Bd. LXV. 1911. Beiheft 3. — 68. Savicz. Epifitowyje asociacii Augustowskich liesow. — 69. Schade A. Die kryptogamischen Pflanzengesellschaften der Sächsischen Schweiz. Ber. d. Deutsch. Botan. Ges. XLI. 1923. — 70. Schimper C. Mooslob 1857. p. 13. — 71. Steenstrup K. J. V. Om Bestemmelsen af Lysstyrken af Lysmaengden. Fysisk Tidsskrift III:2. 1902, Meddelelser om Grønland. XXV. 1901. — 72. Steinecke. Die Kryptogamen im Urwalde. Białowież in deutscher Verwaltung. IV. 1918 — 73. Stephani F. Spezies Hepaticarum. Genève. — 74. Stocker O. Klimamessungen auf kleinstem Raum an Wiesenwald- und Heidepflanzen. Ber. d. Deutsch. Botan. Ges. 1923. XLI. — 75. Szafer Wl. Z puszczy Białowieskiej. Sylwan, 1919. — 76. Szafer Wl. Plan utworzenia rezerwatu leśnego w puszczy Białowieskiej. Sylwan, 1920. — 77. Szafnagel K. W Puszczy Białowieskiej. Zapiski Bryologiczne. I:2. Wydawnictwa Tow. Przyjaciół Nauk w Wilnie, 1908. — 78. Szymkiewicz D. Etudes climatologiques. Acta Soc. Bot. Poloniae. I—IV. Warszawa. — 79. Szymkiewicz D. Biblijografja flory polskiej. Prace Monograf. Komisji Fizjograf. Polsk. Akademji Umiejętności. II. Kraków, 1925. — 80. Warnstorf C. Laubmoose und Lebermoose in Kryptogamen-Flora der Mark Brandenburg. — 81. Warnstorf C. Zur Bryogeographie des Russischen Reiches. Hedwigia, LIII und LIV. 1912—13. — 82. Wiesner J. Der Lichtgenuss der Pflanze. Leipzig 1907. — 83. Wiśniewski T. Przyczynek do znajomości flory Puszczy Białowieskiej. Note sur la flore de la forêt vierge de Białowieża. Białowieża. II. Warszawa, 1923. — 84. Wiśniewski T. Metody i zadania współczesnej socjologii roślin. Przyroda i Technika. III:5, 1924. — 85. Zederbauer E. Die Moose und Flechten in der Versuchsbeständen im grossen Föhrenwald. Mitt. d. k. k. forstlichen Versuchsanstalt in Mariabrunn. Wien, 1906. — 86. Zickendrath E. Beiträge zur Kenntnis der Moosflora Russlands. I—II. Moskau 1894—1901. — 87. Żmuda A. J. Ueber die Vegetation der Tatraer Höhlen. Bulletin de l'Académie des Sciences à Cracovie, 1915.

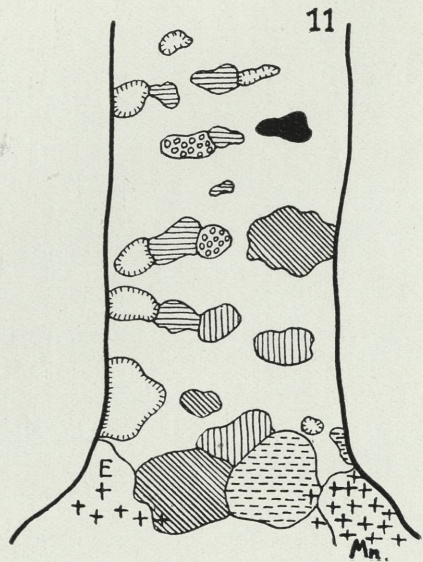
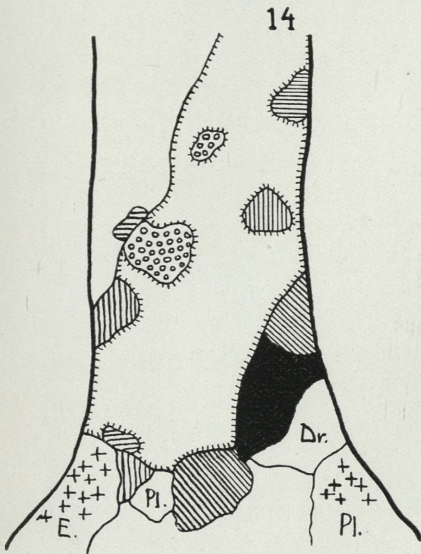
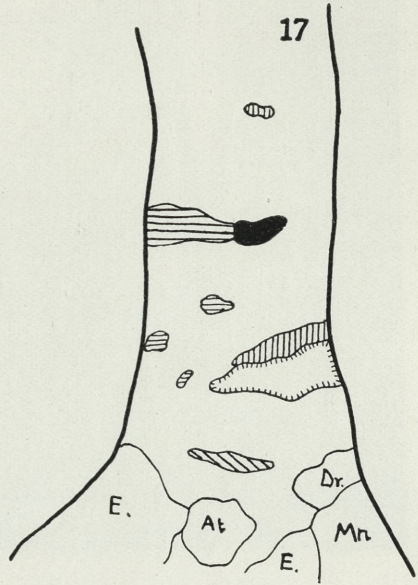
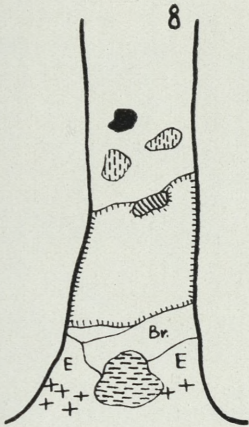






T. Wisniewski.





T. Wiśniewski.





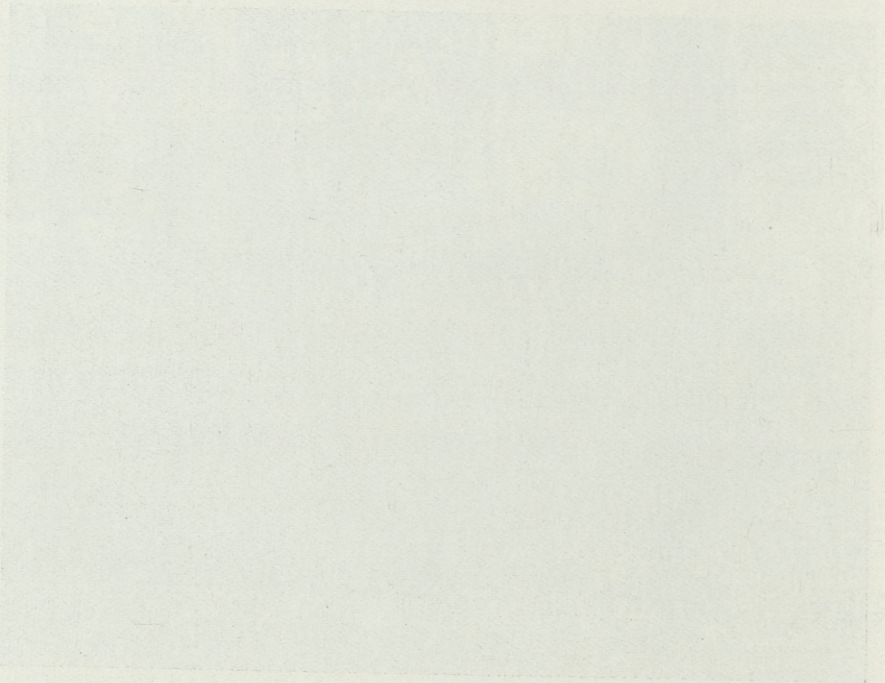
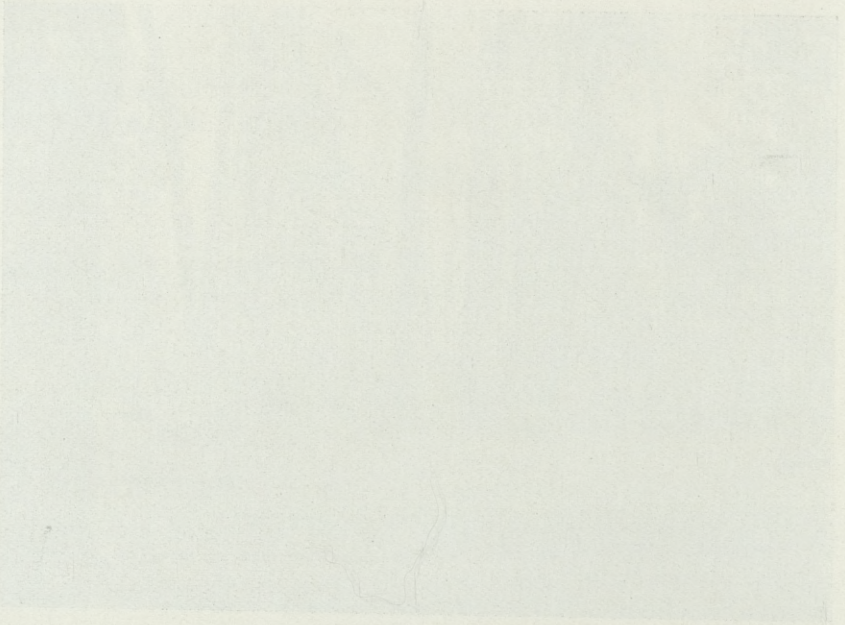
a.



b.

T. Wiśniewski.

Wieloletnie doświadczenia w pracy w służbie zdrowia



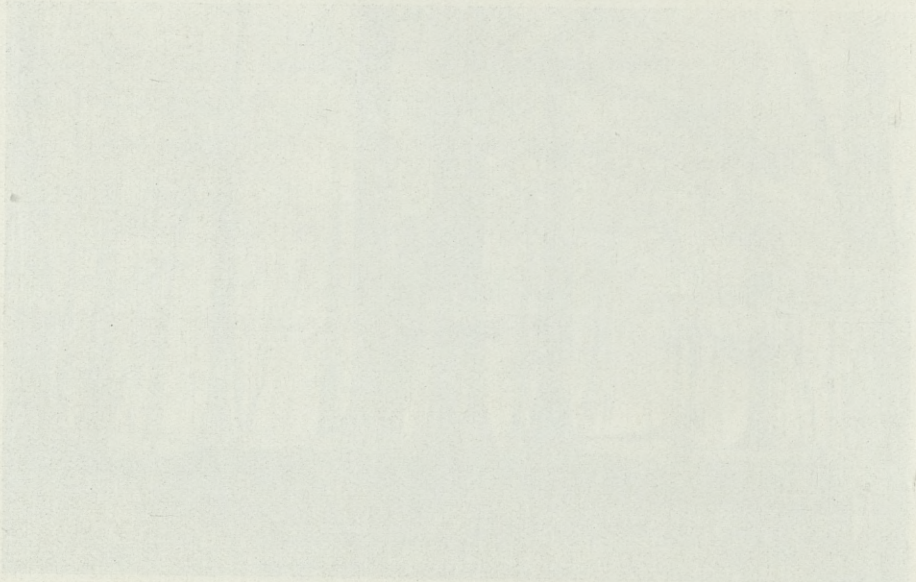
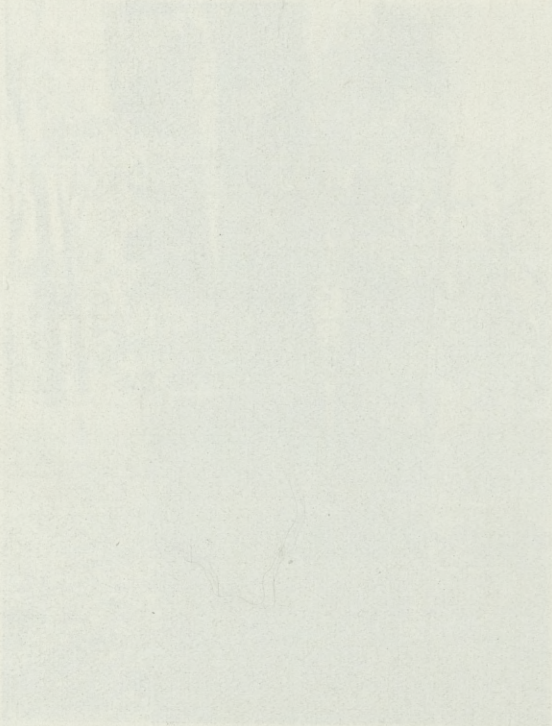


a.



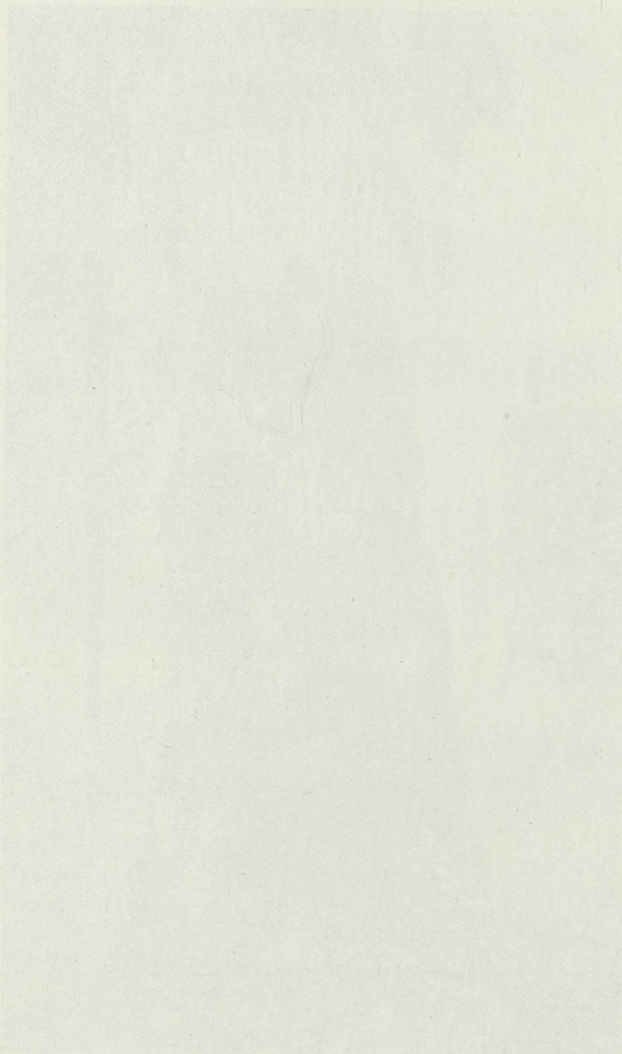
b.

T. Wiśniewski.





T. Wiśniewski.



Explication des planches 43—52.

Pl. 43. Les individus de l'association à *Drepanium cupressiforme* var. *filiforme* et *Orthodicranum montanum*. Note: Les numéros des figures sont identiques à ceux des relevés phytosociologiques (voir les tableaux 3 et 4).

Explications des signes:

1. *Drepanium cupressiforme* var. *filiforme*
2. *Orthodicranum montanum*
3. *Frullania dilatata*
4. *Metzgeria furcata*
5. *Radula complanata*
6. *Ptilidium pulcherrimum*
7. *Lejeunea cavifolia*

Pl. 44 et 45. Les individus de l'association à *Anomodon viticulosus* et *Leucodon sciuroides* et de l'association à *Eurhynchium striatum*. Note: Les numéros des figures sont identiques à ceux des relevés phytosociologiques (voir les tableaux 1 et 2).

Explications des signes:

- | | |
|----------------------------------|-------------------------------------|
| 1. <i>Anomodon viticulosus</i> | 10. <i>Eurhynchium striatum</i> |
| 2. <i>Radula complanata</i> | 11. <i>Brachythecium rutabulum</i> |
| 3. <i>Neckera complanata</i> | 12. <i>Mnium undulatum</i> |
| 4. <i>Neckera pennata</i> | 13. <i>Atrichum undulatum</i> |
| 5. <i>Frullania dilatata</i> | 14. <i>Plagiothecium silesiacum</i> |
| 6. <i>Homalia trichomanoides</i> | 15. <i>Drepanium cupressiforme</i> |
| 7. <i>Anomodon longifolius</i> | 16. <i>Oxalis acetosella</i> |
| 8. <i>Leucodon sciuroides</i> | 17. <i>Asperula odorata</i> |
| 9. <i>Geranium Robertianum</i> | |

Pl. 46. a. Les associations de Muscinées épiphytes dans la forêt vierge de Białowieża, Carpinetum avec *Tilia ulmifolia*.

b. Les associations de Muscinées épiphytes dans la forêt vierge de Białowieża. Quercetum sessiliflorae.

Pl. 47. a. Association à *Leucodon sciuroides* et *Anomodon viticulosus* sur le Charme (*Carpinus betulus*) dans la forêt vierge de Białowieża.

b. Les associations de Muscinées épiphytes dans la forêt vierge de Białowieża. Carpinetum avec *Acer platanoides*.

Pl. 48. Associations: à *Anomodon viticulosus* et *Leucodon sciuroides* (facies à *Anomodon*) et à *Eurhynchium striatum* (à la base du tronc) sur le frêne (*Fraxinus excelsior*), dans la forêt vierge de Białowieża.

Pl. 49. a, b. Association à *Drepanium cupressiforme* var. *filiforme* et *Orthodicranum montanum* sur un bouleau (*Betula verrucosa*), à Czarna Struga près de Varsovie (Warszawa).

Pl. 50. a, b. Association à *Drepanium cupressiforme* var. *filiforme* et *Orthodicranum montanum* sur un bouleau (*Betula verrucosa*), dans les forêts de Suraz en Volhynie.

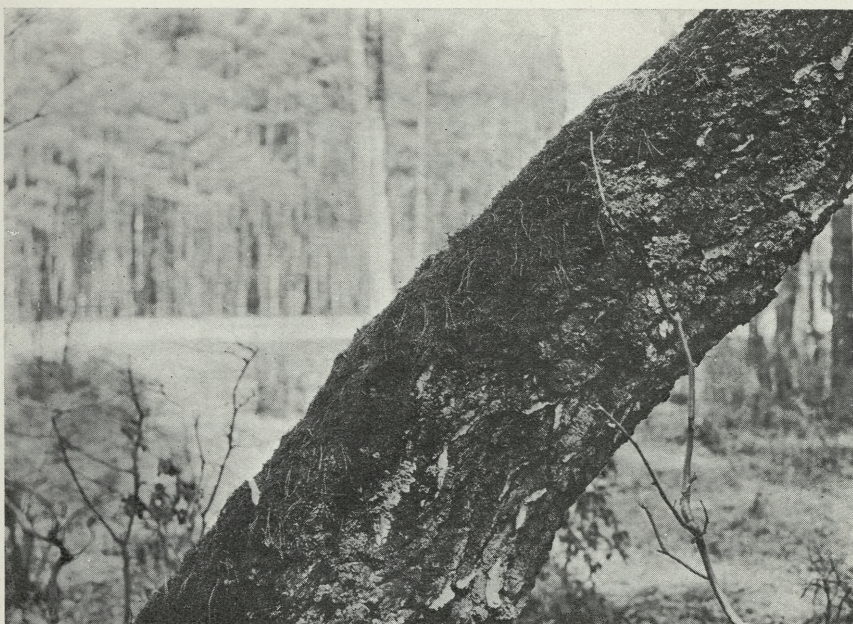
Pl. 51—52. Distribution géographique des Muscinées épiphytes.

Table des matières.

| | Page. |
|---|-------|
| Introduction | 293 |
| Méthodes | 296 |
| Association à <i>Anomodon viticulosus</i> et <i>Leucodon sciuroides</i> | 299 |
| Association à <i>Drepanium cupressiforme</i> var. <i>filiforme</i> et <i>Orthodicranum montanum</i> | 303 |
| Association à <i>Eurhynchium striatum</i> | 306 |
| Association à <i>Pleurozium Schreberi</i> | 308 |
| Les facteurs écologiques | 310 |
| a. Lumière | » |
| b. Température | 313 |
| c. Humidité | 315 |
| Adaptations biologiques | 320 |
| Répartition écologique des épiphytes | 323 |
| Distribution géographique des muscinées épiphytes | 329 |
| Index bibliographique | 338 |

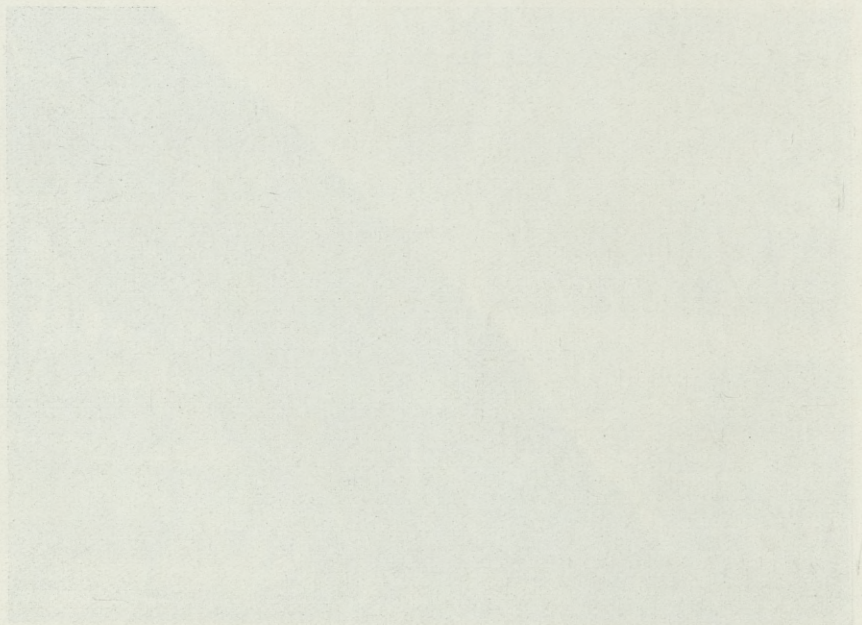
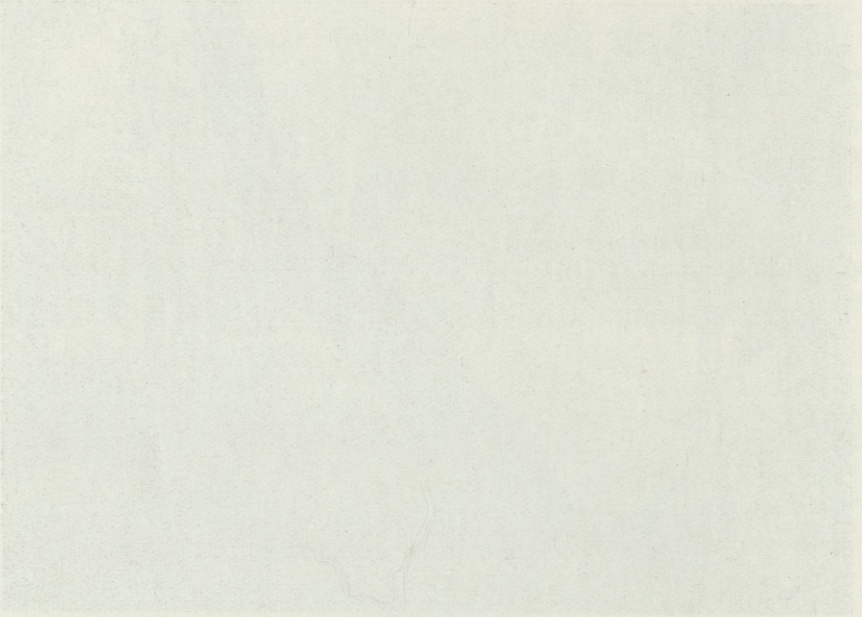


a.



b.

T. Wiśniewski.

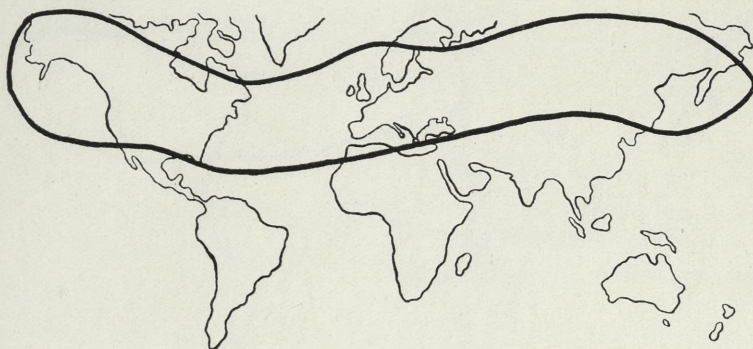




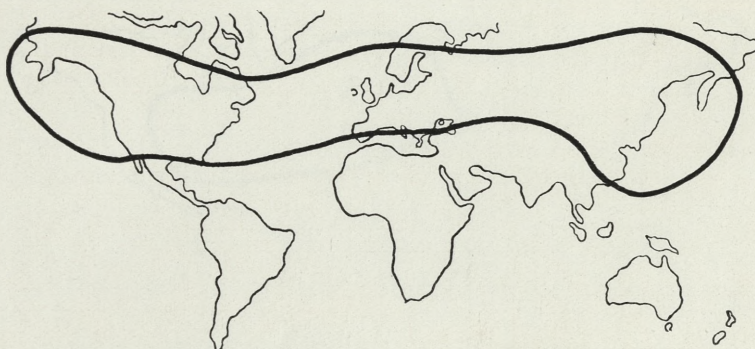
a.



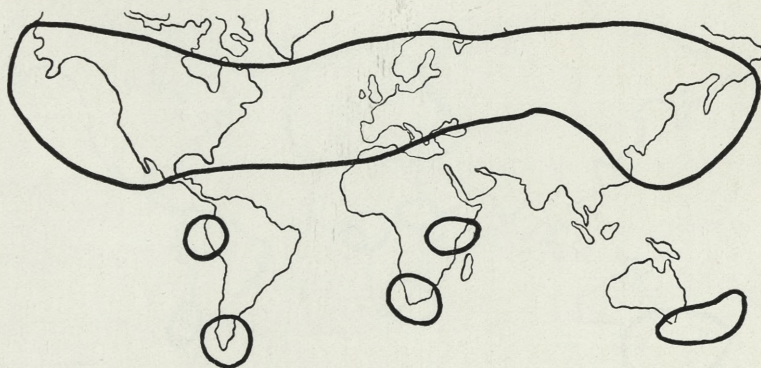
b.



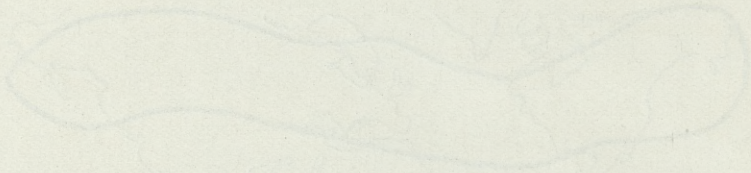
Radula complanata, élément holoarctique.

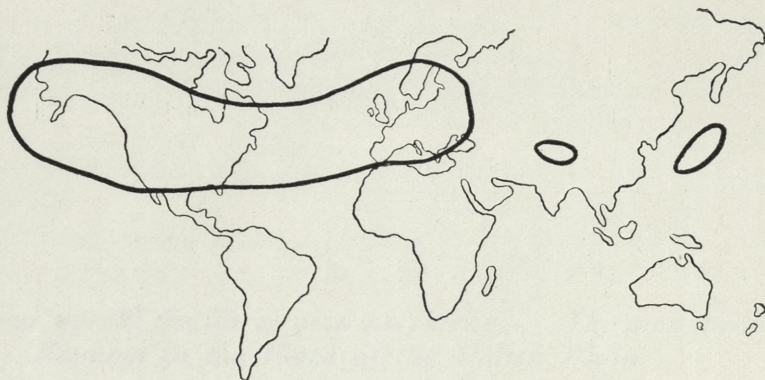


Neckera pennata, élément holoarctique.

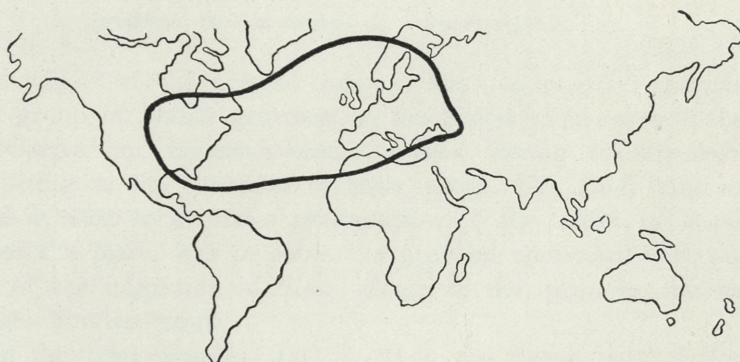


Drepanium cupressiforme, élément cosmopolite.

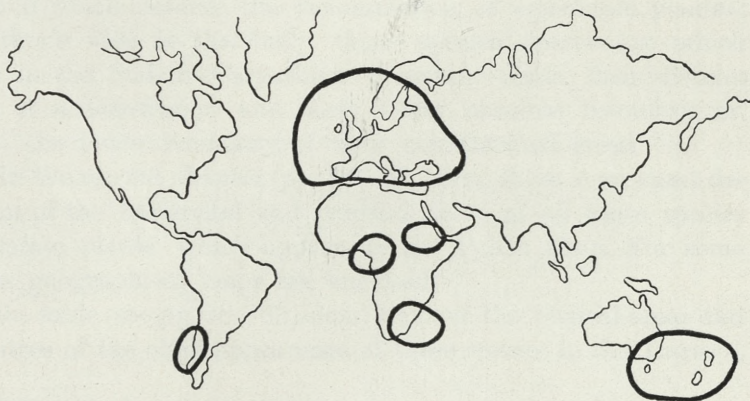




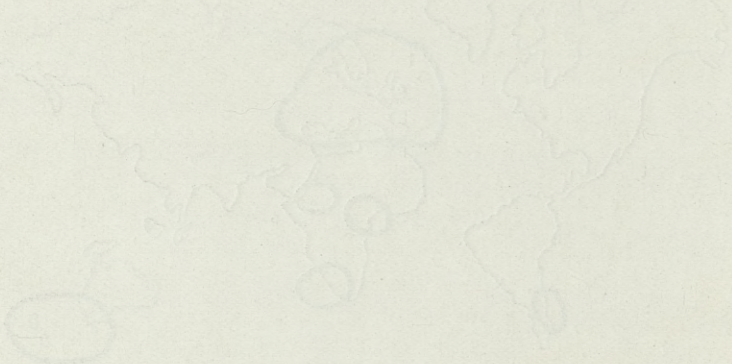
Anomodon attenuatus, élément atlantique.



Neckera complanata, élément atlantique.



Metzgeria furcata, élément cosmopolite.



*Element górski we florze niżu polskiego. — The mountain
Element in the Flora of the Polish Plain.*

Mémoire

de M. **WŁ. SZAFER**, m. t.,

présenté dans la séance du 7 Janvier 1929.

The subject of the present study is the geographical analysis of that group of plants growing on the Polish plain north of the Sudeto-Carpathian mountain-chain, which belong to mountain plants owing to the character of their areas. The chief aim of the author, next to an exact presentation of the areas of these plants of the plain, was to solve the problem connected with the history of the migration of these plants to the plain in diluvial and post-diluvian times.

I. In the first chapter (pp. 7—10 in the Polish part of this paper published in the »Rozprawy Wydz. mat.-przyr. Tom 69, 1930) there is an exact description of the species of plain plants in Poland which deserve the denomination of »mountain plants«: the author's idea is that only those species deserve it, which possess in the Sudeto-Carpathian mountain-chain their distinct centres of concentration and their lower absolute boundary, or, at least, the lower boundary of their concentrated areas.

II. In the second chapter (pp. 10—63, idem) there is an exact description of the horizontal and vertical areas of all those species of mountain plants which appear in the Polish plain. For some of them geographical maps are enclosed.

In the table (see pp. 58—63, idem) we have the vertical areas and the centres of the chief appearance of these species in the Tatras¹⁾,

¹⁾ B. Kotula l. c. pp. 9, idem.

Carpathians above the middle Dunajec¹⁾ and upper San²⁾, and in the Eastern Carpathians³⁾. The meaning of the numbers in the table is as follows:

| | | |
|---|------|-------------|
| 1 — submountain layer | from | 300— 600 m. |
| 2 — lower mountain layer | « | 600— 950 « |
| 3 — higher mountain layer | « | 950—1260 « |
| 4 — layer of subalpine forests . . . | « | 1250—1600 « |
| 5 — layer of <i>Pinus montana</i> | « | 1600—1900 « |
| 6 — alpine layer | « | 1900—2250 « |
| 7 — snow layer | « | 2250—2663 « |

In the fourth column of this table there is given the chief centre of concentration in the mountains for every species of plants; in the fifth column its lower boundary.

III. The third chapter (pp. 63—67, idem) contains the description of the phenomenon of concentration of the mountain plants appearing on the Polish plain. In order to present graphically this interesting phenomenon the author uses a schematic map (see pp. 64) wherein by means of black dots abundant and less abundant concentrations of species of mountain plants are designated. They come up either in the shape of »outposts« or of »tongues«. The author describes them one after another and tries to explain their origin both with climatic, topographic and edaphic conditions, which are very varied on the Polish plain. Since however these factors can explain but to an inconsiderable extent the picture of contemporary distribution of mountain plants on the plain, the author accepts the hypothesis that historical factors are the most responsible for the present distribution and simultaneous appearance of mountain plants on the plain.

IV. The present centres of the vertical distribution in the Carpathians of mountain plants appearing on the plain.

If we make a list of the mountain plant species appearing on the plain according to their present centres in the Carpathians we shall see that they possess here two main vertical centres:

¹⁾ B. Pawłowski l. c. pp. 9, idem.

²⁾ B. Kotula l. c. p. 9, idem.

³⁾ H. Zapalowicz l. c. p. 9, idem.

one in the higher mountain layer (3, and 2 and 3), the other one in the layer of *Pinus montana*.

The following diagram illustrates accurately this interesting fact:

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|--|---|-----|---|---|-----|-----|----|---|-----|-----|-----|----|----|-----|-----|---|---|-----|-----|-----|---|---|--|
| Layers, i. e. vertical regions of flora in the Carpathians | 1 | 1a. | 2 | 2 | 1-3 | 2a. | 3 | 3 | 1-4 | 2-4 | 3a. | 4 | 4 | 3-5 | 4a. | 5 | 5 | 2-6 | 4-6 | 5a. | 6 | 6 | |
| The quantity of species which have their centres in them | 5 | | 4 | 4 | 6 | 18 | 13 | 3 | 7 | 7 | 5 | 12 | 11 | 16 | 1 | 2 | 3 | 1 | | | | | |

Consequently the main contingent of mountain plants appearing on the plain has been furnished by those species, which today have their optimal conditions of life either in the mountain layer situated between 600—1250 m., or in the layer situated between 1600—1900 m.

Special mention should be made of those species which now have in the Carpathians two vertical centres of condensation, i. e. those species which are characterised by a distinct vertical disjunction (see W. Szafer, Studies on the geographical areas of plants in Poland. Publ. Pol. Academy of Sciences. Cracow, 1919). They are:

- Aconitum moldavicum*, centres in 2 and 5
- Centaurea mollis* « « 2 « 3 and 5
- Cotoneaster integerrima* « « 3 « 5
- Gentiana carpatica* « « 1-2 and 5
- Orchis globosa* « « 2-3 « 5
- Scilla bifolia* « « 1 and 4

V. In what relation is the horizontal distribution of mountain plants on the plain to the same distribution of these species in the mountains?

The area of mountain plants on the Polish plain on the foreland of the Sudeto-Carpathian mountain-range both when they are connected by intermediate outposts with the mountains and

when they appear in the plain in isolated outposts, shows their distinct appurtenance to either the whole mountain range (Sudeto-Carpathian) or to its smaller parts, i. e. to the Sudethians, the Sudethians and Western Carpathians, Western Carpathians alone or Eastern Carpathians.

It is important that there is not a single species of mountain plant on the Polish plain to-day which does not grow in the Sudeto-Carpathian range. I shall discuss later the conclusions that can be drawn from this fact for the historical side of our problem.

If we subject to a detailed analysis the horizontal areas of the mountain plants on the plain and if we omit from the list of species under discussion the »doubtful« species, we come to the elimination of the following groups in the mountain element on the Polish plain:

1) The group of Sudeto-Carpathian species which have their plain outposts on the foreland of the whole Sudeto-Carpathian range:

Abies alba, *Acer Pseudoplatanus*, *Alchemilla alpestris*, *Alchemilla pratensis*, *Allium ursinum*, *Alnus incana*, *Anthriscus nitidus*, *Arabis Halleri*, *Asplenium septentrionale*, *Avena planiculmis*, *Bupleurum longifolium*, *Calamagrostis varia*, (in the East only in the Transylvanian Carpathians), *Chaerophyllum hirsutum*, *Cineraria aurantiaca*, *Cirsium Erisithales*, *Coeloglossum viride*, *Doronicum austriacum*, *Epilobium Dodonaei*, *Euphorbia amygdaloides*, *Fagus silvatica*, *Festuca amethystina*, *Gentiana asclepiadea*, *Gentiana verna* (in the East only in the Transylvanian Carpathians), *Geranium phaeum*, *Gymnadenia conopea*, *Hieracium aurantiacum*, *Knautia dipsacifolia*, *Larix polonica* (in the East only in the Rumanian Carpathians), *Leucojum vernum*, *Lunaria rediviva*, *Luzula silvatica*, *Lysimachia nemorum*, *Orchis globosa*, *Petasites albus*, *Phyteuma orbiculare*, *Picea excelsa*, *Pleurospermum austriacum*, *Polygonatum verticillatum*, *Prenanthes purpurea*, *Rosa pendulina*, *Salix incana*, *Salvia glutinosa*, *Sambucus racemosa*, *Scrophularia Scopoli*, *Senecio nemorensis*, *Struthiopteris germanica*, *Sweetia perennis*, *Thesium alpinum*, *Valeriana tripteris*, *Veronica montana*.

2) The group of Carpathian species (not growing in the Sudethians) which have their plain outposts on the foreland of the whole Carpathian range:

Aconitum moldavicum, *Centaurea mollis*, *Dentaria glandulosa*,
Myricaria germanica, *Scilla bifolia*, *Tofieldia calyculata*.

3) The group of the Sudethian species (not growing in the Polish Carpathians) which have their outposts in the foreland of the Sudethians:

Galium hercynicum, *Chrysosplenium oppositifolium*, *Selaginella helvetica*.

4) The group of the Western Carpathian species (not growing either in the Sudethians or in the Polish Eastern Carpathians) which have their plain outpost in the foreland of the Western Carpathians:

Crocus scepusiensis, *Cochlearia pyrenaica*, *Dianthus praecox*,
Gypsophila repens.

5) The group of the Sudeto-Western-Carpathian species (not growing in the Polish Eastern Carpathians) which have their outposts on the foreland of the Sudethians and Western Carpathians:

Alchemilla pubescens, *Cineraria crispa*, *Dentaria enneaphyllos*,
Galium rotundifolium, *Hacquetia epipactis*.

6) The group of eastern Carpathian species (not growing in the Western Carpathians and in the Sudethians), which have their outposts on the foreland of the Eastern Carpathians:

Aposeris foetida, *Carduus arctioides*, *Carex transsilvanica*, *Chrysosplenium alpinum*, *Cineraria longifolia*, *Crocus Heuffelianus*,
Dianthus glabriusculus, *Dianthus tenuifolius*, *Helleborus purpurascens*,
Primula acaulis (shows Podolian disjunction), *Ranunculus Zapalowiczi*,
Sedum hispanicum, *Symphytum cordatum*, *Telokia speciosa*.

Relatively few species break away from the harmonious distribution of mountain plants on the Polish plain as related to their horizontal geographical distribution in the Sudeto-Carpathian range.

In the first (1) group the following species have no outposts on the foreland of the whole Sudeto-Carpathian range, although to-day they grow in the whole of this mountain range:

a) growing only on the Western foreland: *Alchemilla flabellata*,
Aspidium lonchitis, *Asplenium viride*, *Calamagrostis villosa*,
Cotoneaster integerrima, *Homogyne alpina*, *Saxifraga aizoon*,
Taxus baccata.

b) growing only on the Eastern foreland: *Anemone narcissiflora*, *Aspidium Braunii*, *Athyrium alpestre*, *Carduus glaucus*, *Carex pendula*, *Cystopteris sudetica*, *Potentilla Crantzii*, *Sorbus Aria*, *Veronica latifolia*.

This phenomenon can be partially explained (in group *a*) by the fact that both wintergreen ferns and yew trees (*Taxus baccata*) need a damper climate and therefore they do not grow today on the strongly continental Eastern foreland of the Carpathians. The absence of plain outposts of *Carex pendula* and *Veronica latifolia* (group *b*) on the Western foreland is probably in a causal connection with the great scarcity of these plants in the western wing of the mountains. The absence of other species must be traced to historical causes, about which we have no closer data.

In group 2 there is an exception: *Biscutella laevigata*.

In groups 3, 4, 5, there are no exceptions of this kind. In group 6 (Eastern-Carpathian species) *Lathyrus laevigatus* is a seeming exception which possesses on the plain outposts widely scattered toward the West and the North, however their areal connection with the centre in the Eastern Carpathians is doubtful, since it is an old oreophyte and not an Eastern Carpathian plant. (see pp. 39).

The above classification (cf. maps pp. 69—75 and table pp. 76) shows that a great majority of mountain plant species on the plain have their plain outposts situated on the foreland of their present mountain centres and only an insignificant part of them behaves differently, whereby we can find for a large number (about 80%) of them a satisfactory explanation of their different behaviour in the climatic differences of the Eastern and Western forelands.

We shall refrain for the present from drawing deductions important from the historical point of view.

VI. The phenomenon of the transgression of the horizontal areas of mountain plants in the Carpathian Mts.

The geographical phenomenon which I am touching upon here does not belong closely to the subject of this study, because it concerns the behaviour of the horizontal areas of some of the

mountain plants in the mountains and not in the plain. Nevertheless it has some significance for the historical side of our problem and therefore I shall discuss it here shortly; let me however remark that the facts mentioned are given only for illustration and do not exhaust the subject.

The horizontal areas of some of the mountain plants which are under discussion are much wider in the mountains than on the plain.

Let us explain this by examples:

If we take into consideration the Eastern-Carpathian group of plants we shall notice the phenomenon best on the areas of *Symphytum cordatum* and *Aposeris foetida*.

Symphytum cordatum (see pp. 51 in the Polish part of this paper) which has its plain outposts exclusively on the foreland of the Eastern Carpathians (Opole, Roztocze, Western Podole and Wołyń (Volhynia)), descends in layer of beech in the area of the Carpathians far to the West and has its most westerly outpost in Gorzeń near Wadowice. While its own centre i. e. in the Eastern Carpathians, this plant possesses a high vertical area, (it reaches above the upper timber-line, to 1685 m.), in its westerly direction the area descends, stopping at outposts in the beech-wood layer.

Aposeris foetida, (see pp. 17, idem) behaves analogically: it descends to the plain particularly on the forelands of the Eastern Carpathians (partly also on those of the middle Carpathians) reaches in its main centre far above the upper layer of forests (almost up to 1900 m.); toward the West its area descends and encroaches wedgewise low into the forest layer in the environs of Nowy Sącz (at a height of approximately 450 m.) and in Zgłobice near Tarnów.

To these East-Carpathian species we can find a corresponding group of West-Carpathian species — and we shall take for examples *Galium rotundifolium* and *Taxus baccata*.

Galium rotundifolium reaches to the East to the line Osławica-Wisłok, and possesses in Borsuk near Osławy an outpost stretching wedgelike to the East for a distance of about 200 km. from its Western centres, — and its plain outposts (except for the outpost near Szkło lie on the foreland of the Sudethians and Western Carpathians.

Taxus baccata has on the West a wide vertical area (in the Tatras it reaches up to 1200 m.), on the East it descends to

lower and lower situations and ends near Kołomyja in the Eastern Carpathians in a wedgelike shape; it descends only to the forelands of Western and Eastern Poland.

This phenomenon of the transgression of the horizontal areas of Eastern- and Western-Carpathian plants in the mountains as compared to the different behaviour of the same plants on the plain, points to the fact that the mountains formed (and perhaps still form) a more convenient way of migration of plants in the horizontal direction than did the adjoining plain. On the plain the maximal areas of the species of mountain plants are as a rule smaller and the phenomenon of their transgression comes up seldom, if at all.

VII. The conditions of life of mountain plants on the plain.

We can divide the settlements of plants on the plain according to the characteristics of the environment into groups which are strictly separated from one another. These groups are: the plants of stone deposits and other river aluvia, the plants of shady woods, rocks, steppe, wet meadows, peat-bogs and springs.

1) The following plants belong to the group existing on the plain exclusively or almost exclusively on river alluvia: *Alnus incana* (not everywhere), *Arabis Halleri* (grows also on peat bogs), *Calamagrostis pseudophragmites*, *Epilobium Dodonaei*, *Myricaria germanica*, *Salix incana*.

The transitional group to the second is composed of: *Primula acaulis* (a plant usually growing in forests, but along the Prut it grows on alluvia). *Scilla bifolia* behaves in a way similar to the last plant.

2) In shady forests, especially beech-forests and beech-fir-forests there are: *Abies alba*, *Acer Pseudoplatanus*, *Aconitum moldavicum*, *Allium ursinum*, *Anthriscus nitidus*, *Aposeris foetida*, *Aspidium Braunii*, *Aspidium lobatum*, *Aspidium Lonchitis*, *Athyrium alpestre*, *Blechnum spicant*, *Calamagrostis villosa*, *Carex pendula*, *Centaurea mollis*, *Chaerophyllum hirsutum*, *Cirsium Erisithales*, *Coeloglossum viride*, *Cystopteris sudetica*, *Crocus Heuffelianus* (chiefly in alder-woods), *Dentaria enneaphyllos*, *Dentaria glandulosa*, *Euphorbia amygdaloides*, *Fagus silvatica*, *Galium rotundifolium*, *Gentiana asclepiadea*, *Geranium phaeum*, *Hacquetia epipactis*, *Helleborus pur-*

purascens (in shady mixed deciduous forests), *Homogyne alpina*, *Knautia dispacifolia*, *Leucjum vernum*, *Lunaria rediciva*, *Luzula silvatica*, *Lysimachia nemorum*, *Melampyrum silvaticum*, *Petasites albus*, *Phegopteris Robertiana*, *Poa Chaixii*, *Polygonatum verticillatum*, *Prenanthes purpurea*, *Salix silesiaca*, *Salvia glutinosa* (especially in clearings or undergrowth), *Sambucus racemosa* (also on rocks), *Scilla bifolia*, *Scrophularia Scopoli*, *Senecio nemorensis*, *Struthiopteris germanica*, *Symphytum cordatum*, *Taxus baccata*, *Telekia speciosa*, *Veronica latifolia*, *Veronica montana*.

3) On unshaded or slightly shaded* rocks grow: *Asplenium septentrionale*, *Asplenium viride**, *Biscutella laevigata*, *Calamagrostis varia*, *Chrysosplenium alpinum**, *Cotoneaster integerrima*, *Gypsophila repens*, *Heliosperma alpestre**, *Saxifraga Aizoon*, *Dianthus tenuifolius*, *Galium hercynicum*, *Sedum hispanicum*, *Valeriana tripteris**, *Woodsia ilvensis*.

4) On grassy slopes often bearing steppe characteristics or in forests of *Quercus* and *Pinus**: *Alchemilla pubescens*, *Anemone narcissiflora*, *Avena planiculmis**, *Bupleurum longifolium**, *Carduus glaucus*, *Carduus arctioides* (?), *Carex transilvanica*, *Cineraria aurantiaca*, *Dianthus glabriusculus*, *Festuca amethystina*, *Gentiana verna* (also on wet meadows), *Gymnadenia conopea**, *Gymnadenia odoratissima*, *Hieracium aurantiacum*, *Lathyrus laevigatus**, *Potentilla Crantzii*, *Pleurospermum austriacum**, *Ranunculus Zapalowiczii*, *Thesium alpinum*.

5) On wet meadows, peat-bogs and near springs: *Alchemilla alpestris*, *Alchemilla pratensis*, *Arnica montana*¹⁾, *Arabis Halleri* (also in the first group), *Betula carpatica*, *Cineraria crispa*, *Cineraria longifolia*, *Cirsium heterophyllum*, *Cochlearia pyrenaica*, *Crocus Heuffelianus* (also in damp forests), *Crocus scepusiensis*, *Doronicum austriacum*, *Gentiana verna* (also in group 4), *Orchis globosa*, *Phyteuma orbiculare*, *Selaginella helvetica*, *Sweetia perennio*, *Tofieldia calyculata* (also in group 4), and *Trifolium spadicum*.

The associations of plants on the plain have not as yet been so closely studied that a list of the mountain species in the plain might have been evolved, dividing them according to their appurtenances to certain closely defined groups. I shall only remark

¹⁾ In the North of Poland in *Pinus* forests.

that the species of the second group almost all belong to the beech group or to the beech-fir group (*Fagetum*, and *Fageto-Abietum*) and out of the species of the third group *Saxifraga aizoon* belongs to the faithful species of the Association *Festucetum glaucae*, which has been well described by A. Kozłowska; *Valeriana tripteris* also belongs to the same association on the plain.

From the ecological point of view we should notice that the list of mountain plants on the plain comprises both the photophil species (group 2, partly group 3) and the photophobe species (group 1, 2, 4 and 5), but all of them distinctly prefer the more or less wet habitat, what harmonised with the ideas of D. Szymkiewicz according to the character of climate in the mountain regions.

VIII. The relict features of mountain plants on the plain.

In the foregoing chapters I presented the factual material concerning the problem of mountain plants on the plain and I have tried to present it in a most factual method i. e. without going into its interpretation from the epiontological point of view. Beginning with this chapter I shall discuss the geographical analysis of the phenomenon of the appearance of mountain plants on the plain.

The first question we must put is, whether mountain plants growing to-day on the plain and more or less distant from their mountain centres are to be considered as historical relicts connected with a past more or less distant from the present, or whether their appearance here can be explained by migrations undergone in a contemporary period of time.

Let me recall the fact that this question was put forward in science for the first time in an analogical problem — the appearance of alpine plants on the forelands of the Swiss Alps — by one of the creators of modern plant-geography, O. Heer. In his speech held at the occasion of the yearly meeting of the Swiss Natural Science Society on August 22, 1864, he for the first time drew attention to »the colony of alpine plants situated on the forelands of the Alps, far from the mountains and far from river-valleys«, and he pointed to them as to relicts of the glacial period.

The idea of O. Heer was later developed in Switzerland and in other alpine and subalpine countries. It is endowed today with a rich literature and it is the subject of a vivid exchange of opinion among its adherents, (J. Briquet, J. Frankhauser, G. Hegi, O. Naegeli, C. Schröter, M. Vogt, W. Lüdi), and its opponents, (H. Brockmann-Jerosch). Its adherents consider the outpost of alpine plants situated on the forelands of the Alps as »relicts«; its opponents consider them as historically young migrants.

How does this problem stand as regards the mountain plants on the Polish plain?

We shall regard as a relict that species or rather its locality which bears the character of an outpost separated from the main centre, whereby the origination of this outpost in the present conditions and at the present time would seem to us utterly impossible either on account of its considerable distance from the middle of its condensed centre or on account of the limited capacity of the seeds of a given plant to travel for greater distances.

The relict character of a given situation of a mountain plant on the plain is the surer the more scattered its area is: the more distinctly it is separated from its mountain centre, the smaller its capacity for expansion of the species is, its limitation by the weight of its seeds, specific demands of the seeds in germination as regards light etc. and the more alien and more exceptional the character of the given plants is in relation to the plant predominant in that place.

It follows that we cannot treat the problem of the relictivity of mountain plants on our plain as a uniform problem but we must appraise it in relation to every species separately, taking into account all the above mentioned moments. Only after an exact process of such individual appraisal shall we be able to make a list of the relicts and of those species for which there is no sufficient basis for considering them as relicts of older periods of time on the plain. It is obvious that such an appraisal cannot be and will not be quite certain and we must give it some freedom of treatment; it cannot be otherwise when its basis is in the first place the geographical and biological characteristics of their areas of a quantitative and not qualitative type. We

can test classification only by fossil documents which however, as we shall see, can be applied but to a small degree as proving the arguments in our problem.

Entire Relicts. In this category I include those species of plants on the plain whose present centres in the mountains usually lie on the higher layers, which, as a rule, possess even now a distinct lower boundary line of their vertical distribution in the mountains and whose outposts on the plain are isolated. The following species of plants belong here:

1. *Aconitum moldavicum*
2. *Alchemilla flabellata*
3. *Alchemilla alpestris*
4. *Anemone narcissiflora*
5. *Avena planiculmis*
6. *Biscutella laevigata*
7. *Bupleurum longifolium*
8. *Calamagrostis varia*
9. *Carduus actioides*
10. *Centaurea mollis*
11. *Chrysosplenium oppositifolium*
12. *Cineraria crispa*
13. *Cirsium heterophyllum*
14. *Cochlearia pyrenaica*
15. *Crocus Heuffelianus*
16. *Crocus scepusiensis*
17. *Dianthus tenuifolius*
18. *Dianthus praecox*
19. *Doronicum austriacum*
20. *Festuca amethystina*
21. *Festuca picta*
22. *Gentiana asclepiadea*
23. *Gentiana verna*
24. *Gypsophila repens*
25. *Heliosperma alpestre*
26. *Hieracium aurantiacum*
27. *Homogyne alpina*
28. *Luzula silvatica*
29. *Lathyrus laevigatus*

30. *Polygonatum verticillatum*
31. *Potentilla Crantzii*
32. *Prenanthes purpurea*
33. *Ranunculus Zapatowiczii*
34. *Rosa pendulina*
35. *Salix silesiaca*
36. *Saxifraga aizoon*
37. *Sedum hispanicum*
38. *Selaginella helvetica*
39. *Serbus Aria*
40. *Thesium alpinum*
41. *Valeriana tripteris*.

Partial Relicts. Here I include those species of mountain plants on the plain, which have a certain number of isolated outposts on the plain of an undoubted relict-origin; other outposts are situated so near their present mountain centres that we cannot consider them as having an absolutely certain relict character. Here belong:

1. *Abies alba*, has isolated outposts in Puszcza Białowieska and Opole.
2. *Alnus incana*, its outposts situated on watersheds, beyond river alluvias, are relicts.
3. *Anthriscus nitidus*,
4. *Aposeris foetida*, its isolated outpost near Mozyrz has an especially old-relict character.
5. *Arabis Halleri*, its outposts situated beyond river alluvias are relicts.
6. *Arnica montana*, its outposts in Central Poland are relicts.
7. *Carex transsilvanica*, outposts near Lwów.
8. *Cineraria aurantiaca*.
9. *Cineraria longifolia*.
10. *Cirsium Erisithales*, outposts in northern Poland.
11. *Cotoneaster integerrima*, an outpost in distr. Wilno.
12. *Dentaria enneaphyllos*, especially the outposts near Lublin.
13. *Dentaria glandulosa*, outposts in Podolia and Bessarabia.
14. *Euphorbia amygdaloides*, isolated outposts in the North-East.

15. *Fagus sylvatica*, relict outposts in Podolia.
 16. *Galium rotundifolium*, its outposts along the Niemen and in Roztocze are relicts.
 17. *Geranium phaeum*, outposts in Northern Poland, in Eastern Wołyń (Volhynia) and in Bessarabia.
 18. *Hacquetia epipactis*, its outposts on the Małopolska-Plateau and near Lublin, are relicts.
 19. *Knautia dipsacifolia*, its outposts in Mazowsze, Podolia, Roztocze and the Małopolska-Plateau are relicts.
 20. *Lunaria rediviva*.
 21. *Lysimachia nemorum*, its outposts in Roztocze, Pomorze and Prusy Książęce are relicts.
 22. *Petasites albus*, outposts in Central Poland.
 23. *Phyteuma orbiculare*.
 24. *Picea excelsa*, undoubted relict outposts of the spruce are in Wołyń (Volhynia) and Southern and central Polesie.
 25. *Pleurospermum austriacum*, outposts in central and northern Poland.
 26. *Primula acaulis*, relict outposts in Wołyń (Volhynia).
 27. *Salvia glutinosa*, relict outposts in central Wołyń (Volhynia).
 28. *Scilla bifolia*.
 29. *Symphytum cordatum*, isolated outposts on the boundary of Central Podolia and Wołyń (Volhynia).
 30. *Taxus baccata*, relict outposts in Puszcza Białowieska and near Słonim; perhaps also those in Mazowsze.
 31. *Telekia speciosa*, relict outposts in Wołyń (Volhynia) and Podolia.
 32. *Trifolium spadiceum*, relicts outposts in a strip of Central Poland.
 33. *Tofieldia calyculata*, relict outposts in Opole and Wołyń (Volhynia).
 34. *Veronica montana*, relict isolated outpost in the Pełczańskie Mts in Wołyń (Volhynia).
- 3) Doubtful Relicts. Here belong those species of mountain plants on the plain, which in spite of the frequency of their outposts on the plain, cannot be considered as undoubted relicts on account of their facility of dissemination for great distances

by winds (very small seeds or spores). In this category I include those species also, whose isolated outposts, known only from literature seem to me to be not quite certain.

1. *Acer Pseudoplatanus*, uncertain marginal northern and eastern outposts.
2. *Alchemilla pubescens*
3. *Alchemilla pratensis*
4. *Allium ursinum*
5. *Aspidium Braunii*
6. *Aspidium lobatum*
7. *Aspidium Lonchitis*, perhaps we might include the species in the first category.
8. *Asplenium septentrionale*
9. *Asplenium viride*
10. *Athyrium alpestre*
11. *Betula carpatica*
12. *Blechnum spicant*
13. *Calamagrostis villosa*
14. *Chaerophyllum hirsutum*
15. *Coeloglossum viride*
16. *Cystopteris sudetica*, possibly should be included in the first category.
17. *Galium saxatile*, idem
18. *Gentiana carpatica*
19. *Gymnadenia conopea*
20. *Gymnadenia odoratissima*
21. *Melampyrum silvaticum*
22. *Orchis globosus*
23. *Phegopteris Robertiana*
24. *Poa Chaixii*
25. *Scrophularia Scopolii*, possibly its isolated outposts are relicts and in that case it should go into the second category.
26. *Senecio nemorensis*
27. *Struthiopteris germanica*
28. *Sweetia perennis*
29. *Veronica laifolia*
30. *Woodsia ilvensis*

4) Species of plants migrating to-day. In this category I include those species of mountain plants on the plain which grow on river alluvias and can even at the present time perform migrations along rivers. They are:

1. *Alnus incana*, on river alluvias.
2. *Arabis Halleri*, idem.
3. *Calamagrostis pseudophragmites*
4. *Carex transsilvanica*, on the alluvias of Prut.
5. *Epilobium Dodonaei*
6. *Helleborus purpurascens*, on river alluvias.
7. *Myricaria germanica*
8. *Primula aucaslis*, on the alluvias of the Prut.
9. *Salix incana*
10. *Scilla bifolia*, on river alluvias.

5) Species of mountain plants on plain whose plain outposts lie so near the mountains or are so closely connected with them, that we cannot assume their being relicts of older times, because their migrations are probable at the present time also:

1. *Carex pendula*
2. *Helleborus purpurascens* (see group four).
3. *Leucojum vernum*.

If we compare statistically the quantitative relation of species enumerated in the above five groups of mountain plants on the plain, we shall have the following general picture:

| | |
|--|-----|
| Entire relicts | 41 |
| Partial relicts | 34 |
| Doubtful relicts | 30 |
| Species migrating at present | 10 |
| Species which are not relicts though they do not now perform visible migrations . . . | 3 |
| Total of species | 118 |

Consequently the relation of relict species (categories 1 and 2) to the doubtful (3) and non-relicts (4 and 5) is, in percentages, as follows:

| | | |
|---------------------------------|--|-------------------------------------|
| $\frac{\text{Relicts}}{63.4\%}$ | $\frac{\text{Doubtful relicts}}{25.5\%}$ | $\frac{\text{Non-relicts}}{11.1\%}$ |
|---------------------------------|--|-------------------------------------|

From this we must conclude that the outposts of mountain plants on the Polish plain have predominantly a relict character, i. e. they are relicts from older periods of development of flora. Consequently the problem of their origin is predominantly an historical one.

H. Conwentz and other authors have started the problem of the so-called »pseudorelicts«; we must consider it here as related to our relicts on the plain. According to Conwentz a classical example of »pseudorelicts« is the outpost of *Betula nana* (which as a species is undoubtedly a glacial relict on the German plain), i. e. on territories which *Betula nana* could occupy in a relatively very recent time. A further example may be furnished by the outposts of the undoubted relict *Linnaea borealis* on younger territories (e. g. in artificially planted forests); or by the sporadic appearance for a short time in different places of such »relict«-species of orchids as e. g. *Gymnadenia cucullata*.

In relation to mountain plants on the plain this problem concerns them to a very limited degree; i. e. it can concern merely our category of the »doubtful« relicts; these, owing to their ability of dissemination for long distances may simulate old relicts on possibly very young outposts. It is very difficult to see clearly in such cases and often only chance can help us out. So it happened with the isolated outpost of *Asplenium viride* in Przeworsk, where its »pseudorelictiveness« is positively proved owing to the circumstance that it grows there on a stone figure, erected by man (M. Nowiński). Had this plant grown on a natural rock or even on an erratic boulder, instead of in the crevices of a monument, nobody would have been able to prove its pseudorelictiveness.

A valuable clue in solving this type of problem is furnished by pollen-analysis method conducted on peat-bogs of the given outpost or its vicinity. Unfortunately this method of control is almost exclusively applicable to species of trees, certain shrubs and a few ferns, nevertheless it often gives extremely valuable hints for the solving of epiontological problems.

IX. The Age of Mountain-Plant Relicts on the Plain.

The problem of the age of mountain relicts on the Polish plain is the most important and the most interesting question of this paper. In order to solve it we shall have recourse to all

possible methods; i. e. we shall not confine ourselves to the use of fossil data from historical sources (very scarce, unfortunately) but we will use the epiontological method i. e. an accurate analysis of the contemporary areas of species, their similarities and disjunctions, and the systematic method, investigating their changes and geographical races. Only with the help of all means and methods shall we be able, partially at least, to elucidate whence and when mountain plants come to our plain.

The first question that arises here is, whether all relict mountain plants on the Polish plain are of the same age or not, in other words — are they all remains of one wave of migration of mountain plants to and on the Polish plain — or were there more such migrations, at different times.

Theoretically speaking we may answer that we can with great probability consider as oldest relicts these species especially, which are characterised by: 1) a noticeably »relict« area on the plain i. e. very disjunctive and isolated; 2) the possession of relatively very distant and highly situated mountain centres and of a distinct low boundary line of the vertical area in the mountains; 3) the appearance in the shape of different forms, of races, varieties and sub-species on the plain and in the mountains. The third point is especially important, because the creation of different endemical races by mountain plants on the plain was, doubtless, the effect of the prolonged action of time and isolation.

Considering the list of our »complete« relicts (see pp. 14) from this point of view, we come to the conclusion that the following species form the oldest group of mountain plants on the Polish plain:

1. *Anemone narcissiflora*, has its main centre in the mountain in the fifth (s. pp. 1), its lower boundary in the fourth layer, and it forms on the plain (Podole, Wołyń) a different, endemical variety: *var. laxa* (Ulbr.) Szipcz. (= *var. podolica* Zap.).

2. *Avena planiculmis*, has its main centre in the fifth, its lower boundary also in the fifth layer and its relict outpost appears in Puszcza Niepołomicka in a variety: *var. hispidula* Zap.; in Podole in another variety: *var. Blockiana* Kocz.

3. *Cochlearia pyrenaica* (main centre in 6, lower boundary in 5) appears on its plain outposts in a shape different from its

Tatra outposts, where it appears as endemical *Cochlearia Tatrae* Borb.

4. *Cineraria longifolia* (= *Senecio alpestris* D. C.) (main centre in 4—6, lower boundary in 2) has in the Carpathians a correspondent form in the species *Senecio sulphureus* Bmg.

5. *Dianthus tenuifolius* (main centre in 5, lower boundary in 5) appears in its relict outposts in Miodobory in the endemical variety: *var. podolica* (Wol.) Kulcz.

6. *Festuca amethystina*, (main centre in 3—5, lower boundary in 2) appears in the Tatras as *F. Tatrae* Czakó, on the plain in the endemical variety of: *var. Ritschlii* Hack. In the Eastern Carpathians as *var. marmarossica* Zap.

7. *Larix polonica*, on the plain and on the lower regions of the Carpathians is a geographical species genetically connected with *subsp.* the species: *Larix europaea*.

8. *Pedicularis Hacquetii* (main centre in 4 -- 5, lower boundary in 4 and 3) appears on the plain in the endemical sub-species of *exaltata* Bess.

9. *Kanunculus Zapalowiczii* is on the plain a geographical species connected by transitive forms with the mountain species of *R. Hornschuchii*.

10. *Myosotis suaveolens* is a geographical species of the plain closely connected to the mountain species *Myosotis alpestris* Schm.

11. *Sedum hispanicum* appears on the plain in the endemical form of *f. Opolica* Wierd.

Besides these we must classify as relicts of an older period of time the following species, on account of the predominantly relict character of their outposts on the plain, and the situation of their centres on the higher mountain altitudes:

12. *Alchemilla flabellata*
13. *Biscutella laevigata*
14. *Carduus arctioides*
15. *Chrysosplenium oppositifolium*
16. *Cirsium heterophyllum*
17. *Crocus Heuffelianus*
18. *Crocus scopusiensis*
19. *Dianthus praecox*

20. *Festuca picta*
21. *Gentiana verna*
22. *Gypsophila repens*
23. *Heliosperma alpestre*
24. *Hieracium aurantiacum*
25. *Potentilla Crantzii*
26. *Selaginella helvetica*
27. *Saxifraga aizoon*
28. *Thesium alpinum*.

The above group of older relicts, composed of 28 species has, ecologically speaking, the peculiar feature of not including a single predominantly forest species; but chiefly rock, steppe, and meadow species, i. e. plants of open and more or less sunny places, which invaded the Polish plain in the phase of forestless climate.

The second group of relicts is composed of those species of mountain plants on the plain whose areas are to a smaller degree »relicts«; their centres of distribution in the mountains are lower and they are composed partly of open-space-species, partly of scrubs, and light forests (pine, oak or alder). In the plain they grow in shady forests, in the mountains they partly reach also above the upper timber-line and grow in the layer of *Pinus montana*. Here I shall mark them with an asterisk*).

1. *Aconitum moldavicum**)
2. *Alchemilla alpestris*
3. *Arnica montana*
4. *Arabis Halleri*
5. *Bupleurum longifolium*
6. *Calamagrostis varia*
7. *Carex transsilvanica*
8. *Centaurea mollis**)
9. *Cineraria aurantiaca*
10. *Cineraria crispera*
11. *Cotoneaster integerrima*
12. *Doronicum austriacum*
13. *Hacquetia epipactis**)

14. *Homogyne alpina**)
15. *Galium saxatile*
16. *Gentiana asclepiadea**)
17. *Knautia dipsacifolia*
18. *Lathyrus laevigatus*
19. *Luzula silvatica*
20. *Petasites albus*
21. *Picea excelsa* (in Wołyń and Polesie)
22. *Phyteuma orbiculare*
23. *Polygonatum verticillatum**)
24. *Pleurospermum austriacum*
25. *Prenanthes purpurea**)
26. *Rosa pendulina*
27. *Salix silesiaca*
28. *Sorbus Aria*
29. *Sweetia perennis*
30. *Telekia speciosa*
31. *Tofieldia calyculata*
32. *Trifolium spadiceum*
33. *Valeriana tripteris**)
34. *Veronica latifolia*.

The third group of mountain plants on the plain is composed of later relicts. In the first place we have here the predominantly mountain species which grow alike in the mountains and on the plain in shady beech-forests, and which have their mountain centres situated very low, often without a distinct lower boundary line; their areas on the plain are less of the »relict« character. The history of the migration of these plants to and on the plain is closely connected with the history of trees, especially of the beech and fir. Here belong:

1. *Abies alba*
2. *Anthriscus nitidus*
3. *Aposeris foetida*
4. *Cirsium Erisithales*
5. *Dentaria enneaphyllos*
6. *Dentaria glandulosa*
7. *Euphorbia amygdaloides*

8. *Fagus sylvatica*
9. *Galium rotundifolium*
10. *Geranium phaeum*
11. *Lunaria rediviva*
12. *Lysimachia nemorum*
13. *Primula acaulis*
14. *Salvia glutinosa*
15. *Scilla bifolia*
16. *Symphytum cordatum*
17. *Scrophularia Scopoli*
18. *Senecio nemorensis*
19. *Taxus baccata*
20. *Veronica montana*.

In this category we might also include of our group of »doubtful« relicts the:

21. *Cystopteris sudetica*.

In concluding the above considerations we state that among the relict species of mountain plants on the plain three groups can be distinguished: older, medium and younger relicts. Our next task will be to show to which period of the diluvial or postglacial time they correspond.

X. The Migration of Mountain Plants in the Diluvial Period.

Owing to a successful development of the research on the flora and climate of the Polish diluvium (I was able to quote a complete bibliography on the subject in my paper »An outline of stratigraphy of the Polish Diluvium, based on floristic data«. Annals of the Pol. Geol. Soc. Vol. V., Cracow, 1928) we have become acquainted with a series of facts which elucidate in large outlines the successive changes of the climate and the flora on our plain during the diluvial period. These facts, together with the results of research on the climatic and floristic changes in the postglacial era, obtained through the application of the pollen-analysis method in examination of peat-bogs (B. Szafran, M. Koczwara, J. Trela, S. Tołpa, J. Dyakowska and others), allow us to construct a plausible conception of the pe-

riods of time when the mountain plants on the plain occupied their contemporary survival outposts.

The following questions confront us in this connection:

1) Are there among the relict mountain plants on the plain such species of plants as we might consider to be relicts of the tertiary period, i. e. ante-diluvian?

2) Which of the mountain plants of the plain can be considered as glacial relicts i. e. originating in the times of the diluvial glaciation?

3) Can we accept the statement that some species are from the earlier (1st) period of glaciation, and other species from the later (2nd and 3rd) period of glaciation?

4) Which species of plants can be considered as relicts of the interglacial period?

1) The problem of the existence of mountain plants of the tertiary period on the Polish plain has been discussed in my study of »The tertiary mountain plants on the Scythian Wall in the Podolio-Volhynian refuge» (Acta Soc. Bot. Pol. Vol. I. 1923); I discussed there also critically the conceptions of other authors, especially those of J. Paczowski. Here I shall only sum up the results arrived at in the study mentioned above.

On the area of the Podolo-Volhynian refuge which had not been covered by the land-glacier there are remnants badly damaged by erosion of a mountain wall, belonging to the system of Uralides and called by Cz. Kuźniar »the Scythian Wall«. Among the species of plants living there contemporaneously, there is a group of undoubtedly old oreophytes, of the ante-diluvian period. The following species belong here: *Azalea pontica*, *Allium strictum*, *Carlina onopordifolia*, *Daphne Cneorum*, *Evonymus nanus*, *Helianthemum canum*, *Schivereckia podolica* and *Thalictrum foetidum*¹⁾. None of these species bear any characteristics of high-mountain flora. Neither do they show a close relation with the nearest mountains i. e. the Carpathians (with the possible exception of *Evonymus*) but they tend genetically either to the older mountain systems of Europe or to the Asiatic moun-

¹⁾ On p. 11 of the above mentioned study I enumerated a few other species of plants of probably the tertiary period, which however are omitted now, either because they are ferns (see pp. 13) or because their »mountain« character is not quite certain to me now.

tains. Since it cannot be proved that they came to this territory in the diluvial period (we can accept the migration theory in the Kujalnic period for *Azalea pontica*) and as to the contrary there are many facts indicating that they are enduring on the remnants of the Scythides in the Podolo-Volhynian refuge from the Pliocene period — we must consider them as an entirely separate group of mountain plants on the plain and we classify them as oreophytes of the tertiary period.

It seems possible that these plants have passed *in situ* the whole glacial period in the Podolo-Volhynian refuge, contracting or expanding their area, according to the changing climatic conditions. In the interglacial periods when the conditions of life for many of them were favourable and perhaps also in post-glacial periods (boreal, atlantic and sub-boreal), some of them migrated to the West and North. The outposts of *Carlina onopordiifolia* and *Daphne Cneorum* in southern Poland are the traces of such probably interglacial migrations and the outposts of *Azalea pontica* in Polesie and Puszcza Sandomierska are the trace of a post-glacial migration (probably aub-arctic or boreal period). These species then are a good example in our flora of the so-called »migrating relicts« (according to C. Schröter).

2) In order to answer the second question, i. e. which of our species of plants can be regarded as glacial relicts, we must first clearly understand the chronology of the diluvial age. I have tried to discuss this matter, which unfortunately is not always presented with sufficient clearness in paleo-botanical literature, in my former studies (1925 and 1928). Here I shall only remark briefly that by »diluvial period« we mean both the periods of glaciation and the interglacial periods. Every glacial period is composed of three phases: succession, glaciation and recession; every interglacial period in Poland is characterised by the presence of forest flora and is composed of several climatic phases, which I shall not describe here. The post-glacial period begins with the appearance of forest flora on the territories left by the glacier of the last glaciation.

The fossil flora from Ludwinów near Cracow (Żmuda 1914, Lilpop and Szafer 1922, Szafer 1925 and 1928), has the character of a mixed flora i. e. arctic-alpine: alongside *Betula nana*, *Dryas octopetala* and dwarf-willows there grew high mountain

plants, originating in the Carpathians e. g. *Thymus carpathicus*, *Campanula pusilla* and *Biscutella laevigata*. We have reasons to believe that an analogical glacial flora of a mixed type existed on the diluvial tundra of the Polish plain in the time not only of the largest glaciation, but also in the time of the later (central Polish) glaciation. On this basis we may accept with great probability the theory that one part of our mountain species on the plain represents the relict colonies of the glacial period, which are the remains of a forest-less mixed tundra. Here belong probably: *Anemone narcissiflora*, *Avena planiculmis*, *Alchemilla flabelata*, *Biscutella laevigata*, *Carduus artioides*, *Chrysosplenium oppositifolium*, *Cochlearia pyrenaica*, *Cirsium heterophyllum*, *Crocus scepusiensis*, *Crocus Heuffelianus*, *Dianthus praecox*, *Dianthus tenuifolius*, *Festuca amethystina*, *Festuca picta*, *Gentiana verna*, *Gypsophila repens*, *Heliosperma alpestre*, *Hieracium aurantiacum*, *Myosotis suaveolens*, *Potentilla Cranzii*, *Pedicularis Hacquetii*, *Ranunculus Zapalowiczii*, *Sedum hispanicum*, *Selaginella helvetica*, *Saxifraga aizoon* and *Thesium alpinum*.

3) If we accept for the age of the above species in Polish plains the glacial-diluvial period, we still must solve the question of whether they are relicts of the last glacial period or whether we can consider them as relicts of earlier glacial periods.

In my paper »An outline of stratigraphy of the diluvial age as based on floristic data« (Cracow 1928, Annals of the Pol. Geol. Soc.) I accepted the existence in Poland of three glacial periods on the plain (Cracovian I, Varsovian I, and Varsovian II) separated by two interglacial periods (Masovian I and Masovian II). The first of them had the characteristics of a lengthy period of time, alike in its successions of climate and flora to the post-diluvial period, the second was probably shorter and did not reach such a high average temperature in its climatic optimum. In regard to arctic and mountain relicts on our plain both of them were in a relation similar to that of the present time (post-glacial) to the last glaciation, i. e. these interglacial periods were the time of their recession and destruction. As proving my point I can quote the fact that all through the first interglacial period there existed on the Polish plain relict outposts of *Pinus montana* (see J. Lilpop: »The interglacial flora in Olszewice« 1929). We cannot therefore preclude the possibility that some of our glacial

relicts may descend from the first, some from the second and some from the third and last diluvial glaciation. This last supposition however I consider as least probable, because the last northern glaciation covered only northern Poland and part of Central Poland; the front of the land-glacier lay then at such considerable distance from the Carpathians that there might have existed between the Carpathians and the landglacier a natural barrier in the shape of a strip of forest, which would have impeded the migration of high-mountain plants to the plain.

As the great interglacial period lasted a considerable time and since the climatic changes did not favour the maintenance of high-mountain plant relicts on the plain, it seems more probable that it was the second glacial which left most of the alpine relicts on the plain. This theory, which I am putting forth as an hypothesis, finds support in the geographical displacement of these plants on the plain: the outposts of them are scattered abundantly in southern Poland and on the North they reach more or less to the line of front-moraines of the second, i. e. central Polish diluvial land-glacier (*Varsavian I.*). Only a comparatively insignificant number of these outposts lie farther to the North. This supports in a certain measure my hypothesis, because it shows the area occupied during the second glacial period by a forest-less mixed tundra composed of arctic and high-mountain plants of Sudeto-Carpathian origin.

4) Among the relicts of mountain plants on the Polish plain are there species whose outposts can be considered as relicts of interglacial periods?

According to our definition of interglacial periods, their main characteristic which differentiates them from the glacial periods (in transgression, glacier, and regression stages) is the presence of forest flora. It follows that interglacial relicts may be mainly forest plants. Since however the post-glacial period is also and predominantly characterised by forest flora, in studying the problem of existence on our plain of forest-relicts of the interglacial era and of mountain origin we are faced by a great difficulty because it is impossible without fossil documents to ascertain whether a given species of a forest mountain plant is an interglacial relict or whether it came on the plain later, in the post-glacial period. In spite of this fundamental difficulty we can discuss our problem

critically, basing our discussion on the accepted facts about the character of the diluvial climate. The great interglacial period (*Masovian I*) does not come under our discussion here, because the period of central Polish glaciation which followed it, destroyed completely its forest flora on the plain (except the Eastern refuges) and brought the flora of a forest-less tundra to the strip of land between the line of Bug-Pilica and the Carpathians. The last glaciation however did not possess such a destructive power because it did not stretch so far South and it was probably of shorter duration. We can therefore accept that it left in the Southern Polish plain (between the front of its land-glacier and the Carpathians) some relicts of forest flora. Among that flora there might have been plants of mountain origin which are and have been uninterruptedly on our plain as relicts of the last interglacial period.

But how can we distinguish them from the species of mountain plants of the post-glacial period? To this question we find no answer. If we set aside those species of mountain plants which during the last interglacial period expanded their areas outwards of the Scythian Wall (see p. 365) and those forest plants on the plain which grow on Podole, Opole, Wołyń, and might be, partially at least, of the interglacial period, but concerning which we lack sufficient data to settle this problem — there are only two species of forest plants which owing to the particular character of their areas on the plain might be considered with some plausibility as interglacial relicts. They are: *Hacquetia epipactis*, (see map p. 37 in the Polish part of this paper) and *Dentaria enneaphyllos* (see p. 72, idem).

Both are geophytes, blossoming in spring and have peculiarly shaped areas of distribution; their centres lie in the Western range of the Carpathians where they grow in the higher mountain layer, but reach above the upper timber line; on the plain their outposts are scattered in the West-East direction with a remarkable Vistula disjunction (Małopolska-Lubelska Plateaux). They are situated in the territory which was not covered by the land-glacier during the two last glaciations.

Naturally I put my supposition as to the interglacial age of these localities of both species with due caution, and leave this problem to be solved by further research.

XI. The Migration of Mountain plants in the Post-Diluvial Period.

The history of the migrations of the mountain plants to and on the plain after the last glacial period is closely connected with the history of the migrations of the species of forest trees; these took place gradually in a certain succession and probably in dependence upon the climatic changes of the post-diluvial era. Thanks to research conducted by means of pollen analysis on several peat-bogs situated in West, East, North, South and middle of Poland we know that the changes have been almost the same in all parts of Poland (excl. Carpathians).

On the basis of these facts we can draw the following conclusions, important for our problem:

a) Towards the end of the diluvial period, in the cold subarctic and preboreal phase there entered from the refuges of South and South-East on the territories of forest-less tundra the first species of trees i. e. the pine (*Pinus silvestris*) larch (*Larix*) and spruce (*Picea excelsa*), and the less important birches (*Betula*). On the wide areas of the Polish plain there developed at that time large coniferous forests similar to the present day Siberian Taiga (*Larix*, *Pinus*, *Picea*).

b) As the climate grew warmer and drier there took place in the second (boreal and earlier atlantic) period a great change in the flora of the Polish plain; the place of coniferous forests, whose area on the plain had become considerably reduced was taken by deciduous trees; among these the most important were the oak (*Quercus*), lime (at first the small-leafed, later also the large-leafed species), elms and a rich undergrowth of hazel (*Corylus avellana*). The dry and warm places were covered by steppe-vegetation. The climate in the mountains (Carpathians) had a similar character and it caused a considerable heightening of the timber-line and the occupation of the Carpathian ranges by pine forests and oak-lime forests with a hazel undergrowth; though there also were many spruces and larches and in very high places timber-line pines (*Pinus cembra*) and *Pinus montana*.

c) In the following (later Atlantic) period when the climate in all Poland had grown damper, slowly acquiring the characteristics of a sub-Atlantic climate, (damper and milder in its tem-

perature fluctuations than our present climate) there entered contemporaneously from the South-East, the South and South-West, the beech (*Fagus sylvatica*), fir (*Abies alba*) and yew (*Taxus baccata*). Driving out step by step the photophil species of trees of the foregoing period, they occupied great areas in their vicinity, attaining farther to the North and East than their farthest present outposts. Simultaneously with this expansion of the beech, fir and yew in the horizontal direction on the plain, there took place their vertical expansion in the mountains, where at that time they attained a higher area than the present one. The steppe vegetation and the light oak and pine-oak forests were subject to a great reduction and remained only in those places where the topographical or edaphic conditions (steep slopes, rocks, southern exposure, dry places etc.) were particularly propitious for them.

d) In the following sub-Boreal period, which coincides with the period of later neolite, the climate on the plain (this does not concern the mountains) underwent another change and became drier. Many peat-bogs dried up at this time and forests grew on their surface (the genesis of the »Grenz«-horizon). The displacement of the trees on the plain changed in so far that the beech, fir and yew retreated to the West; also the quantitative relations of the trees in the forests changed. In the thinned deciduous forests, sunny clearings originated and the steppe vegetation expanded. However all these changes in the forest flora on the plain were of a quantitative and not a qualitative nature; no new species of trees appeared on the Polish plain at that time and none died out; only on the Podolian plateau (in general in the East and South-East) more important changes took place. Owing to a drier climate and its increasing »continentality« the beech and the fir retreated entirely, the spruce grew considerably rarer and the ground was taken over by the pine and oak together with a few other deciduous trees. The pontic vegetation sent its vanguards to the West.

e) The sub-Atlantic (bronze) period was characterised by a return of a damper climate, though it did not attain the degree of dampness it had in the Atlantic period. The trees which favour a damper climate, beech, fir and yew again expanded their areas to the North-East and East, reaching their last outposts where

they have survived till the present day. The forest-less areas were again taken over by forests, leaving out however some places which climatically, topographically or edaphically were more suitable for steppe-vegetation. The peat-bogs which had interrupted their growth in thickness in the foregoing period entered into a new phase of stratification, and in many places there originated new peat-bogs. In the mountains which did not undergo any considerable climatic changes the distribution of the species of trees remained about the same.

f) The present period (from the iron-age until today) which connects gradually but directly to the sub-Atlantic period, is characterised climatically by a certain abatement of temperature and in an increased »continentality« on the East and North. On the South East (Podole) the fir and spruce disappear, the beech leaves only outposts; a similar process takes place on the North, where the fir, beech and yew withdraw, leaving isolated outposts. In the Carpathians, in the higher layers, the abatement of temperature brings about a lowering of the upper timber-line of trees; in many places the spruce begins to predominate over the beech and fir, which causes the final shape of the higher mountain layer — almost completely composed of spruce now.

Historically the last, but very important factor is man, who directly and indirectly influences the character of forests and modifies them into their present shape.

Having summed up in this way the chief results of research on the climatic changes and forest successions on the Polish plain in the post-diluvial time, we shall now consider in this connection the problem of the migration of mountain plants to and on the plain.

The sub-Arctic period doubtlessly brought a certain number of mountain plants on the plain, adding them to those which had already settled there as glacial relicts (see p. 367). They accompanied the pine, larch, alder and spruce, possibly also the *Pinus montana* (provided further research shows its wide expansion at the turning point of the glacial and sub-arctic periods) or they occupied free spaces i. e. rocks, alluvias, and peat-bogs.

In the category of sub-arctic relicts of the open spaces I classify: *Alchemilla alpestris*, *Arnica montana*, *Arabis Halleri*,

Calamagrostis varia, *Carex transsilvanica*, *Cineraria aurantiaca*, *Cineraria crispa*, *Cotoneaster integerrima*, *Galium saxatile*, *Knautia dipsacifolia*, *Phyteuma orbiculare*, *Pleurospermum austriacum*, *Sweetia perennis*, *Telekia speciosa*, *Tofieldia calyculata*, *Trifolium spadicum* and *Veronica latifolia*.

To the category of sub-Arctic relicts of scrubs and first forests belong: *Aconitum moldavicum*, *Alnus incana* (beyond alluvias), *Bupleurum longifolium*, *Centaurea mollis*, *Doronicum austriacum*, *Homogyne alpina*, *Gentiana asclepiadea*, *Luzula silvatica*, *Petasites albus*, *Polygonatum verticillatum*, *Prenanthes purpurea*, *Rosa pendulina*, *Salix silesiaca*, *Sorbus Aria* and *Valeriana tripteris*.

In this latter category the following species seem to be connected with the migration of the spruce and alder: *Homogyne alpina*, *Calamagrostis varia*, *Petasites albus*, *Doronicum austriacum* and possibly also *Blechnum spicant* (with the spruce).

The Boreal period was not propitious for migrations of mountain plants and it did not bring any of them to the plain. It was rather a time of their dwindling and retreating before the invasion of steppe-plants and light oak and mixed forests. In the Carpathians also this period had a destructive influence on many high-mountain species of plants which require greater dampness of air. Especially in such an isolated and relatively small mountain nest as the Tatras the boreal period must have had its influence on the restriction of the area of many plant-species; perhaps the striking contraction in the Tatras of areas of these plants which elsewhere (e. g. Eastern Carpathians or in the Alps) are known for their wide areas, as e. g. *Leuseleuria procumbens*, *Arctostaphylos alpina*, *Linaria alpina*, *Sibbaldia procumbens* and others.

The Atlantic period was a period of renewed and intensive migration of mountain plants on the Polish plain. This migration was in close relation with the expansion of the beech and fir in the Polish Carpathians and on the plain.

From the facts mentioned above the migration of the beech (and probably also of the fir) took place simultaneously from the East and from the West. Each of these waves of migrations brought in their wake, apart from the common species a series of their own mountain elements.

The common Atlantic mountain element in the flora of the Polish plain is represented by: *Anthriscus nitidus*, *Cirsium Erisitha-*

les, *Cystopteris sudetica*, *Dentaria glandulosa*, *Euphorbia amygdaloides*, *Geranium phaeum*, *Lunaria rediviva*, *Lysimachia nemorum*, *Orchis globosus*, *Salvia glutinosa*, *Scilla bifolia*, *Sambucus racemosa*, *Scrophularia Scopoli*, *Senecio nemorensis* and *Veronica montana*.

The Eastern Atlantic element is represented by: *Aposeris foetida*, (*Helleborus purpurascens*), *Primula acaulis* and *Symphytum cordatum*.

The Western Atlantic element is represented by: (*Dentaria enneaphyllos*), *Galium rotundifolium*, *Hacquetia epipactis* (provided it is not an interglacial relict), and *Tacus baccata*.

The beech, fir and yew expanded considerably their areas on the Polish plain to the North and North-East. Unfortunately we cannot any more map out the line of their maximal area, because we have not enough proofs for our theory in the shape of fossil-pollen grains from the Atlantic period in the peat-bogs of Northern and North-Eastern Poland. The fact itself however is absolutely certain. J. Trela gave a good hint in this matter (though a negative one) proving that in the peat from Dżisna (near Dźwina-river) of this period there is no pollen of beech and fir, which would show that both beech and fir had far down South stopped in their Atlantic expansion.

An intermediate and quite direct proof of extensive migration of the beech in the Atlantic period are the outposts of mountain plants usually accompanying the beech which are far in the North and East of Poland. However we must remember that they might also be of the following i. e. sub-Atlantic period; I mean especially: outposts of *Aposeris foetida* near Mozyrz, along the Prypéc-river, the northern outposts of *Sambucus racemosa*, and *Geranium phaeum* in northern Polesie, *Symphytum cordatum* along the Slucz, the far area of *Allium ursinum* and others.

A similar evidential character for this problem can be ascribed to the fact that mountain plants appear above the present upper timber-line in the whole range of the Polish Carpathians; we can consider them as forest relicts from the Atlantic time, when the timber-line reached higher.

The sub-Boreal period had a similar influence on the elements of the mountain flora on the Polish plain as the boreal period, i. e. in this period of time not only did the migration of mountain plants not take place, but it was hampered. Many relicts,

which in the Atlantic period had spread widely on the plain, had to undergo a considerable contraction of their geographical areas. We shall be able to appreciate fully the destructive effect of this period on the mountain plants when our meagre knowledge of the facts is enriched by further research of our peat-bogs. To-day one thing can be said: the areas of beech and fir underwent a considerable contraction on their Eastern and North Eastern fronts. Koczwarą has shown that the beech and fir retreated entirely from Podole at that time. It was a time of the expansion of the steppe-flora.

In the sub-Atlantic period when the climate had grown damper again a new expansion of the beech and fir took place, and a new expansion of the mountain forest element followed it. Beech and fir then won an area as wide as is shown by their present day outposts on the North and East (fir in Puszcza Białowieska, beech in Wołyń and Miodobory). Perhaps they went even farther; unfortunately we cannot find any definite answer as yet (1929). The finding of beech pollen in the sub-Atlantic peat near Sarny by J. Trela would seem to confirm this second possibility.

The sub-Atlantic period gradually passes into the present period (from the iron age to the present day), which, it would seem, points to a gradual increase of continentality. In this period of time the spruce and fir disappear completely from Podole, and the beech remains only in isolated outposts, gained in the sub-Atlantic period in those places which had favourable climatic conditions (e. g. in Miodobory). The fir too retreats to the South, leaving, like the beech relict outposts in Opole, Wołyń, Puszcza Białowieska, near Koło in the north-eastern wing of the Małopolska Plateau, and near Łuków. The relict outposts of mountain plants on the plain retreat more and more, not only owing to an unfavourable change of climate, but also (or rather predominantly) owing to the destructive activity of man.

Summarising shortly the matter presented in this and the foregoing chapters, we state, as the final results of our discussion on the age of mountain plants on the Polish plain that they are relicts not of one but of three periods of time, i. e. the pre-diluvian, diluvian and post-diluvian; their migrations to the Polish plain took place several times during the periods of time when the climatic conditions were favourable:

1) The oldest i. e. the tertiary branch of the mountain element on the plain represents the mountain plant species enumerated on page 365 and which have survived till the present day in the Podolo-Volhynian refuge.

2) The oldest element of the diluvial period are the Sudeto-Carpathian alpine plants which came to our plain at the time of the intense diluvial glaciation i. e. in glacial periods (see pp. 360--362).

3) The existence on the plain (outside of refuges) of interglacial plant relicts would seem doubtful, if we do not take into consideration the traces of migration of plants of the mountain type from the Podolo-Volhynian refuge.

4) From the post-glacial period there remained on the plain distinct traces of the existence there of two temporarily different waves of mountain plant migrations to the plain from the Sudeto-Carpathian mountain range: one of the sub-Arctic period (see pp. 362—363), the other of the Atlantic period (see pp. 363—364). Other periods of the post-glacial era protected or destroyed locally these plants on our plain, however they did not fundamentally influence their settlement on the plain.

XII. Remarks on the Migration Roads of Mountain Plants on the Plain.

The mapping out of the probable roads along which mountain plants migrated onto the Polish plain, especially if we take into consideration the natural difficulties which hindered the migrations, is a very interesting problem though by no means an easy one. We can facilitate methodically our task if we discuss this problem of the migrations of the mountain plants to the plain in their relation to each separate wave of migration.

1) The Scythian Wall, situated in a refuge territory i. e. a territory which did not glaciare in the diluvial period contains a series of mountain plants which have survived *in situ* the glacial periods. Both in the diluvial and post-diluvial periods this refuge was the exit point for the migrations of these plants. They migrated along the water divides and hill ranges and through river-valleys which spread from them. From here the following spread over younger territories: *Carlina onopordifolia*, *Daphne Cneorum*, *Azalea pontica*. (I omit some species whose later migrations I do not think are certain enough).

Carlina onopordifolia (see W. Szafer: Floristic notes, Acta Soc. Bot. Pol. Vol. I. 1923) migrated from its Podolo-Volhynian refuge to the West and South West, reaching as far as the middle of Małopolska Plateau (Pińczów) and Opole to the South West [environs of Rohatyn (Wierdak)] and following in its migration the line of warm lime, gypsum and chalk hills. It reached Pińczów across the lofty Volhynian hillocks, composed of chalk rocks (its intermediate outpost near Chełm is a proof of that); it reached Opole either through Roztocze or through hills of Krzemieniec, Woroniaki and Gologóry. As to the time of this migration the interglacial period (*Masovian* I.) seems to me to be the most probable — or possibly the boreal post-glacial period.

Daphne Cneorum, has a geographical distribution in South-Eastern Poland strikingly similar to that of the foregoing plant, however the edaphic demands of it are different. It grows just as well on sandy soil among pine-forest-under-growth as in steppes or on warm rocks. In its migrations to the West and South-West of Poland it followed dry hills and valleys covered with diluvial sands (these led it to the edge of Puszcza Sandomierska, environs of Leżajsk). As to the time of its migration, it probably took place partly in the interglacial and partly in the boreal and sub-boreal post-diluvial periods.

Azalea pontica, (see W. Szafer, »Tertiary plants on the Scythian Wall«, Acta Soc. Bot. Pol. Vol. I. 1923) attained its farthest northern outpost in the post-glacial period, following the diluvial sands and evading on the West the great Podolian refuge. A similar road (i. e. sandy river valleys) was used by this plant in its migration to the West, passing from Wołyń through the Lubelska plateau along the wide valleys covered by sand, which connect upper Wieprz-Huczwa, and Sołokija-Tanew with the river basin of the lower San. This probably took place in the post-glacial era, in the sub-arctic or boreal time.

2) The migrations of plants in the time of diluvial glaciations took place in conditions that were favourable in so far, that the forest-less tundra which then covered large areas of the Polish plain created almost everywhere favourable conditions for them. In consequence the distribution of the plants on the plain in this period is more or less uniform and without distinct concentrations along certain lines which might be considered as traces of

their glacial migration roads. The plants which are confined to rocks are the only exception. From the list of glacial relicts (see pp. 360—362) belong here: *Saxifraga aizoon*, and *Gypsophila repens*, on the West and *Sedum hispanicum* and *Dianthus tenuifolius* on the East. The plain outposts of the former lie on the line of Jurassic rocks of the Cracow-Wieluń range and so show us the road of the diluvial migration from the chalk Tatras. Having migrated to the Jurassic rocks near Cracow, they passed here the primeval valley of the Vistula-Rudawa, followed their range to the North and here they have preserved to the present day their relict outposts in those places, where owing to the steepness of the rocks they were never covered up by trees. The shalk of Miodobory-rocks in Podole and the gypsum formations in Opole in the East created almost analogical migration conditions for the alpine plants of the East Carpathians.

There are almost no glacial relicts on territories occupied in the diluvial time and later by the great areas of the post-diluvial lakes («Stauenseen») which at first had no outlet. Their distribution on the plain is shown on the enclosed map (see pp. 109 in Polish part of this paper). Being for a long inaccessible to land plants, they were evaded by alpine plants, which, coming to them in their diluvial migrations, stopped or passed by, migrating through neighbouring high and dry territories.

This important role played by the diluvial-lake territories, as a natural hidrance in the migration of mountain plants continued partly during the post-glacial period: only gradually, as these basins drained naturally and became covered with land vegetation, could some mountain plants enter here, usually settling on the edge of the territory. We can see it clearly in the Sandomirian diluvial-lake-basin which although situated at the foot of the Carpathians, has but an insignificant number of high-mountain plant relicts as compared with the Małopolska Plateau. The largest of all Polish postdiluvial lake basins i. e. Polesie has preserved to the present day the character of a natural barrier for the migration of many plants. The behaviour of mountain plants migrating on our plain during and after the diluvium in relation to this diluvial lake basin is best shown by their present areas, which either stopped on the Southern border of the diluvial lake basin or, evading it, expanded in narrow

strips to the North. The role of the great lake basins for the plant migrations on the Polish plain has a more general significance and should be the subject of a special study. I want only to mention it as a problem waiting to be solved.

Another problem, deserving special attention is that of the importance of primeval valleys of diluvial rivers as natural barriers in the migration of plants from South to North. The present study of this problem is concerned with a relatively small number of plants, so I must content myself with merely drawing attention to this problem.

Speaking of the migration roads of high mountain plants and their hindrances I want to mention the fact that the territories covered with »loess« of central Poland are strikingly lacking in these plants whereas analogical territories in Podole behave quite otherwise. It will be sufficient to enumerate such plants growing on the »loess« territory of Podole and Pokucie as: *Anemone narcissiflora*, *Crocus Heuffelianus*, *Hieracium aurantiacum*, *Myosotis suaveolens*, *Ranunculus Zapotowiczii*. This difference — I think — should be attributed to the destructive factors acting on the central and Western Polish »loess« during the post-glacial period, when in the more damp Atlantic and sub-Atlantic periods, forest flora covered them much more intensively than the loess in the South-Eastern part of Poland.

3). My remarks on the migration roads and their hindrances in relation to mountain plants of the glacial era have a bearing on the migrations of the post-glacial mountain element of the sub-Arctic phase (see the list of species pp. 362—363). On the forestless tundra appeared at that time the first forests composed of pine, spruce, alder, birch, and larch which appeared in different places according to their demands and their succession, and which gradually expanded over large areas. The shrubs and forest plants of the sub-alpine mountain type then expanded their areas on the plain leaving however sufficient place for open space vegetation of the meadow, peat and steppe type. Alder (*Alnus incana*) had at this time a very wide expansion, not only on river alluvias but far beyond. The spruce, larch and birch cover large areas.

We cannot trace distinct migration roads for these plants. These migrations were facilitated by the absence of a great competition among the comparatively few species of trees; they were

impeded by the natural barriers of the post-glacial waters, in the shape of large river valleys and post-diluvial lake basins.

4) The Atlantic wave of mountain plants which came on the Polish plain with the beech and fir shows distinct road of migrations, connected with the Sudeto-Carpathian mountain range (see map pp. 64 and 69—75 in the Polish part of this paper). Everywhere these roads coincide with the lines of prominences and divides, evading the wet territories of the diluvial lake basins and the dry »loess«.

In the sub-Atlantic period the mountain plants regenerated their plain areas after their partial destruction by the drier sub-boreal period and they followed the same roads they had used in the Atlantic period.

In connection with the problem of the migration roads of mountain plants on the plain we ought to put the following question: are all plants growing to-day in the Sudeto-Carpathian range connected historically with the Sudethians and Carpathians, as their original territories — or did perhaps some of them come straight from the Alps, travelling along the Central German mountains and the German plain?

Considering that there are on the German plain many scattered outposts of mountain plants which tend historically toward the Alps and that these outposts join on the North Polish plain especially in Pomorze, we may agree that their arrival here straight from the Alps during and after the glacial period is very probable. This hypothesis is most probable for those mountain species of the West-Northern Polish plain which appear in East Prussia and Pomorze in the shape of colonies, separated from the Sudethians and Carpathians by a considerable disjunction — while simultaneously they link organically with the relict outposts on the German plain.

The following species have areas of this type in the sub-Baltic countries: *Tofieldia calyculata*, *Arnica montana*, *Sweetia perennis*, *Pleurospermum austriacum*, *Phyteuma orbiculare*, *Polygonatum verticillatum*, *Veronica montana*, *Allium ursinum*, *Chaerophyllum hirsutum*, *Blechnum spicant*, *Galium rotundifolium*, *Lysimachia nemorum*, *Aspidium lobatum* and *Luzula silvatica*.

Except for a few meadows and peat species these are mainly plants of shady beech and mixed forests. There is nothing to

disprove the theory that also the beech entered the West Polish plain through the German plain.

In this way we reach the conclusion that the mountain plants on the Polish plain, although they are closely related with the Sudethians and Carpathians, as regions to which they belong floristically, may have got some of their outposts, situated in North-Western Poland, directly from the distant Alps through the intermediary of the central German mountains and the German plain.

Table des matières par noms d'auteurs

contenues dans le Bulletin International de l'Académie Polonaise des Sciences et des Lettres
(Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles, Série B: Sciences Naturelles (I)).

Année 1929.

Le nombre inscrit à la suite de chaque Mémoire indique la page.

- Fuja (M) (C).** On the Formation and Development of Roots and Shoots on the Isolated Cotyledons of *Cucurbita*, *Cucumis* and *Lupinus* (Planches 34—37) 209.
- Kleist (C).** Recherches phytosociologiques sur les tourbières de la région des dunes de la rive droite de la Vistule aux environs de Varsovie (Planches 10—13) 41.
- Kobendza (R) et Motyka (J).** La végétation des éboulis des Monts de S-te Croix (Planches 28—33) 175.
- Koehler (E) (†).** Sur les composés phosphorés des plantes. V. La solubilité des composés phosphorés des embryons de seigle 237.
- Macko (S).** Studien über die geographische Verbreitung und die Biologie von *Azalea pontica* L. in Polen (Planches 1—5) 11.
- Majdecka-Zdziarska (E).** *Galinsoga parviflora* Cav. et *Galinsoga hispida* Benth. (Planches 14—23) 105.
- Petschenko (B F).** Wenig bekannte und neue Wachstumsformen des *Bac. Megatherium* (De Bary) und seine Cytologie (Planches 24—27) 141.
- Poznański (F).** Über die Raciborskische Nitrit- und Diazoreaktion der pflanzlichen Zellmembranen (Planche 38) 219.
- Szafer (Wl).** The mountain element in the flora of the Polish plain 343.
- Thomaschewski (M).** Pollenanalytische Untersuchung des Torfmoores Kalmusen in Pomerellen 1.
- Thomaschewski (M).** Pollenanalytische Untersuchung der Moore Stangenwalde und Saskoschin im Gebiet der Freien Stad Danzig. (Planches 39—42) 283.
- Turowska (I).** Etudes sur les conditions vitales des bactéries ferrugineuses 255.
- Wiśniewski (T).** Les associations des Muscinées (Bryophyta) épiphytes de la Pologne, en particulier celles de la forêt vierge de Białowieża (Planches 43—52) 293.
- Wóycicki (Z).** Sur les cristalloïdes des noyaux et les «oléoplastes» chez *Ornithogalum caudatum* (Planches 6—9) 25.

Table des matières par noms d'auteurs

contenus dans le Bulletin international de l'Académie Polonaise des Sciences et des Lettres
(Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles, Série V, Colonne Internationale (I))

Année 1920

Le nombre inscrit à la suite de chaque mémoire indique la page.

Eula (H) (1). On the formation and development of roots and shoots on
the isolated cuticles of Cucurbita, Yucca and Lycopodium (Plan-
ches 14-17) 285.

Hahn (G). Recherches expérimentales sur les conditions de la végéta-
tion dans la zone de la Vistule aux environs de Varsovie
(Planches 10-13) 41.

Kobayashi (H) et Motyka (L). La végétation des éboulis des Monts de B-
tchou (Planches 28-33) 115.

Koehler (E) (1). Sur les composés phosphorés des plantes. V. La solubilité
des composés phosphorés des embryons de seigle 307.

Koehler (E). Recherches sur la géographie de la végétation et de la biologie
von Axalis pentandra L. in Polen (Planches 1-5) 11.

Malchenko (M) (1). Galinsoga parviflora Cav. et Galinsoga bipida
Benth. (Planches 14-23) 105.

Potoczna (D) (1). Wzrost i rozwój i inne właściwości rośliny z gatunku
M. (Planches 24-31) 141.

Potoczna (D). Über die Karyokinese Nitro- und Disaccharid-
kationen (Planche 38) 210.

Rosner (W). The mountain element in the flora of the Polish plain 848.

Tomaszewski (M). Polnische Untersuchungen des Polnischen Kal-
mussen in Tomaszów 1.

Tomaszewski (M). Polnische Untersuchungen der Meise (Sylvia
und Sialia) im Gebiet der Vistula (Planches 39-42) 323.

Tomaszewski (M). Etudes sur les conditions vitales des bactéries lactiques 255.

Wojcicki (E). Les associations des Muscivores (Diptera) éphémères de
la région de Pologne, en particulier celles de la forêt vierge de Białowieża (Plan-
ches 43-52) 295.

Wojcicki (E). Sur les conditions de survie et les adaptations des
Orthoptera caudata (Planches 5-9) 21.

BULLETIN INTERNATIONAL
DE L'ACADÉMIE POLONAISE DES SCIENCES
ET DES LETTRES
• CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES
SÉRIE B: SCIENCES NATURELLES.
DERNIERS MÉMOIRES PARUS.

I.

- B. F. Petschenko.** Wenig bekannte und neue Wachstumsformen des *Bac. Megatherium* (De Bary) und seine Cytologie (Planches 24—27) Févr.—Juill. 1929
- R. Kobendza et J. Motyka.** La végétation des éboulis des Monts de S-te Croix (Planches 28—33) . . . Févr.—Juill. 1929
- M. C. Fuja.** On the Formation and Development of Roots and Shoots on the Isolated Cotyledons of *Cucurbita*, *Cucumis* and *Lupinus* (Planches 34—37) . . Févr.—Juill. 1929
- F. Poznański.** Über die Raciborskische Nitrit- und Diazo-reaktion der pflanzlichen Zellmembranen (Planche 38) Févr.—Juill. 1929
- Z. Koehler** (†). Sur les composés phosphorés des plantes. V. La solubilité des composés phosphorés des embryons de seigle Févr.—Juill. 1929

II.

- Z. Zakrzewski.** Über den Einfluß von Normalgeweben, insbesondere von Geweben endokriner Drüsen auf das Wachstum von Jensen-Sarkomzellen in vitro. Juillet — 1929
- H. Bulsiewicz.** Die Entwicklung der Blutsinus in den Tasthaaren (Planches 14—15) Juillet — 1929
- T. Marchlewski.** Studies on Silvering in Rabbits. III. A factor inhibiting uniform colouring (Planche 16). Juillet — 1929
- T. Marchlewski.** Studies of the Genetics of Kharakhul Sheep. II. The comparative value of different sires as fur producers (Planche 17) Juillet — 1929
- K. Pelczar.** Recherches sérologiques sur la résistance aux tumeurs malignes Juillet — 1929
- Z. Zakrzewski.** Über Tumorgewebekulturen in vitro Juillet — 1929
- K. Wodzicki.** La vascularisation des appendices cutanés de la tête chez les oiseaux (Planches 18—21) Juillet — 1929

TABLE DES MATIÈRES.

Octobre—Décembre 1929.

| | Page. |
|---|-------|
| I. TUROWSKA. Etudes sur les conditions vitales des bactéries ferrugineuses | 255 |
| M. THOMASCHEWSKI. Pollenanalytische Untersuchung der Moore Stangenwalde und Saskoschin im Gebiet der Freien Stadt Danzig | 283 |
| T. WIŚNIEWSKI. Les associations des Muscinées (Bryophyta) épiphytes de la Pologne, en particulier celles de la forêt vierge de Białowieża | 293 |
| WL. SZAFFER. The mountain element in the flora of the Polish plain | 343 |

Le «*Bulletin International*» de l'Académie Polonaise des Sciences et des Lettres (Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles) paraît en deux séries. La première (A) est consacrée aux travaux sur les Mathématiques, l'Astronomie, la Physique, la Chimie, la Minéralogie, la Géologie etc. La seconde série (B) se divise en deux sous-séries; l'une d'elles «I» contient les mémoires qui se rapportent aux diverses branches de la Botanique (la Systématique, l'Anatomie et la Physiologie des Plantes), l'autre «II» est réservée aux publications qui concernent le vaste domaine des recherches morphologiques et physiologiques sur l'homme et les animaux (Anatomie, Biologie générale, Embryologie, Histologie, Pathologie, Pharmacologie, Physiologie, Psychologie, Zoologie systématique et expérimentale).

Depuis 1928, le «*Bulletin International*» ne contient que les communications dont l'étendue ne dépasse pas une limite strictement définie; les mémoires de plus vaste envergure sont réunis en un Recueil différent, les «*Mémoires*» de l'Académie Polonaise des Sciences et des Lettres (Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles). Les *Mémoires* sont également publiés en deux séries: A et B. Chaque mémoire publié dans les *Mémoires* se vend séparément.

Les abonnements relatifs au «*Bulletin International*» sont annuels et partent de Janvier. Les livraisons de ce Recueil se vendent aussi séparément.

Adresser les demandes à l'Académie ou à la Librairie „Gebethner et Wolff“
Rynek Gł., Cracovie (Pologne).