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

Herausgeber: Schweizerische Naturforschende Gesellschaft

Band: 6 (1924)

Heft: 2

Artikel: Bryogéographie de la Suisse

Autor: Amann, J.

Kapitel: Éléments génétiques

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

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 11.12.2025

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

Orthotrichum Blyttii
— *laevigatum*
— *microblephare*
— *Sommerfeltii*
Encalypta brevicolla
— *procera*
Pohlia erecta
— *crassidens*
— *Schimperi*
Bryum spp.
Mnium ciliare
*Aulacomnium turgidum**
Pogonatum capillare
Psilopilum
Dichelyma
Thedenia
*Myrinia**
Thuidium pallens
Plagiothecium turfaceum
Hypnum badium, etc.

ainsi que les Sphaignes suivants appartenant à l'élément boréal et central-européen:

S. imbricatum
— *affine*
— *Aongstroemii*
— *Wulfianum*
— *Lindbergii**
— *Torreyanum**
— *fallax*
— *Jensenii*
S. propinquum
— *obtusum*
— *molle**
— *rufescens*
— *turgidulum*
— *crassicladum*

b) Eléments génétiques

Nous avons maintenant à étudier la Flore des Mousses suisse au point de vue génétique et historique; c'est-à-dire en cherchant à déterminer l'origine des éléments divers dont elle est composée, leurs voies d'immigration, leur histoire dans les temps géologiques, préhistoriques et historiques: l'histoire de la flore se confondant naturellement avec l'histoire géologique et climatologique.

Les données sur lesquelles doit s'appuyer cette étude, sont de trois ordres: 1° documents paléontologiques relatifs aux flores des âges géologiques antérieurs; 2° documents historiques; 3° données tirées par induction, ou déduction, de la répartition actuelle des genres et des espèces.

Pour être complète, cette étude devrait comprendre aussi la philogenèse des espèces, c.-à-d. l'histoire de leur évolution dans le temps, à partir des types ancestraux.

Il suffit de dresser ce programme pour se rendre compte que, dans l'état actuel de nos connaissances, l'étude projetée ne peut être que rudimentaire: ses résultats seront imparfaits et, pour la plupart, incertains.

Les documents paléontologiques dont nous disposons sont fort peu nombreux: dans beaucoup de cas, l'état de ces mousses fossiles n'a permis qu'une détermination douteuse.

Les documents historiques utiles relatifs aux Mousses, sont, de même, en petit nombre. Les conclusions tirées de l'état actuel — du reste imparfaitement connu — envisagé comme la résultante des périodes antérieures, ne peuvent être qu'hypothétiques, ne présentant qu'un certain degré de probabilité.

Mousses fossiles

La récapitulation de nos connaissances relatives aux mousses fossiles européennes peut se faire brièvement.[1]

Les plus anciennes mousses fossiles connues sont les *Muscites Bertrandii* Lignier et *M. polytrichaceus* Ren. et Zeill. du stéphanien. Le *Sporogonites* du dévonien inférieur, que l'on a rapproché des Andreaea, paraît être plutôt un type ancestral dont l'attribution aux Mousses reste discutable. (Revue bryol. 1928, p. 72.)

Des mousses de l'époque jurassique, nous ne connaissons pour ainsi dire rien. Oswald Heer (Urwelt der Schweiz, p. 89) donne cette indication: «Im Lias der Schambellen finden sich vier Arten Käfer aus der Familie der *Byrrhidae* und lassen vermuten, dass der Waldboden und die Baumrinden stellenweise von Moosen überzogen waren, obwohl keine aus so früher Zeit uns bekannt geworden sind, wir uns daher keine Rechenschaft über das Aussehen dieser uralten Moose geben können.»

Les Najadites du lias rhétien des environs de Bristol, que l'on a condidérées comme des végétaux monocotylédonés, sont en réalité, suivant Gardner (Report to the British Association, The Nature 16.9.86, p. 479), des cryptogames du groupe des mousses, et apparentés aux Fontinalis.

Il faut arriver au tertiaire pour trouver des Mousses fossiles un peu nombreuses.

De l'éocène supérieur (ou miocène?) nordaméricain, je ne connais que le *Rhynchostegium Knoltownii* E. G. Brit. Les mousses fossiles de l'oligocène, du miocène et du pliocène, par contre, sont relativement nombreuses. De l'oligocène, nous connaissons surtout les mousses du succin appartenant aux genres *Phascum*, *Weisia*, *Dicranum*, *Dicranella*, *Dichodontium*, *Barbula*, *Trichostomum*, *Grimmia*, *Brachysteleum*, *Atrichum*, *Pogonatum*, *Polytrichum*, etc. dont *Phascum cuspidatum* et *Dicranum fuscescens* actuellement encore vivants.[2]

---

[1] Voir à ce sujet les travaux de Unger, Heer, de Saporta, Ettingshausen, Ludwig, Weber, Geheeb, etc., résumés pour la plupart dans le Traité de Paléontologie végétale (vol. I) de Schimper, dans la Paléophytologie de Schimper et Schenk, et dans le Traité de Paléontologie (1891) de Zittel; plus récemment H. N. Dixon: Fossilium Catalogus II, Berlin 1927.

[2] Goeppert «Ueber die Bernsteinflora», p. 10 (W. P. Schimper, Traité de Paléontologie végétale 1869, Tome I, p. 232—254), Gottsche «Ueber die im Bernstein eingeschlossenen Lebermoose» (Botan. Centralblatt XXV 1886, pp. 95 et 121), Caspary «Einige neue Pflanzenreste aus dem samländischen Bernstein» (Schriften der kgl. physik.-ökon. Ges. zu Königsberg XXVI 1886), Dixon l. c. 1927.

Dans les diverses couches du tertiaire[1], nous connaissons d'assez nombreuses mousses fossiles des genres *Sphagnum*, *Glyphomitrium*, *Fontinalis* (?), *Thuidium*, *Rhynchostegiella* (?), *Hygroamblystegium*, *Drepanocladus*, *Hypnum*, etc.

Du pliocène inférieur, nous connaissons encore: *Mnium antiquorum* Card. et Dixon de la côte danoise-prussiennne.[2]

Du pleistocène:

1° Les mousses fossiles des couches argileuses de Tegelen (Belgique) et du nord de la Campine anversoise (déterminées par Dixon). Selon Massard (1910), nous aurions affaire ici à la végétation de la toundra de la première glaciation du Guenz et de l'époque interglaciaire Guenz-mindelienne, contemporaine de l'*Elephas meridionalis*. Ce sont toutes des espèces actuelles: *Ditrichum tortile*, *Philonotis fontana*, *Homalothecium sericeum*, *Leskea polycarpa*, *Pseudoleskea patens*, *Eurhynchium speciosum*, *Hygroamblystegium filicinum*, *Hypnum capillifolium*.

2° *Hypnum Weberianum* Schimp. des lignites de Rott et d'Orsberg.

3° Les fossiles des dépôts quaternaires préglaciaires (pliocène ?) de Lombardie:[3]

Sphagnum cymbifolium, *Neckera crispa*, *N. spec.* (type tropical), *Hypnum cuspidatum*.

4° De l'interglaciaire mindélien-rissien: *Marchantia polymorpha* dans le dépôt de la Perle près Fismes (Aisne).

5° De l'interglaciaire rissien-wuermien des tufs de Pont-à-Mousson et Resson près Nogent: *Bryum bimum* et *Pellia epiphylla*.

6° Le tuf calcaire de Flurlingen, contemporain des *Rhinoceros Merckii*, *Acer pseudoplatanus*, *Buxus sempervirens*, etc. a sans doute été formé par l'action de mousses tufigènes, probablement identiques à celles que nous connaissons actuellement: *Didymodon tophaceus*, *Eucladium*, *Hygroamblystegium filicinum*, *Cratoneurum commutatum*, etc. (J. Weber 1915).

7° Dans les phyllites quaternaires de Pianico-Sellere (Lac d'Iseo), j'ai reconnu:

Tortella inclinata	*Antitrichia curtipendula*
Hedwigidium spec. (an *imberbe?*)	*Thuidium tamariscinum*
Leucodon sciuroides	*Brachythecium velutinum*
Neckera crispa	*Eurynchium praelongum*
— *complanata*	

8° Les lignites de Dürnten, Uznach, Mönchwyl ont fourni: *Sphagnum cymbifolium*, *Thuidium antiquum* Schimp. (voisin du *T. delicatulum*), *Chrysohypnum polygamum*, *Hygrohypnum ochraceum*, *H. lignitorum* Schimp. (le plus commun; tient le milieu entre *H. ochraceum et H. palustre*), *Calliergon giganteum*, *C. sarmentosum*, *C. trifarium* (?), *Hypnum priscum* Schimp. (peut-être forme particu-

---

[1] Dernsbach-Nassau, Armissan, St-Daman, Oeningen, Aix-en-Provence, Marseille, Haering, Salzhausen i. d. Wetterau, Hohe-Rohne, Radoboj, Parschlug-Stirie, etc.

Saporta et Marion: «L'évolution du règne végétal», Paris 1881; Van Tieghem: «Traité de Botanique», Paris 1884, etc.

[2] Dixon: Bryologist XIX, p. 51.

[3] F. Sordelli: Flora fossilis insubrica ... (cité d'après Béguinot 1903, p. 106).

lière du *H. stramineum*, se rapprochant de *H. sarmentosum*, et qui se rencontre aujourd'hui encore au Groenland).

9° Dans les schistes carbonifères (lignites et craie lacustre) du Signal de Bougy (Vaud), MORLOT a indiqué: *Hypnum (Calliergon) diluvii* Schimp. (rappelant les *H. sarmentosum* et *H. giganteum)* avec quelques fruits de *Pinus abies.*

Moi-même ai déterminé, dans le lignite feuilleté de Bougy:

Hypnum fluitans
— *exanulatum*
— *revolvens*
Hypnum cuspidatum
— *turgescens*
— *trifarium*

et dans la craie lacustre de la même localité:

Bryum pallens
Philonotis fontana fo. glacialis
Meesea tristicha
Amblystegium spec.
Brachythecium spec.

10° Dans les lignites de Ricken-Guntenstall, C. MEYLAN a reconnu:

Gymnostomum calcareum
Dichodontium pellucidum
Tortella tortuosa
Neckera complanata
Anomodon viticulosus
Homalothecium sericeum
Thuidium tamariscinum
Eurynchium Swartzii
— *striatum*
— *striatulum*
Hygroamblystegium filicinum
Ctenidium molluscum
Hygrohypnum palustre
Drepanium cupressiforme

11° MEYLAN et AMANN ont indiqué dans les lignites de Niederweningen (sous 5,20 m. de tourbe et de moraine), de Zell, de Wildhaus, de Wetzikon:

Sphagnum recurvum
Paludella squarrosa
Meesea tristicha
— *Albertini*
Philonotis caespitosa
Camptothecium nitens
Chrysohypnum stellatum
Drepanocladus Sendtneri
— *fluitans*
— *intermedium*
Calliergon trifarium
— *giganteum*
— *sarmentosum*
— *turgescens*
Lophozia incisa

12° De l'interglaciaire Mindel-Riss à Wangen près Uznach: *Scorpidium turgescens*, et de l'interglaciaire, à Gondiswil *Sphagnum subbicolor* (Rytz), à Wangen im Gaster *Antitrichia* (Gams).

A ces données, relatives à notre pays, il faut joindre celles résultant des travaux nombreux sur les plantes fossiles des périodes glaciaires et interglaciaires, d'autres contrées européennes (HEER, NATHORST, ANDERSON, GUNNAR, etc.), qu'il serait trop long d'énumérer ici.[1]

Les mousses indiquées appartiennent, presque sans exceptions, à des espèces actuellement répandues dans l'Europe septentrionale et moyenne. Je citerai, cependant, comme particulièrement intéressantes, les espèces actuellement alpines: *Timmia norvegica*, *Hypnum ochraceum*, *H. callichroum*, *H. revolutum*, indiquées par NATHORST dans l'argile d'eau douce glaciaire d'Aenarpe Schonen (Suède méridionale).

[1] Voir aussi SCHRÖTER C.: Die Flora der Eiszeit, Zürich 1882.

Des mousses subfossiles de l'époque néolithique (étage palafittien) de Robenhausen, Burgäschi, Thayngen, Wauwil, Schussenried, etc., je me bornerai à indiquer les suivantes:

Meesea tristicha
Neckera crispa
Homalia trichomanoides
Anomodon viticulosus
— *attenuatus*
— *longifolius*
Isothecium myurum
Thuidium delicatulum
— *tamariscinum*
— *Philiberti*
Thamnium alopecurum
Eurynchium praelongum
Brachythecium rutabulum
Drepanocladus Sendineri
— *Cossoni*
— *aduncum*
— *exannulatum*
— *fluitans*
Calliergon giganteum
— *sarmentosum*
Drepanium cupressiforme
Hylocomium brevirostre

Il ne paraît pas nécessaire de reproduire ici les données sur les mousses subfossiles de la tourbe (Früh et Schröter, 1904): elles ne concernent, du reste, que des espèces actuellement présentes dans nos tourbières.

Répartition géographique actuelle. La deuxième catégorie de documents (chorologiques) dont la discussion peut, dans une certaine mesure, nous éclairer sur l'histoire géologique des mousses de notre pays, est représentée par les données que nous possédons sur la répartition géographique actuelle de ces végétaux, soit en Europe, soit sur la Terre. Quoiqu'elle soit encore très imparfaitement connue — surtout en ce qui concerne les chaînes de montagnes de l'Asie centrale et orientale, centres d'émigration très importants pour d'autres végétaux: fougères et phanérogames — il paraît possible de tirer de cet ordre de considérations quelques indications utiles, quoique de nature spéculative, touchant l'origine présumée et les voies d'immigration probables d'un certain nombre d'espèces.

Il importe tout d'abord de faire quelques remarques d'ordre général relatives à l'archaïsme probable de certains genres et de certaines espèces, auxquels on est porté à attribuer une antiquité géologique plus reculée que ce n'est le cas pour d'autres genres et d'autres espèces (types paléogéniques, «fossiles vivants» [Briquet], par opposition aux types néogéniques d'origine récente).

Ceci est le cas, en premier lieu, pour les genres monotypiques, et probablement aussi pour les oligotypiques, dont on peut dire, en général, qu'ils ont une histoire géologique intéressante, et qu'ils sont probablement plus anciens que les genres polytypiques. Les espèces à aire mondiale très disjointe et très étendue des genres monotypiques et oligotypiques peuvent être considérées comme très anciennes (tertiaires). Telles sont p. ex. *Hedwigia ciliata*, *Anoectangium compactum*, *Leptobryum piriforme*, *Leptodon Smithii*, *Antitrichia curtipendula*, etc.

Si nous passons en revue les genres monotypiques européens représentés dans la flore suisse, nous trouvons les suivants: *Mildeella*, *Pleuroweisia*, *Trochobryum*, *Schistostega*, *Voitia*, *Geheebia*, *Pyramidula*, *Catoscopium*, *Oreas*, *Paludella*, *Habrodon*, *Ptilium*, *Scorpidium*, *Acrocladium*, *Rhytidium;* les genres *Leptobarbula*,

Discelium, *Haplodon*, *Oedipodium*, *Clasmatodon*, *Thedenia*, *Myurium*, *Hyocomium*, *Brotherella* n'étant pas représentés en Suisse jusqu'ici.

En outre de ces genres monotypiques proprement dits, pour lesquels la probabilité d'une âge géologique reculé paraît assez considérable, nous pouvons encore envisager les genres plus nombreux (une cinquantaine environ) qui sont représentés par une seule espèce dans la Flore européenne, et, pour la plupart aussi, dans celle eurosibérienne. Pour ces espèces aussi, qui, comme les précédentes, donnent l'impression de stéréotypes fixés peu variables et très stables, la probabilité d'archaïsme paraît notablement plus élevée que pour les types polymorphes des genres polytypiques: *Orthotrichum*, *Bryum*, etc., qui, avec leurs nombreuses «petites espèces», représentent des souches relativement jeunes et susceptibles de variations et mutations actives et étendues.[1]

Alors que les types isolés des genres monotypiques et oligotypiques peuvent être considérés comme archaïques, ces mêmes types isolés, dans les genres polymorphes, sembient produits par mutation brusque: ils peuvent avoir, du reste, une aire de dispersion plus ou moins étendue. On doit se souvenir, à ce sujet, que les espèces isolées, transplantées, dans des contrées éloignées, ne produisent jamais de nouvelles formes; et que les différentes formes du même type paraissent rayonner toujours d'un foyer commun.

En ce qui concerna les formes réduites ou rudimentaires (*Cleistocarpes* p. ex), Löske (1910) a fait remarquer qu'elles ne doivent pas nécessairement être considérées comme des types ancestraux, desquels seraient dérivées les formes plus parfaites et plus compliquées: dans beaucoup de cas, au contraire, ces formes réduites peuvent être dérivées, par régression ou réduction, de formes plus parfaites et plus anciennes. Telle p. ex. *Aloina brevirostris*, race haut-alpine et arctique réduite et synoïque du *A. rigida*.

Exotisme et archaïsme

Si, comme l'a dit Wallace, la discontinuité de l'aire de répansion d'une espèce est une indication d'antiquité, si bien que nous pouvons présumer d'autant plus anciens ses parents, que les fragments de cette aire sont dispersés à de plus grandes distances, il faut remarquer, d'autre part, que certaines espèces ubiquistes et cosmopolites, à répartition mondiale (comme *Ceratodon purpureus*, *Rhacomitrium lanuginosum*, *Funaria hygrometrica*, *Bryum argenteum*, etc.) sont des types bien fixés et, en général, peu variables, donnant l'impression d'espèces anciennes.

D'autre mousses encore paraissent intéressantes au point de vue qui nous occupe: ce sont celles des genres oligotypiques et polytypiques représentés, en Europe, par un nombre très restreint d'espèces (2 à 5 p. ex.). Comme pour les genres monotypiques en Europe, il me paraît que la probabilité d'exotisme de ces

---

[1] A propos de ces mousses archaïques, on peut remarquer qu'un certain nombre d'entr'elles sont constamment et souvent totalement stériles et sans propagules: elles présentent parfois un tissu cellulaire très épaissi (*Geheebia*, *Rhytydium* p. ex.).

Il est remarquable aussi que ces espèces stéréotypiques sont en majorité des calcifuges. Généralement parlant, les calciphiles-basiphiles font l'impression de représenter des types moins anciens. D'autre part, il faut remarquer que les espèces très polymorphes, relativement jeunes probablement, sont plutôt indifférentes sous le rapport de l'édaphisme chimique.

types peut être admise, en général, comme augmentant et diminuant avec la valeur du rapport entre le nombre total des espèces que comprend le genre et le nombre de ses représentants européens.[1]

Il me paraît vraisemblable aussi que ce rapport, que l'on pourrait appeler l'*indice d'exotisme*, puisse représenter, en général, une mesure approximative de l'éloignement de l'aire de dispersion de ces espèces à facies exotique, au centre de gravité idéal de leur aire de dispersion générique (aire de dispersion du genre).

Pour une seule espèce de la flore bryologique européenne: *Hypopterygium Ballantii* C. M., introduite dans les Jardins botaniques de Charlottenburg et de Paris, avec des fougères arborescentes antarctiques (Dicksonia), la probabilité d'exotisme élevée (61:1) correspond à une immigration récente et accidentelle.

Pour d'autres espèces européennes, à facies exotique prononcé: *Helicodontium Sematophyllum*, *Distichophyllum*, etc., la probabilité d'exotisme paraît être, en même temps, une *probabilité d'archaïsme*, si l'on suppose que l'immigration, en Europe, de ces types, a dû se faire à une époque géologique où le climat de ce continent était semblable aux climats subtropical et tropical actuels, et si l'on admet que ces types sont des reliquats des flores des époques géologiques antérieures, ayant persisté jusqu'à l'époque actuelle.[2]

A ce point de vue, il paraît intéressant de considérer ici le rapport du nombre total des espèces composant le genre, à celui des espèces par lesquelles il est représenté en Europe, ceci, au moins, pour les genres monotypiques et oligotypiques (1 à 5 espèces européennes p. ex.) et en se bornant à ceux pour qui ce rapport présente une valeur supérieure à 10.

(Les valeurs du rapport sont arrondies en entiers; les genres non représentés en Suisse sont entre parenthèses.)

	Indice	Rapport		Indice	Rapport
Bruchia	11	22 : 2	*Eu-Fabronia*	19	88 : 3
(Triquetrella)	11	11 : 1	*Eu-Ptychomitrium*	20	62 : 3
Oligotrichum	13	13 : 1	*Entodon (Erythropus)*	20	60 : 3
Leptodontium	13	78 : 5	*Braunia*	22	22 : 1
Epipterygium	13	13 : 1	*Haplohymenium*	22	22 : 1
Aongstroemia	15	15 : 1	*Hymenostylium*	24	24 : 1
Physcomitrium	16	64 : 4	*Hyophila*	27	80 : 3
(Bartramidula)	16	16 : 1	*Eu-Mielichhoferia*	27	82 : 3
Neckera	16	127 : 8	*Cryphaea*	27	55 : 2
Eu-Blindia	16	16 : 1	*(Claopodium)*	29	29 : 1
Octodiceras	17	17 : 1	*Pterygophyllum*	32	32 : 1
Eu-Trematodon	18	53 : 3	*(Barbella)*	36	36 : 1
Eu-Archidium	19	19 : 1	*Rhodobryum*	43	43 : 1
(Helicodontium)	19	19 : 1	*Eu-Breutelia*	47	47 : 1

[1] Il va de soi que la valeur numérique de ce rapport dépend de la manière dont on comprend les genres et les espèces. On peut, du reste, appliquer les considérations que j'expose ici, non seulement aux genres proprement dits, mais aussi à certains groupes, sous-genres, etc.

Les chiffres donnés ici sont tirés de l'ouvrage classique de *Brotherus* (Engler et Prantl: Pflanzenfamilien, Ed. II).

[2] Pour les types *(Calymperes, Barbella)* dont l'aire européenne est limitée aux îles de la Méditerranée, on peut admettre, par contre, une immigration relativement récente.

	Indice	Rapport		Indice	Rapport
Thuidiella	50	99 : 2	*(Distichophyllum)*	93	93 : 1
Leucobryum	50	100 : 2	*(Cyclodictyon)*	99	99 : 1
Entosthodon	55	111 : 2	*(Philonotula)*	114	114 : 1
Sematophyllum	53	106 : 2	*(Brachymenium)*	129	129 : 1
Anoectangium	60	60 : 1	*(Calymperes)*	200	200 : 1
(Daltonia)	63	63 : 1			

A l'examen de ce tableau il paraît nettement que la probabilité d'exotisme — et celle aussi d'archaïsme — augmente avec l'indice en question.[1]

Au point de vue statistique, il est intéressant de constater que la flore des Mousses européennes ne comprend pas moins d'une quarantaine de genres monotypiques et oligotypiques en Europe, ayant un indice supérieur à 10. Ces genres sont représentés par 96 espèces, soit environ le 10 % du nombre total des espèces de la flore.

Essayons maintenant d'exposer brièvement comment nous pouvons nous représenter la succession, sur notre territoire, des différentes flores dans les âges géologiques: vu le défaut des documents, nous ne pouvons pas remonter au delà du géogène inférieur mollasse).[2]

Epoque tertiaire

De la flore bryologique de l'éocène, nous ne pouvons rien dire, les mousses fossiles de cette époque faisant entièrement défaut. Cette flore devait avoir le même caractère subtropical-tropical que les Palmiers, Aralias, Lauriers, et Chênes tropicaux de cette époque.

Il est probable que les éléments méditerranéens proprement dits, à caractère xérophytique accusé, existaient déjà sous nos latitudes. Ces éléments ont migré du N. au S. par le refroidissement sur-

---

[1] Il ne paraît guère possible, pour le moment, d'étendre ces considérations aux genres polytypiques, pour lesquels ce rapport peut cependant présenter des valeurs relativement élevées: p. ex.:*Thuidium* 18 (240 : 13), *Rhynchostegium* 23 (182 : 8), *Campylopus* 28 (442 : 16), etc.

Les espèces cosmopolites mondiales des genres oligotypiques *(Argyrobryum* p. ex.) peuvent, de même, être considérées comme archaïques.

Le rapport du nombre des espèces du même genre en Europe à celui sur tout le globe (exprimé en %) est notablement plus élevé pour les espèces holoarctiques que pour les espèces subtropicales.

La fréquence de ces dernières diminue rapidement vers le nord; et cela même pour les espèces très communes de l'Europe moyenne. Les éléments subtropicaux européens sont différents de ceux de l'Amérique septentrionale, alors que les éléments holoarctiques sont les mêmes que ceux de l'Amérique du N.

[2] Je tiens ici un large compte des excellents exposés de Béguinot (1903, pp. 100 et seq.), de GRADMANN (1900), ainsi que de SCHARFF (1897).

venu à l'époque miocénique, et ont pu persister dans la région méditeranéenne.

Grâce aux communications intercontinentales, bien différentes des actuelles, elles ont pu se répandre sur des parties du globe séparées aujourd'hui par les océans: Europe, Asie, Amérique boréale, Océanie, Antarctique. Certaines de ces espèces présentent du reste, en Europe et en Amérique boréale, des aires continues, ne devenant disjointes que vers le Sud.

Ces éléments tropicaux de la flore européenne, relique d'une flore archaïque, se rattachent aux deux groupes: paléotropical et néotropical. Ce dernier paraît être représenté actuellement, en Europe, par les éléments endémiques de la côte occidentale de la Grande-Bretagne, surtout en Irlande, avec des espèces identiques ou voisines dans les Indes occidentales et les régions tropicales de l'Amérique du Sud: *(Bartramidula, Daltonia, Cyclodictyon)* et les types des montagnes des tropiques: *Merceya* et *Anacolia.*

Le faible refroidissement, survenu à l'époque oligocénique, se traduit par l'apparition, dans nos contrées, des aunes, bouleaux, hêtres, chênes, ormes, tilleuls, érables, peupliers, saules, noisetiers, soit presque tous les genres des arbres feuillus actuels, mais représentés par d'autres espèces et mélangés avec les nombreux palmiers: Sabal, Chamaerops, Phoenix, etc. Il est certain que ces essences furent accompagnées des mousses correspondantes.

A l'époque du miocène, au climat subtropical, probablement analogue à celui de Madère, des Canaries et des Açores, la flore des mousses devait présenter des analogies avec celle de ces îles *(Sciaromium prolixum, Myurium hebridarum, Brachymenium Notarisii, Bryum canariense, Funaria convexa, Hypnum canariense, Leucodon canariensis, Timmiella Barbula,* etc.). Ces mousses, contemporaines des *Sequoia, Taxodium, Thuya, Sabal, Smilax, Liquidambar, Pinus palaeostrobus, Ficus, Sassafras, Laurinées, Protéacées, Mimosées,* etc. sont encore représentées, en Amérique boréale, par les types spéciaux des Etats du Sud: *Hypopterygium, Syrrhopodon, Calymperes, Hookeria, Polytrichadelphus, Raphidostegium, Schlotheimia* spec., etc. En Europe, ce sont les types méditerranéens, habitant aujourd'hui entre les isothermes 15 et 25°, qui représentent cette flore, correspondant à un climat probablement humide, analogue à celui de la Caroline et de la Louisiane, avec beaucoup d'espèces des marais et des grandes tourbières *(Sphagnum* probablement déjà).

Durant le miocène se termine le plissement des Alpes qui se poursuit depuis la fin de l'éocène; l'abaissement des plateaux jurassiques avait déjà eu lieu, ainsi que l'affaissement de la vallée du

Rhin et la formation des Vosges et de la Forêt-Noire. Les plis méridionaux plus anciens ont dû isoler notre territoire de la région méditerranéenne. Dans les contrées arctiques, Spitzberg, Groenland, Alaska, apparaissent des espèces nordiques.[1]

La flore bryologique de l'Europe tertiaire comprenait certainement beaucoup des espèces qui, actuellement, sont largement répandues, soit en Europe, soit au dehors: ubiquistes et cosmopolites plus ou moins indifférents au climat, types d'ailleurs fixés et peu variables.

Comme exemple de néoendémismes du tertiaire, HERZOG (1926, p. 220) indique le *Leptodontium styriacum*, dont les prédécesseurs arcto-tertiaires habitaient la plaine, et se sont réfugiés, lors du plissement des Alpes, dans des refuges sud-orientaux (Styrie méridionale, Alpes dinariques). *Trochobryum* paraît être dans le même cas, ainsi que *Campylopus Mildei*, *Didymodon giganteus*, *Merceya*, *Schisma Sendtneri*.

Ces éléments floraux, à facies tropical et subtropical, communs à l'Europe et à l'Amérique boréale, persistèrent durant la période du pliocène pendant laquelle le climat chaud et tempéré favorisait la faune et la flore méridionales. Après cette première période surviennent des changements considérables: les Alpes atteignent leur élévation maximale; le climat continue à se refroidir; les plantes tropicales (palmiers, etc.) disparaissent peu à peu de l'Europe.

Alors apparaissent la plupart des espèces vivant encore actuellement chez nous: les unes ayant persisté de l'époque miocénique, d'autres résultant de la transformation d'anciennes formes autochtones des périodes précédentes.[2]

Une partie de ces reliques paléotertiaires, non modifiées, ont disparu aujourd'hui; d'autres n'ont persisté que sur d'autres continents: Amérique du Nord, Afrique boréale, Asie orientale.

La flore alpine tertiaire devait certainement comprendre un nombre assez considérable d'espèces des montagnes subtropicales (*Anacolia* p. ex.). Un petit nombre de ces espèces tertiaires-alpines (non arctiques), qui furent chassées de nos Alpes par l'époque glaciaire, purent y pénétrer de nouveau, plus tard, à la faveur du retrait des glaciers: *Bartramia Halleriana*, *Neckera turgida*, *Pterogonium*, *Leptodon*, etc.

---

[1] Selon PENCK et BRÜCKNER (1909) à l'époque inframiocénique, la Suisse avait une moyenne annuelle de 20,5° C., soit 9° de plus qu'actuellement; et à l'époque supramiocénique, 18,5°.

[2] Flore des sables jaunes de l'amphithéâtre morainique du Lac de Côme, très riche en formes méditerranéennes et subtropicales (couche supérieure du miocène ou pléistocène).

Cette flore alpine tertiaire (préglaciaire) devait avoir beaucoup de ressemblance avec celle actuelle du Japon. *Didymodon giganteus, Leptodontium, Trochobryum, Merceya,* etc. peuvent être regardés comme des types alpins tertiaires.

Herzog (l. c.) considère de même comme reliquats arctotertiaires certains endémismes alpins qui ont pu persister non loin de leurs stations actuelles: *Pterygophyllum, Sematophyllum demissum, Brotherella Lorentziana, Distichophyllum carinatum, Tayloria Rudolphiana, Schisma Sendtneri.*

Le *Brotherella* paraît s'être réfugié dans le Schwarzwald, peut-être aussi, avec le hêtre, dans la Schwaebische Alb; puis, dans une période postglaciaire chaude et humide (Gams), elle a regagné le versant N. des Alpes.

A la fin du miocène, la mer mollassique disparaît et est remplacée, dans les fjords du Jura, et localement sur le Plateau, par les nappes d'eau douce: le climat tropical et subtropical comportait une faune et une flore très riches.

D'une manière générale, les espèces communes à l'Europe et à l'Amérique septentrionale peuvent être considérées comme des reliquats de la flore arctotertiaire; mais la masse principale de ces espèces paraît avoir une origine nord-orientale. L'Asie centrale, à cette époque, était baignée au N. et NE. par la mer, et n'avait pas le caractère désertique et steppique actuel. Elle servit de voie d'émigration pour l'échange réciproque des flores tertiaires européenne et asiatique-orientale.

Comme exemples d'espèces alpines d'immigration probable boréale-orientale, on peut citer entr'autres:

Sphagnum Girgensohnii
— *quinquefarium*
Andreaea alpestris
Rhabdoweisia fugax
Cynodontium alpestre
— *Wahlenbergii*
Aongstroemia
Dicranum albicans
Trematodon brevicollis
Desmatodon systylius
Grimmia torquata
— *caespiticia*
— *mollis*
Rhacomitrium fasciculare
Amphidium lapponicum
Ulota americana
Dissodon Froelichianus
Dissodon splachnoides
Tetraplodon spec.
Pohlia elongata
— *longicolla*
Bryum microstegium
— *acutum*
— *Muehlenbeckii*
— *Blindii*
— *subrotundum*
Mnium hymenophylloides
— *orthorrhynchum*
— *cinclidioides*
Bartramia subulata
Philonotis seriata
Oligotrichum
Myurella Careyana
Orthothecium chryseum

Brachythecium latifolium
Plagiothecium silesiacum
— *neckeroideum*
Drepanium arcuatum
Hygrohypnum arcticum
— *Goulardi*, etc.

A cet élément reliquat vinrent s'ajouter, grâce au refroidissement graduel, des espèces nordiques en grand nombre, immigrées des contrées arctiques, et qui représentent l'élément arctotertiaire de la flore actuelle.

Un nombre restreint de ces espèces nordiques (*Corylus* p. ex.) paraissent avoir suivi la voie directe N-S., et être parvenues en Europe du Groenland, par l'Islande et les Shetland, où existait probablement une communication terrestre. La présence d'un certain nombre d'espèces des hautes Montagnes Rocheuses, qui manquent dans les régions intermédiaires (Sibérie, etc.), mais se retrouvent dans nos Alpes, ne peut s'expliquer que par leur origine arctique avec immigration N-S. (*Desmatodon Laureri*, *Dissodon Hornschuchii*, etc.). Il se peut, d'autre part, que certaines espèces manquant actuellement à l'Arctis, aient immigré en Europe (Alpes), et n'aient pu regagner leur territoire primitif.

On peut attribuer, du reste, cette origine et cette voie d'immigration à un nombre assez considérable des espèces arctiques-alpines de nos montagnes, telles p. ex. que:

Voitia
Oreoweisia serrulata
Dicranum fulvellum
— *Blyttii*
— *Starkii*
— *elongatum*
Pottia latifolia
Desmatodon latifolius
Grimmia incurva
Orthotrichum Killiasii
Encalypta commutata
Pohlia cucullata
— *Ludwigii*
Bryum arcticum
— *archangelicum*
— *onenum*
Conostomum
Polytrichum sexangulare
Orthothecium chryseum
— *rubellum*
Brachythecium glaciale
Hypnum curvicaule
— *revolutum*
— *Bambergeri*
— *ochraceum*
— *sarmentosum*, etc.

Une autre catégorie d'espèces nordaméricaines, ayant passé le pont du détroit de Behring à l'époque tertiaire (avec le cheval monodactyle américain) et étant répandues dans l'Eurasie septentrionale, à climat plus chaud que l'actuel, ont persisté, en petite quantité et en stations rares et isolées, sur quelques points de l'Europe centrale et septentrionale, alors qu'elles sont restées répandues ou même communes dans l'Amérique du nord et *pro parte* au Japon.

Sphagnum Pylaisi
— *molluscum*
Bruchia Trobasiana
Dicranum viride
— *majus*
Hyophila
Trematodon longicollis
Bryoxiphium norvegicum
Phascum carniolicum
Tortella caespitosa
Brachysteleum pusillum
Braunia
Bryum Harrimani
Mnium Drumondii
— *spinulosum*
Catharinea Hausknechtii
Dichelyma capillaceum
Clasmatodon parvulus
Antitrichia californica
Anomodon rostratus
— *abbreviatus*
— *apiculatus*
Haplohymenium triste
Thuidium punctulatum
— *pallens*
— *pulchellum*
— *delicatulum*
Camptothecium aureum
Entodon compressus
— *cladorrhizans*
Sematophyllum demissum
Bryhnia
Isopterygium latebricola
Plagiothecium silvaticum
Campylium hispidulum
Drepanium reptile
— *imponens*
— *circinale*
— *Haldanianum*, etc.

Selon SCHARFF (l. c.), longtemps avant que la migration arcto-tertiaire atteignit l'Europe occidentale, une autre migration avança par le sud, premièrement du SO. de l'Europe, puis, lorsque le climat devint plus froid, de l'Europe méridionale et centrale. Cette migration du S. au N. s'est produite sans interruption durant toute la période tertiaire.

En ce qui concerne notre territoire, il est probable que cette migration d'éléments méridionaux, à l'époque miocénique et pliocénique, ne fut pas aussi considérable que dans l'Europe occidentale, étant donné que le soulèvement alpin formait déjà un obstacle et une barrière.

A cet élément d'immigration méridionale appartiennent les *Campylopus* irlandais et britanniques, peut-être aussi le *Breutelia* et le *Dialytrichia*, ainsi que les *Fissidens polyphyllus* et *serrulatus*, les *Ptychomitrium*, *Glyphomitrium*, *Myurium*, *Colura*, *Mastigophora*, *Marchesina* et *Pleuropus* (HERZOG l. c., p. 283).

La flore du Pliocène, avec ses forêts de *Picea excelsa*, *Albies alba*, *Pinus silvestris*, *Fagus silvatica*, *Betula alba*, *Quercus pedunculata*, *Populus tremula*, *Acer campestris*, *Alnus glutinosa*, *Corylus Avellana*, etc., devait présenter une composition assez semblable à celle de la flore actuelle du Plateau suisse; cette flore devait cependant être beaucoup plus riche et plus variée que l'actuelle, car il est probable que beaucoup d'espèces ont disparu et ne sont pas arrivées jusqu'à nous.

D'autres n'ont pu persister que dans des contrées plus méridionales *(Isopterygium Bottinii, Distichophyllum carinatum, Calymperes, Barbella)*. La flore pliocénique européenne devait comprendre bon nombre des types subtropicaux encore représentés actuellement dans les Etats-Unis du Sud: Caroline, Louisane, Floride, etc.

Au commencement de la deuxième moitié du pliocène, l'Atlantique était fermé au N. par une connexion continentale de terre ferme entre la Scandinavie septentrionale et le nord arctique de l'Amérique, voie par laquelle l'immigration d'éléments nordiques eut lieu sur une grande échelle. Le Pacifique était, lui aussi, séparé de l'Océan arctique par une barrière de terre entre l'Alaska et le Kamtschatka, réunissant l'Asie à l'Amérique du Nord. C'est par ces voies que la flore arctique put s'étendre dans le nord de l'Europe et de l'Amérique.

D'autre part, l'Angleterre était réunie avec la France et l'Irlande, la Scandinavie avec l'Ecosse et l'Irlande.

La partie septentrionale des trois continents avait alors la même flore, qui forme la base de la végétation actuelle de l'hémisphère boréale. Cette flore n'avait pas de caractère arctique, mais plutôt subtropical *(Ptychomitrium, Braunia, Hedwigidium, Leptodon*, etc.). Ce n'est que plus tard que ces éléments subtropicaux furent remplacés par l'élément holoarctique.

D'autre part, une expansion de la Mer Blanche s'étendait alors à travers la Russie septentrionale et les plaines de l'Europe septentrionale; cette Mer Nordeuropéenne, comme l'appelle Scharff, joignait ainsi les bassins réunis aralo-caspien et la Mer Noire. La flore sibérienne ne pouvait ainsi pénétrer en Europe; alors que celle plus méridionale de l'Asie centrale continuait à immigrer dans l'Europe méridionale, ainsi que pendant le miocène, par une connexion terrestre qui joignait l'Asie mineure et la Grèce.

Par cette voie sont parvenus dans la presqu'île des Balkans, les *Mielichhoferia paradoxa* et *M. Copeyi*, et, dans l'Europe méridionale, le *Dialytrichia*.

La retraite graduelle, vers le nord, de la Mer Glaciale nordeuropéenne, ouvrit un passage à l'Orient de l'Europe, par lequel la flore sibérienne envahit la Russie centrale, la Germanie, la France et l'Angleterre *(Mnium Drummondii*, etc.). Pendant ce temps, les plantes de l'Asie centrale et méridionale, immigrées en Europe méridionale, s'étendaient le long des rives de la Méditerranée, au N. de l'Afrique et à l'Occident de l'Europe. Beaucoup de ces plantes passèrent ensuite dans l'Europe centrale.

Comme exemples de l'élément boréal eurasien-silvestre immigré de l'Asie orientale, Herzog (l. c., p. 261 et 267) indique: *Weisia*

viridula, *Molendoa*, *Oncophorus Wahlenbergii*, *Ditrichum flexicaule*, *Distichium inclinatum*, *Dicranodontium*, *Didymodon rubellus*, *Desmatodon latifolius*, *Tortella tortuosa*, *Grimmia ovata*, *Tetraplodon urceolatus*, *Pohlia elongata*, *Mnium* spec., *Rhodobryum*, *Bartramia Halleri*, *Timmia austriaca*, *bavarica*, *Pogonatum urnigerum*, *alpinum*, *Homalia*, *Myurella julacea*, *Thuidium delicatulum*, *Abietinella*, *Rhynchostegium rusciforme*, etc.

De même origine sont les *Hymenostylium*, *Barbula vinealis*, *Pleurochaete*, *Hedwigia*, *Timmiella*. Le centre de formation pour nos *Entodon*, *Leucodon*, *Anomodon*, *Brotherella*, *Hylocomium*, *Rhytidium*, *Mnium lycopodioides*, etc. se trouve au Japon et dans l'Indo-Himalaya.

En ce qui concerne la flore des Alpes, la richesse de la flore bryologique en éléments alpins proprement dits, allant en décroissant de l'Est à l'Ouest de l'Europe, amène à supposer que l'immigration des types alpins (et peut-être des arctiques-alpins) s'est faite par l'Orient (Asie centrale).

On peut considérer comme éléments haut-alpins antérieurs à la première glaciation les endémismes alpins actuels, espèces qui ont été refoulées sur les hauteurs sud-orientales non glaciées (mais non pas dans la plaine): *Pleuroweisia*, *Molendoa Hornschuchiana*, *Didymodon giganteus*, *Grimmia andreaeoides*, *Oreas*, etc. Ceci expliquerait la richesse des Alpes sud-orientales.

Les éléments purement arctiques avaient atteint l'Europe centrale et occidentale avant l'arrivée des sibériens. La migration du nord eut lieu principalement dans les derniers temps du pliocène. Les espèces les plus arctiques de l'invasion sibérienne purent s'établir alors dans les Alpes; une partie y persistèrent sans doute pendant l'époque glaciaire à la faveur de conditions locales favorables (parties découvertes en été, nunataker, etc.).

Ce n'est du reste pas seulement le changement de climat, mais aussi l'invasion secondaire d'un puissant rival par la voie sibérienne, qui confina la faune et la flore arctiques dans les Alpes de l'Europe centrale, c.-à-d. dans une région où ces éléments arctiques ont persisté jusqu'à maintenant, grâce à leur adaptation au climat, analogue, sous quelques rapports, au climat arctique.

A la fin de l'époque tertiaire, le climat de l'Europe centrale ne devait pas différer beaucoup du climat actuel; il est ainsi très probable que la plus grande partie de notre flore actuelle — au moins en ce qui concerne les groupes nordique et central-européen — a déjà vécu dans l'Europe centrale avant l'époque glaciaire.

Nous résumerons ce que nous avons dit de la flore des Mousses

européennes de l'époque tertiaire, en récapitulant les éléments suivants:

1° élément tropical relique d'une flore archaïque,
2° élément subtropical, néoendémisme du tertiaire,
3° élément méridional immigré des contrées méditerranéennes,
4° élément arctotertiaire immigré de l'Arctis du N. au S.,
5° élément boréal-oriental immigré de l'Asie et de l'Amérique septentrionales par la Sibérie,
6° élément oriental immigré par l'Asie centrale des hautes chaînes de l'Indo-Himalaya.

Quaternaire

Cette époque géologique est caractérisée par des variations considérables du climat, dont nous ignorons les causes. Les rives des mers européennes éprouvent des déplacements considérables; la distribution des mers et de la terre ferme change à plusieurs reprises: ce qui représente, sans doute, l'une des causes probables de ces variations du climat.

Vers la fin du pliocène, le climat de l'Europe moyenne n'était guère plus chaud qu'actuellement; mais il prit un caractère océanique accusé: les étés étaient frais et nébuleux, les hivers peut-être pas très froids, mais avec beaucoup de neige.

Ce n'est pas ici le lieu de discuter les opinons diverses émises relativement aux conditions climatériques de l'époque glaciaire. Je rappellerai cependant qu'il existe deux théories à ce sujet: celle classique d'Agassiz, Lyell, Darwin, Heer, etc., d'après laquelle ce climat, sous nos latitudes, aurait correspondu à la température actuelle du Spitzberg, du Groenland, de la Sibérie boréale, etc., c.-à-d. avec une température annuelle comprise entre 0 et 5°. La flore aurait été celle actuelle des hautes altitudes alpines, au voisinage des glaces et des neiges éternelles, et de la toundra arctique. Tandis que la théorie moderne de Tyndall, Saporta, Stoppani, etc. attribue comme cause aux phénomènes glaciaires plutôt une quantité majeure d'humidité atmosphérique produisant d'abondantes précipitations, qu'un abaissement de la température. Le climat de la période glaciaire très humide, aurait été moyen et tempéré, sinon plus chaud que le climat actuel.

La théorie de Tyndall est confirmée par les pays où, actuellement, le développement des glaciers est déterminé seulement par une distribution uniforme de la chaleur ou par une grande précipitation atmosphérique. Ainsi à la Nouvelle Zélande, avec une température annuelle de 10° environ, où les neiges persistantes se trouvent à l'altitude de 1800 m., beaucoup de glaciers descendent jusqu'a 200 m. env. s. m. Le climat, très humide, mais très tempéré, permet aux *Aralias*, aux *Dracaena*, *Fuchsia*, et aux fougères arborescentes de vivre dans le voisinage des glaciers.

Dans les Andes chiliennes de la Patagonie et de la Terre de Feu, les glaciers descendent jusqu'à la mer, quoique le climat soit assez doux pour que les forêts puissent monter jusqu'à la limite des neiges, à 2000 m. env.

Mais, comme le remarque BÉGUINOT (1903), il paraît indubitable que la cause immédiate de l'extension des glaciers, dans nos latitudes, ne dépend pas seulement d'une augmentation des précipitations nivales dans les bassins collecteurs, mais aussi d'une diminution de la fonte sur les fronts d'ablation. Ceci s'oppose à l'admission d'une température égale ou supérieure à l'actuelle, parce que l'ablation croissant plus rapidement que la congélation, le glacier se réduirait rapidement aux conditions actuelles.

D'autre part, comme plusieurs auteurs l'ont fait remarquer, il n'est pas nécessaire d'abaisser beaucoup la température pour obtenir un abaissement sensible correspondant de la limite des neiges persistantes et des masses glaciaires. Un abaissement de la température moyenne annuelle de 3 à 4° suffit. Pour Genève, p. ex., dont la température m. a. est de 9°, 25, à l'altitude de 400 m. environ, les glaciers de Chamonix descendent jusqu'à 1500 m., la neige persistante, dans le massif du Mont-Blanc, se trouve à 2700 m.: on calcule que, si la température m. a. à Genève, s'abaissait de 4°, soit à 5°, 25, la neige persistante se trouverait à 1700 m., et les glaciers du Mont-Blanc pourraient descendre jusqu'à 500 m., c.-à-d. tout près du Léman. (BÉGUINOT l. c.)

Il est certain que la présence d'une grande masse réfrigérante de glace et d'eau glacée dégorgeant du front glaciaire est une cause évidente de refroidissement de la température générale. Au voisinage d'un glacier, la flore doit ressentir à un haut degré l'inclémence du climat; mais, pour ce qui concerne les mousses, cette influence est notablement moindre que pour les plantes supérieures, car, même au voisinage immédiat du glacier, il peut se trouver des stations d'étendue réduite avec un climat local qui permette la vie d'autres espèces que les arctiques et subarctiques.

L'opinion que, lors des dernières époques glaciaires, le climat, dans l'Europe centrale, était plutôt froid et continental, est partagée actuellement par un certain nombre de botanistes.[1]

L'adaptation de certaines races ou espèces xéromorphes, d'origine pliocénique, à l'habitat aquatique ou amphibie, qui a eu lieu probablement durant les glaciations, a pu permettre à ces formes de traverser l'époque glaciaire. C'est le cas, selon GAMS (1926), pour *Fissidens grandifrons* (et peut-être pour *F. crassipes*, *F. Mildeanus*, *F. rivularis)* qui, réfugié en France méridionale, est immigré, en Suisse, à la période postglaciaire, par la vallée du Rhône.

Il en est de même pour le *Hyophila riparia*, immigré probablement du bassin de la Saône par la porte burgonde, déjà avant la première glaciation, alors que le Rhin supérieur coulait dans le Rhône. Cette mousse aurait persisté entre les glaciers nordiques et les alpins, à travers toutes les glaciations. Sa migration dans les lacs du Plateau suisse a eu lieu certainement à partir de l'époque postglaciaire.

La température moyenne annuelle finit par s'abaisser: dans les Alpes s'accumulèrent de grandes masses de glace, que les étés trop

---

[1] Voir p. ex. H. GAMS: Beiträge zur Kenntnis der Vegetation schwedischer Seen, p. 74 (Bern 1927).

frais ne pouvaient fondre, si bien que les glaciers s'avancèrent successivement dans les vallées, et enfin débordèrent dans les plaines.

Cette avance des glaciers alpins s'est produite à quatre reprises au moins, en même temps qu'avançait aussi l'inlandsis scandinave.

Lors de la deuxième glaciation, qui fut la plus considérable, presque toute la plaine allemande septentrionale, ainsi que la plus grande partie des contrées préalpines, étaient couvertes de glace. Une grande partie de la flore européenne fut détruite par l'inclémence du climat et disparut pour toujours: ces espèces pliocéniques disparues se retrouvent en petite partie à l'état fossile.

Une autre partie trouva des abris dans les stations et localités les plus chaudes, éloignées des grandes masses glaciaires: France méridionale, Bohême, pied S. des Carpathes, etc. (Buxegia).

Mais la plus grande partie de l'Europe centrale s'était transformée en toundra avec sa végétation de mousses très développée.

Sur les rives des glaciers s'établit une flore alpine-arctique analogue à celle que nous observons actuellement dans les mêmes conditions. La flore subarctique des marais bombés qui, à la fin du pliocène et au commencement du pléistocène, existaient dans l'Europe centrale, entre les périodes des grandes extensions glaciaires, comprenait de nombreuses mousses des régions arctiques. C'est probablement alors qu'eurent lieu les échanges des plantes glaciaires entre les Alpes européennes d'une part et les montagnes de l'Asie centrale, et, d'autre part, entre les Alpes et les contrées arctiques. Ces mousses se sont ensuite réfugiées dans les tourbières actuelles ou sont remontées vers le nord; la sagne permet en effet la conservation d'espèces relictuelles. Dans cette catégorie rentrent p. ex. les mousses fossiles interglaciaires: *Sphagnum* spec., *Dicranum Bergeri*, *Paludella*, *Meesea* spec., *Drepanocladus revolvens*, *Calliergon trifarium*, *C. giganteum*, *C. stramineum*, *Scorpidium turgescens* etc.

Comme l'a fait remarquer déjà Oswald Heer, un certain nombre de plantes des Hautes-Alpes, parmi les plus résistantes, qui habitaient les îlots de terrain restés libres au milieu de la carapace de glaces, ont sans doute survécu aux périodes glaciaires. Ceci est certainement le cas pour nombre des mousses alpines du pliocène. La glaciation n'était du reste pas générale: il y avait, dans la zone nivale, comme aujourd'hui, des parties de rochers et de terrain libres où les plantes, et surtout les mousses, ont pu vivre, même pendant les époques de glaciation maximale. La société que j'ai notée à l'altitude de 3600 m. au Combin de Corbassières (Amann 1916) est une preuve de cette possibilité. Avec Jos. Braun et Brockmann-Jerosch, il faut admettre une persistance des plantes alpines pendant le glaciaire dans ces sta-

tions abritées et favorables. Les mousses haut-alpines ayant des exigences climatiques très modestes, le nombre des espèces qui ont pu persister est probablement considérable.

Les Alpes du Valais et de l'Engadine supérieure, dont le climat actuel présente un caractère continental accusé, à précipitations faibles, étés relativement chauds, forte insolation, qui dépend du reste de l'orographie de ces contrées, devaient présenter, selon BROCKMANN-JEROSCH (l. c.), un climat de même caractère pendant les glaciations du Riss et du Würm.

Les mousses aquatiques mésothermophiles, protégées par l'eau contre le froid, ont pu vivre dans l'Europe septentrionale et aux hautes altitudes pendant la période glaciaire.

Les flores alpine et glaciaire-arctique ont pu se mettre en communication grâce à l'abaissement de température qui permettait aux espèces nivales de descendre dans les plaines de l'Allemagne moyenne. Selon NATHORST, toute la région intermédiaire entre le drift du nord et les glaciers alpins (300 km. environ) était à peine couvert par place par *Betula odorata*, tandis que la majeure partie du terrain était occupée par la flore glaciaire. La répartition des mêmes espèces dans les régions arctiques et les hautes montagnes des régions tempérées doit être attribuée en majeure partie à l'échange qui a pu se faire pendant l'époque glaciaire.

Le fait, relevé par BROCKMANN-JEROSCH (1906), que la zone alpine est plus pauvre en espèces rares dans la partie méridionale que dans les parties moyenne et septentrionale des Alpes, se vérifie aussi pour les muscinées. Les parties les plus riches se trouvent au centre et au nord du territoire alpin; les Alpes méridionales (Tessin) sont notablement plus pauvres que les centrales et septentrionales. Cela peut faire supposer que ces espèces rares sont arrivées du nord et non point du sud, comme le suppose CHODAT (massifs de refuge au sud des Alpes).[1]

Ce sont plutôt les Alpes moyennes (Haute-Engadine) qui sont riches en espèces de mousses rares, tandis que les massifs septentrionaux (Säntis p. ex.) le sont beaucoup moins. Pour ces mousses rares de la Haute-Engadie, on doit admettre une immigration des Alpes orientales (Alpes de Salzburg, etc.) à la suite du recul du glacier de l'Inn.

D'autre part, il faut remarquer que le climat continental extrême de la Basse-Engadine a dû favoriser l'immigration des éléments oriental et pontique. C'est à ce fait, probablement, qu'il faut attribuer la présence du *Pleuroweisia* dans cette région.

D'une manière générale, la richesse en espèces rares paraît diminuer gra-

---

[1] Il faut cependant remarquer, à ce sujet, que la pauvreté relative des Alpes du Tessin tient d'une part à l'uniformité de leur constitution pétrographique, et d'autre part au fait qu'elles sont encore mal connues sous le rapport bryologique.

duellement, pour les muscinées, de l'est à l'ouest dans la chaîne des Alpes: cet appauvrissement se poursuit jusqu'aux Pyrénées.

Cette richesse des Alpes orientales en espèces de l'élément alpin s'explique naturellement par le fait que, dans cette partie des Alpes, la glaciation a été beaucoup moins considérable que dans les Alpes centrales et occidentales; ce qui a permis aux espèces préglaciaires, et à celles immigrées du NE., d'y persister.

Pour les mousses, la différence de richesse en espèces alpines rares entre l'Engadine-Valais et les autres territoires, est du reste beaucoup moins accusée que pour les phanérogames. Cela tient fort probablement à ce que les mousses ont pu persister un peu partout dans les Alpes durant l'époque glaciaire. A côté des deux grands massifs de refuge Engadine et Valais, il y en a eu, sans doute en Suisse, d'autres petits où ont pu persister certaines espèces rares à aire réduite.

En gros, l'effet de la dernière glaciation, selon Brockmann-Jerosch, a été un appauvrissement inégal de la flore alpine dans les chaînes intérieures et septentrionales, qui persiste encore aujourd'hui.

La persistance des mousses pendant la période d'extension des glaciers a eu lieu aussi pour la chaîne du Jura, dont la flore devait être composée d'espèces alpines et d'espèces arctiques, avec quelques types plus frileux dans les stations abritées. Seules les parois et les pentes bien exposées au midi pouvaient offrir à une flore pauvre en espèces quelques stations convenables à son développement.

On peut admettre, avec C. Meylan (1905), que quelques-uns des types nordiques ont pu se fixer, dès le commencement de la période de glaciation, au pied du versant est du Jura, à climat humide correspondant au climat actuel de la Scandinavie boréale. Plus tard, ce flanc est disparaissait presqu'entièrement sous le glacier du Rhône et, sur le flanc ouest, au-dessous de 1000 m., les étés courts permettaient le développement de la flore alpine composée d'éléments nordiques et alpins.

Quant aux parties du Plateau suisse laissées à découvert par les glaciers, la zone forestière ayant dû être abaissée, pendant les périodes glaciaires, de 1000 à 1200 m. environ en moyenne, par rapport à ses limites actuelles, ces parties devaient appartenir en entier à la zone alpine avec la flore de la toundra.[1]

Les quatre époques glaciaires principales ont été interrompues et séparées par les trois époques interglaciaires: Günz-Mindel, Mindel-Riss et Riss-Würm. Durant la deuxième glaciation mindélienne, qui fut celle maximale au nord des Alpes, la forêt fût refoulée plus loin encore. Elle fut suivie d'une période interglaciaire avec un climat continental chaud et sec, qui permit à la steppe de s'étendre sur une

[1] Je rappellerai que le grand glacier du Rhône s'étendait sur 150 km. de longueur dans la vallée du Rhône, où son épaisseur verticale était de 1200 à 1680 m.; il envoyait des matériaux morainiques depuis le Haut-Valais jusqu'à Lyon (460 km.).

grande partie de l'Europe moyenne. Ce n'est qu'une faible partie de notre flore qui put survivre sur place à ces variations extrêmes du climat de la toundra et de la steppe. Nous pouvons admettre cette persistance pour les espèces du groupe nordique qui, aujourd'hui encore, occupent l'espace compris entre la steppe et la toundra.[1]

Il est probable que certaines espèces méridionales, qui ont pu s'avancer vers le nord à la faveur d'une période interglaciaire, se sont trouvées séparées de leur centre principal de dispersion par le fait de la période glaciaire suivante *Campylopus Schwarzii*, *Brachysteleum polyphyllum*, etc. analogues au *Carex baldensis* du Val Nuglia cité par S. Brunies (1906).

Comme le climat s'adoucit vers la fin de la 2me période interglaciaire, la forêt pénétra dans la steppe.[2] Le climat de cette époque devait être même plus doux que celui actuel; la flore du Plateau devait être à peu près celle actuelle.

Les témoins de la glaciation du Riss furent les éléments boréaux-alpins de la flore accompagnant le mélèze, *Pinus montana*, *Loiseleuria*, *Elyna*, etc. A cette époque eut lieu un échange actif des flores des montagnes de l'Europe moyenne entr'elles et avec le nord. (Jos. Braun).

Après cette troisième glaciation Rissienne, qui ne s'étendit que sur une partie du pays préalpin, un climat plus sec détermina le recul des glaciers et fournit à la végétation steppique la possibilité de se répandre sur de vastes espaces de l'Europe moyenne. Le passage immédiat et le mélange des faunes de la toundra et de la steppe, que l'on a observées à Schweizersbild, portent à admettre que cette nouvelle période steppique succéda brusquement à la période de la toundra, sans intercalation d'un développement de la forêt, tandis qu'actuellement, la suite naturelle est celle de la toundra à la forêt et de celle-ci à la steppe. Ce sont sans doute les reliquats de cette végétation steppique qui composent la formation actuelle de la garide.

Les voies de migration de cette formation furent selon Gradmann (l. c.):

1° la dépression du Danube (voie suivie plus tard par les Celtes),
2° le bord septentrional des Carpathes (voie suivie plus tard par les Germains),
3° le territoire rhodanien sud-occidental par le Jura.

---

[1] Le climat des époques interglaciaires n'a probablement pas été notablement plus chaud que celui des glaciaires; mais il a été certainement beaucoup plus sec; ce qui causa le retrait des glaciers.

[2] *Acer*, *Fraxinus*, *Abies*, *Buxus*, dans l'interglaciaire de Flurlingen, Dürnten, Wetzikon, Mörschwil, Uznach, Bougy, etc.

Lors de la dernière époque interglaciaire Riss-Würm eut lieu une avance vers l'est de la flore atlantique hygrophile: certaines de ces espèces atlantiques arrivèrent jusque dans le bassin méditerranéen oriental, où elles se sont maintenues. A cette époque règnait, aussi dans le bassin méditerranéen, un climat océanique humide avec des forêts de Lauriers (Jos. Braun).

Pendant cette dernière période interglaciaire, la limite des neiges persistantes, dans les Alpes, était de 400—500 m. plus élevée qu'aujourd'hui (Penck). Le Säntis et d'autres sommets étaient complètement découverts en été, et la flore pouvait s'y développer comme actuellement. La flore des *nunataker* (récifs rocheux découverts dans le glacier) devait être à peu près la même qu'actuellement.

Selon Josias Braun, aux forêts de tilleuls et d'érables du dernier interglaciaire, correspondait un climat océanique humide et tempéré. Dans les Alpes, il n'y avait que des forêt de conifères.

La flore subalpine n'a pu se fixer dans le pays préalpin qu'après la troisième glaciation, lors de la période postglaciaire Riss-Würmienne; la zone subalpine atteignait le pied des montagnes, et même un peu plus loin (Gradmann).

A l'époque du Würm, il n'y a pas eu d'échange floral notable avec l'Arctis (Brockmann, l. c.).

La richesse de la Haute-Engadine et du Valais en espèces arctiques-alpines, qui manquent ou sont rares dans les chaînes septentrionales, indique que celles-ci doivent avoir existé à l'intérieur des Alpes *avant* la plus grande extension de la dernière glaciation. Car si elles y avaient pénétré *après* le Würm, par migration du nord au sud, ensuite du retrait des glaciers, les chaînes septentrionales des Alpes devraient être plutôt plus riches que plus pauvres en espèces arctiques-alpines.

Pendant la dernière glaciation, il n'y avait, selon Brückner, dans les Alpes suisses, pas de territoires libres de neige par leur climat. La limite des neiges persistantes devait se trouver à 1150 m. au dessous de l'actuelle, soit, en moyenne, à 1550 m. (Penck et Brückner). La température moyenne annuelle était de 4° plus basse que l'actuelle.

Il paraît donc exclu que les espèces dont le territoire d'extension se trouve actuellement dans les zones inférieures aient pu persister à l'intérieur des Alpes durant cette dernière période glaciaire. Mais cette persistance doit être admise pour ce qui concerne les espèces habitant actuellement la zone alpine. A la fin de cette glaciation, qui avait anéanti, dans les Alpes intérieures et septentrionales, la végétation des zones inférieures, la partie de la flore alpine qui a pu persister put s'étendre: quelques-unes de ces plantes restèrent en arrière dans la concurrence avec les nouvelles venues qui peuplèrent les terrains devenus libres de glace: ce sont les espèces rares actuelles. Pour les mousses aussi, généralement parlant, les parties des Alpes riches en espèces rares sont celles à climat continental; les pauvres, celles à climat océanique. Les districts riches représentent des

reliques de la flore alpine de la dernière période interglaciaire, qui a dû persister grâce aux conditions orographiques et climatiques: les Alpes moyennes et septentrionales, plus fortement glaciaires, ont une flore plus pauvre. La flore subalpine a été refoulée et a dû remonter ensuite à partir des parties périphériques; mais les conditions orographiques défavorables ont empêché le repeuplement dans certaines vallées.

La quatrième glaciation a été limitée aux chaînes plus élevées; les Alpes méridionales en furent les mieux préservées: là ont pu persister des espèces des zones inférieures et subalpines, à côté d'espèces considérées aujourd'hui comme alpines (Brockmann).

D'après Taramelli (1910), voici quelques données relatives à la glaciation wurmienne dans les Alpes méridionales:

Secteurs alpins	Niveau des neiges persistantes	Altitude des fronts glaciaires	Limite probable de la végétation arborescente
Alpes maritimes, versant N	1900 m	684—1050 m	1100—1200 m
cottiennes	2200	325—667	1400—1500
graies	2000	323—500	1200—1300
pennines	1900	405—850	1100—1200
insubriennes	1700	250—300	900—1000

L'appauvrissement en espèces alpines (oréophytes) de la chaîne des Alpes, de l'orient à l'occident, s'explique par le fait que les Alpes orientales ont été moins glaciées que les occidentales: les espèces alpines immigrées du NE. durant le tertiaire, ont pu y persister plus facilement pendant les époques glaciaires.

D'après le Tableau synoptique donné par Jos. Braun (1919): c'est lors de la première période (Gunzienne) de glaciation qu'a eu lieu la première immigration d'espèces nordiques.

Pendant l'interglaciaire Gunz-Mindélien, à climat chaud et humide, les forêts de lauriers et d'autres feuillus présentaient encore quelques éléments pliocéniques.

Lors de la glaciation Mindélienne eut lieu l'immigration maximale des espèces nordiques.

L'interglaciaire Mindel-Rissien, à climat océanique humide et chaud, avait des forêts d'essences feuillues de caractère méditerranéen-atlantique.

Pendant la glaciation du Riss, à climat froid et localement sec et extrême, dominait la forêt de conifères avec des colonies boréales-alpines, des buissons d'arbustes et des marais.

Au climat modéré, humide et océanique de la dernière époque interglaciaire Riss-Würmienne, correspondait la forêt de feuillus de caractère médioeuropéen-océanique (Pianico Sellere, Pont à Mousson, Hötting, Flurlingen, etc.).

Enfin, pendant la glaciation du Würm, le climat était froid et

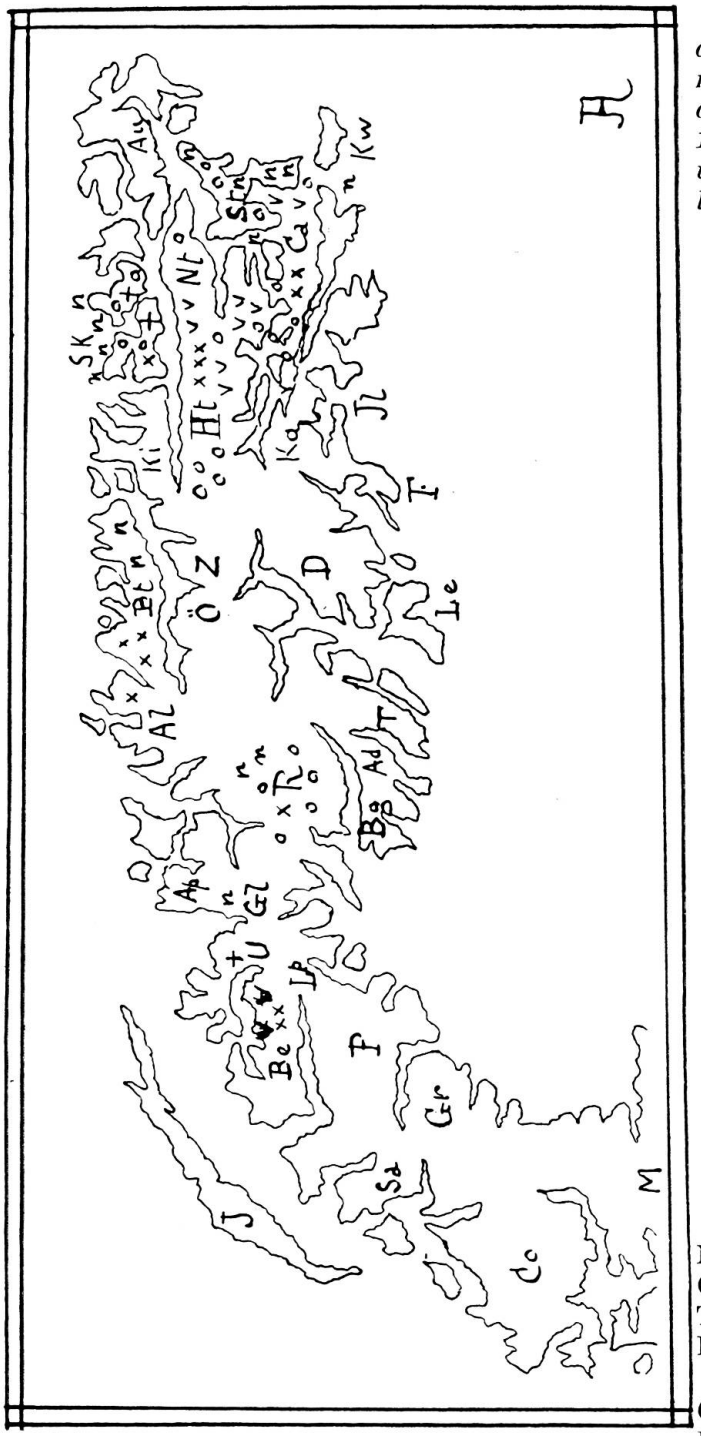

Fig. 8

Répansion (schématique) *de quelques espèces de l'élément alpin dans la Chaîne des Alpes (relief au-dessus de 1000 m.), montrant l'appauvrissement en espèces rares de l'orient à l'occident.*

M	Alpes maritimes
Co	cottiennes
Sa	savoisiennes
Gr	graies
P	pennines
Lp	lépontiques
Be	bernoises
U	uranaises
Gl	glaronnaises
Ap	appenzelloises
Bg	bergamasques
Ad	d'Adamello
R	rhétiennes
T	du Trentin
Le	leissiniennes
Al	algoviennes
O	d'Ötztal
Bt	bavaroises et du Tyrol septentr.
Z	du Zillertal
D	Dolomites
F	du Frioul
Ki	de Kitzbüchler
Ht	Hohe Tauern
Ka	Karniennes
Sk	Salzkammergut
Nt	Niedere Tauern
Jl	juliennes
Au	autrichiennes
St	stiriennes
Ca	carinthiennes
Kw	Karawankes
J	Jura suisse

Molendoa Hornschuchiana (×) Carinthie (2), Salzburg (1), Tyrol (3), Algäu (1), Bavière (3), Rhétie (1), Berne (2).

Voitia nivalis (V) Carinthie (7), Tyrol (8), Berne (2).

Merceya ligulata (+) Salzburg (2), Uri (1)

Oreas Martiana (○) Tyrol (15), Steiermark (10), Salzburg (4), Carinthie (7), Rhétie (5).

Plagiothecium neckeroideum *(n)* Bavière (2), Salzburg (4), Steiermark (4), Carinthie (2), Rhétie (2), Glaris (1).

(Entre parenthèses le nombre de localités indiquées par LIMPRICHT in RABENHORST, complétées.)

extrême, la forêt de conifères avec des éléments boréaux-subalpins, des buissons d'arbustes nains, des marais.[1]

En résumé, avec GRADMANN (l. c.), on peut dire qu'à l'exception de celles des forêts de conifères et des tourbières, il n'est pas possible de fixer, même approximativement, l'époque à laquelle les associations de nos forêts, de nos marais et de nos cours d'eau ont conquis leurs territoires actuels. Mais il est certain qu'à côté des restes de la végétation pliocénique, qui, peu à peu, regagnèrent leur ancien territoire, après des combats et des alternatives nombreuses d'avance et de recul, il s'établit, chez nous, au cours de la période quaternaire, maintes espèces nouvelles venues de l'Est et du Nord: ceci par la voie de la Sibérie occidentale, alors émergée.

Postglaciaire

Pendant la période de recul définitif des glaces, il s'établit, sur les espaces fraîchement découverts, une végétation d'arbrisseaux nains analogue à celle des toundras arctiques actuelles. La forêt de conifères et les marais occupaient le nord de la Suisse (St. Jakob, Birs). C'est l'époque du Renne, du Mammouth, du Rhinocéros à toison, de l'Ours arctique, du Bœuf musqué et de la Marmotte.

A l'homme chelléen et acheuléen, apparu lors de la dernière période interglaciaire Riss-Würmienne et contemporain de l'Ours et de la Hyène des cavernes, avait succédé celui de l'Aurignacien, du Solutréen et du Magdalénien. Il utilisa fort probablement la mousse de la toundra comme le font encore les lappons et les esquimaux, pour calfeutrer les interstices de leurs huttes, préparer leur couche et se servir des longues tiges feutrées du *Dicranum elongatum* en guise de mèches de lampe.

Il paraît certain, du reste, que l'adoucissement graduel du climat qui survint après la dernière glaciation, fut interrompue par des périodes secondaires de refroidissement, qui forcèrent les espèces délicates de la flore à se réfugier sur certains points privilégiés d'où elles purent s'étendre de nouveau lorsque les conditions de climat

---

[1] En se basant sur la dispersion actuelle, en Europe, du *Hypnum (Scorpidium) turgescens*, H. GAMS (1926), conclut que cette mousse est une relique de la période Rissienne.

Selon le même auteur (1927), quelques-unes des espèces de la Barme de la Vardette sur Fully (Valais), 2030 m., si riche en espèces rares *(Andreaea Rothii, Grimmia arenaria, Gymnomitrium coralloides*, etc.), peuvent fort bien avoir traversé la dernière époque glaciaire dans cette localité et d'autres analogues.

devinrent ensuite plus favorables. Cette réoccupation secondaire du terrain n'eut lieu que sur de faibles distances.

La caractéristique de ces espèces est qu'elles sont répandues sur des territoires restreints, mais que, là, elles sont dispersées sans préférences accusées pour les stations.

Ensuite des recherches d'Axel Blytt et de Sernander, on admet, aujourd'hui, qu'après le retrait définitif des glaciers, se succédèrent les périodes postglaciaires suivantes:

1° période arctique ou du *Dryas (Dryas, Salix polaris, S. reticulata, Betula nana)*,
2° période subglaciale ou du Tremble, à climat humide *(Populus tremula, Betula odorata, Salix* spec.),
3° période subarctique à climat sec (immigration du Pin silvestre),
4° période infraboréale, à climat humide, avec un développement considérable des forêts de Pin,
5° période boréale à climat sec *(Quercus sessiliflora, Fraxinus excelsa, Corylus Avellana)*,
6° période atlantique ou période du Chêne, à climat humide,
7° période subboréale, ou de l'Epicéa, à climat sec,
8° période subatlantique, ou du Hêtre, à climat humide.

Suivant Gams (1924), nous devons admettre, pour l'avant-pays alpin, la succession des périodes suivantes après la retraite définitive des glaciers:

1° période subarctique xérothermique,
2° période atlantique humide,
3° période boréale sèche,
4° période atlantique humide,
5° période subboréale chaude et sèche,
6° période subatlantique à climat relativement humide et froid (mer de brouillard, sans doute fréquente),
7° période actuelle relativement sèche, mais moins sèche et chaude que la subboréale.[1]

---

[1] Selon Gams et Nordhagen (1923), la concordance des périodes postglaciaires avec les époques préhistoriques serait la suivante:

Période préboréale (arctique et subarctique): Solutréen et Magdalénien.
Période boréale: époque épipaléolithique (Azilien, Tardenoisien).
Période atlantique: époque protonéolithique (Campigien) (environ 5000 à 3000 A. C.).
Période subboréale: époque néolithique, du bronze, première époque de Hallstatt (environ 3500 à 850 A. C.).

Il faut donc admettre deux périodes xérothermiques postglaciaires: l'époque subarctique ou magdalénienne et l'époque subboréale (celle-ci correspondant à l'âge de la pierre polie et du bronze, entre les années 2500 et 500 avant J.-C.). La période subatlantique, interrompue peut-être au temps des Romains, a duré jusqu'au 8me siècle de l'ère chrétienne.

Durant la période glaciaire, les parties non glacées de l'Europe moyenne étaient occupées par la toundra subarctique et arctique: ce sont certainement les mousses de cette formation qui ont immigré les premières lors du retrait des glaciers et qui ont succédé aux associations des mares glaciaires.

La flore glaciaire, après la survenance d'un climat plus chaud, n'a pas disparu tout à coup: elle a été repoussée peu à peu par les formes méridionales immigrées. Cette flore glaciaire persista encore jusqu'à la fin de la période des conifères (infraboréale), et ne fut anéantie complètement, dans les zones inférieures, que par le climat tempéré de la période boréale.

Relativement à la première période postglaciaire, Brockmann (1920, p. 58) a fait remarquer que la flore des argiles à Dryas est celle du voisinage immédiat des glaciers en retrait, comprenant plutôt des espèces subalpines-alpines avec très peu d'alpines proprement dites et d'arctiques-alpines.

Les mousses de ces associations (*Philonotis* spec., *Pohlia commutata*, *P. Ludwigii*, *P. cucullata*, *Drepanocladus* spec., etc.) sont bien, en effet, celles des mares d'eau glaciaire. Cette flore comprenait, en outre, des espèces aquatiques du climat actuel: *Calliergon stramineum*, *C. trifarium*, *C. sarmentosum*, *C. giganteum*, *Climacium*, etc., qui, actuellement, ne se mélangent plus avec les précédentes. La plupart de ces mousses alpines et arctiques alpines étaient dues au voisinage de la glace, mais non pas à un climat arctique-alpin.

Brockmann tire la conclusion que le climat, à la fin du Würm, n'a pas dû être arctique. L'hypothèse de la toundra à arbustes postglaciaire (avec une température annuelle de 3—4°) n'est, selon lui, pas admissible: le climat devait être relativement doux, avec des précipitations abondantes.

Période subatlantique: époques moyenne et ultime de Hallstatt, de La Tène, commencement de l'époque historique (850 A. C. jusqu'à nos jours).

D'autre part, la nouvelle méthode d'analyse pollénique a permis à E. Furrer (1928) et à P. Keller (1928) d'établir la succession, dans les marais du Plateau, des Préalpes et du Jura, des essences forestières suivantes:

Période subarctique: Bouleau, puis Pin silvestre (maximum de la sécheresse).

Période boréale: Noisetier (maximum du climat continental).

Période atlantique: Epicéa, Chêne, Sapin (climat chaud).

Période subboréale: Hêtre (augmentation de la sécheresse).

Période subatlantique: Sapin (augmentation de l'humidité).

Période actuelle: Epicéa (diminution de l'humidité).

Ces alternatives de périodes relativement sèches et chaudes et d'autres humides et froides, qui suivirent le retrait des glaciers, entraînèrent des changements considérables et réitérés dans la flore et la faune de notre pays. Pendant les périodes xérothermiques, l'avant-pays alpin a été envahi par la steppe et la garide.[1] Celles-ci ont fait place à la forêt dans les périodes plus humides.

A la première époque steppique succéda une période de refroidissement postglaciaire, qui fit reculer la région des arbustes jusqu'au pied des Alpes, du Jura et de la Forêt-Noire. La végétation steppique fut alors repoussée et ne se maintint que dans certaines stations privilégiées, pour se répandre, plus tard, en rayonnant de ces foyers secondaires, aux environs peu éloignés.

Aux phases de la toundra et de la steppe, succéda une phase essentiellement propice au développement des essences forestières, qui, avant l'apparition de l'homme et durant les premiers stades de civilisation, couvrit de forêts une grande partie de l'Europe. Cela permit aux espèces hygrophiles qui ont besoin de stations couvertes et bien tempérées, de se mélanger aux éléments de la période xérothermique.

A la faveur d'époques à température plus élevée, des espèces thermophiles ont pu s'étendre au N. et aussi s'élever dans les montagnes. Par un refroidissement subséquent, ces colonies ont pu être détruites: les espèces ont ainsi reculé du N. au S. et sont redescendues; mais elles ont pu parfois persister dans certaines stations privilégiées où elles ont trouvé un abri suffisant. Telles sont p. ex. les mousses de l'îlot insubrien en Valais: *Timmiella*, *Fabronia pusilla*, *Sphaerocarpus texanus* (avec *Gymnogramme)*.

Quant aux éléments occidentaux et méridionaux, qui ont immigré chez nous lors des périodes xérothermiques postglaciaires, il faut remarquer que ces espèces exigent un climat océanique et surtout un hiver doux, car elles sont sensibles au gel*(Breutelia, Brachysteleum)*.

---

[1] Parmi les mousses de ces formations, les calcicoles et xérophiles sont relativement nombreuses: ce qui s'explique par leur origine: le sol de la steppe est en général sec, moins délavé et moins décalcifié que les sols sous un climat pluvieux. Les mousses steppiques ont dû s'adapter à ces conditions. En outre, les éléments floraux de la steppe sont tous photophiles et donnent l'impression d'appartenir à une ancienne flore robuste.

Dans la steppe, la forêt s'est établie sur les terrains sablonneux à sol imperméable; ce qui a causé la disparition des espèces steppiques calcifuges, alors que sur les terrains calcaires à sol perméable, purent s'établir les espèces tolérantes, même lorsqu'elles n'étaient pas calciphiles ni xérophiles. Sur ces terrains, la forêt a pu se maintenir et la flore de la lande n'a pu s'établir.

L'élément atlantique comprend beaucoup d'espèces calcifuges. Cette sensibilité à l'élément calcaire est due certainement à la nature du sol dans la patrie d'origine de ces plantes, à laquelle elles sont adaptées: au voisinage de la côte atlantique, les sols pauvres en calcaire (par lixiviation) prédominent.

La répartition géographique de ces mousses, dans notre pays, a été déterminée avant tout par le facteur édaphique d'ordre chimique, tandis que, pour les éléments méridionaux, ce sont surtout les facteurs climatiques qui ont été efficients. Lors des immigrations postglaciaires, les espèces calcifuges venant du nord, et aussi de l'ouest, n'ont pas trouvé, au Nord des Alpes, de stations achaliciques convenables et manquent à notre flore: *Dicranum scottianum*, *Leptodontium flexifolium*, *Hedwigidium*, *Hygrophypnum eugyrium*, *H. micans*, *H. Mackayi*. D'autres n'ont pu se fixer que dans des stations exceptionnelles et sont restées rares ou très rares: *Oreoweisia Bruntoni*, *Campylopus subulatus*, *C. brevipilus*, *Dicranum spurium*, *Brachysteleum polyphyllum*, *Zygoden gracilis*, *Ulota americana* (sur l'erratique achalicique), *Schistostega*, *Tetrodontium*, *Mnium hornum*, *Aulacomnium androgynum*, *Catharinea tenella*, *C. crispa*, *Pterygophyllum*, *Pterogonium*, *Heterocladium heteropterum*, *Isothecium myosuroides*.

Un certain nombre, enfin, n'ont trouvé de stations favorables, dans notre pays, qu'au sud des Alpes, sur les terrains achaliciques de la région insubrienne: *Dicranoweisia cirrata*, *Leucobryum albidum*, *Braunia*, *Brachysteleum incurvum*, *Cryphaea*, *Raphidostegium demissum*, *Drepanium resupinatum*, *D. Haldanianum*.

Pour le peuplement des terrains morainiques, ce facteur édaphique chimique a joué un rôle important. C'est ainsi que, selon Ugolini et Lorenzi (cité d'après Béguinot l. c.), dans les amphithéâtres morainiques des lacs de Garde, d'Iseo, de Rivoli, du Tagliamento, du Frioul, etc., les cercles les plus internes c.-à-d. les plus récents, et par conséquent les moins décomposés, présentent une flore calcicole, tandis que les cercles les plus externes, les plus anciens et les plus décomposés et décalcifiés, ont une flore plus spécialement silicicoles.

Quelques types de la flore du pliocène, après avoir abandonné nos montagnes pendant les temps glaciaires, et s'être retirés sur les rives de la Méditerranée, ont pu réintégrer leurs anciennes stations, après le retrait des glaciers, à la faveur du climat de périodes plus chaudes *(Pterogonium, Leptodon, Neckera turgida)*. D'autre part la flore alpine des chaînes relativement peu élevées (Jura, Vosges, Forêt-Noire) s'est réfugiée dans les parois et les stations froides des sommets, et en partie aussi dans les tourbières.

Immigration postglaciaire orientale. Selon Christ (1910), les hauts massifs de l'Asie septentrionale tempérée (Altaï), qui ne présentent aucune trace de glaciation étendue, ont dû être le centre d'origine d'un courant des plantes alpines, qui a dû peupler, d'une part le territoire arctique, et d'autre part a dû atteindre, par l'Oural et le rivage de la mer aralo-caspienne, le Caucase, les Carpathes et les Alpes de l'Europe centrale. La chaîne des Alpes serait redevable à cette colonisation nordasiatique d'un quart environ de sa flore actuelle.

Pour les mousses aussi, cette migration, très active déjà durant le pliocène, a continué aux époques interglaciaires et postglaciaires, et il faut attribuer cette origine à une forte proportion de notre flore bryologique actuelle. (Ex.: *Pterygoneurum* sp., *Pleurochaete*, *Riccia Bischoffii*, *Grimmaldia fragrans*, *Fimbriaria fragrans*, etc.)

Comme exemple des mousses de nos Alpes auxquelles on doit, vraisemblablement, attribuer cette origine asiatique centrale et orientale, on peut citer entr'autres les suivantes:

Andreaea angustata, *petrophila*, *crassinervia*,
Pleuroweisia, *Hymenostylium*, *Molendoa*,
Weisia Wimmeriana, *Eucladium*, *Rhabdoweisia*, *Oreas*, *Oreoweisia*,
Cynodotium, *Dichodontium*, *Dicranella squarrosa*, *Grevilleana*, *subulata*,
Dicranum majus, *Mühlenbeckii*, *congestum*, *fuscescens*, *strictum*, *longifolium*, *Sauteri*,
Campylopus Schimperi, *Dicranodontium*, *Metzleria*, *Leucobryum*,
Stylostegium, *Blindia*, *Trichodon*, *Leptotrichum zonatum*, *nivale*, *Distichium*,
Pottia latifolia, *Didymodon ruber*, *Leptodontium styriacum*,
Geheebia, *Desmatodon*, *Tortula obtusifolia*,
Syntrichia inermis, *alpina*, *montana*, *aciphylla*, *ruralis*,
Fissidens osmundoides, *grandifrons*, *Cinclidotus*, *Schistidium*, *Coscinodon*,
Grimmia commutata, *ovata*, *apiculata*, *contorta*, *elongata*, *elatior*, *funalis*, *torquata*, *andreaeoides*, *sulcata*, *subsulcata*, *alpestris*, *Doniana*, *mollis*,
Dryptodon Hartmani, *patens*, *Amphoridium*,
Orthotrichum cupulatum, *urnigerum*, *perforatum*, *leucomitrium*, *pallens*, *alpestre*, *rupestre*, *callistomum*,
Encalypta commutata, *ciliata*, *rhabdocarpa*, *apophysata*, *longicolla*, *Scopelophila*,
Dissodon spec., *Tayloria* spec., *Tetraplodon* spec., *Physcomitrium*,
Mielichhoferia, *Anomobryum*, *Plagiobryum*, *Pohlia* espèces alpines, *Bryum* spec.
Rhodobryum, *Mnium orthorrhynchum*, *lycopodioides*, *serratum*, *spinulosum*, *spinosum*, *medium*, *punctatum*, *subglobosum*,
Paludella, *Amblyodon*, *Meesea* spec., *Bartramia ithyphylla*, *Halleriana*, *pomifera*,
Plagiopus, *Philonotis fontana*, *seriata*, *calcarea*,
Timmia spec., *Catharinea* spec., *Oligotrichum*, *Polytrichum alpinum*, *Diphyscium*,
Fontinalis antipyretica, *seriata*, *Neckera* spec., *Entodon* spec., *Climacium*,
Orthothecium rufescens, *intricatum*, *Isothecium*, *Homalothecium*, *Camptothecium*,
Ptychodium, *Brachythecium Mildeanum*, *salebrosum*, *collinum*, *plumosum*, *populeum*, *trachypodium*, *Starkii*, *curtum*, *rutabulum*, *glareosum*, *albicans*, *rivulare*, *Geheebii*,
Eurynchium strigosum, *crassinervium*, *Vaucheri*, *cirrosum*, *piliferum*, *praelongum*,
Plagiothecium undulatum, *neckeroideum*, *Roeseanum*, *denticulatum*, *Ruthei*, *striatellum*, *silesiacum*,
Cratoneurum spec., *Campylium* spec., *Drepanocladus* spec.,
Drepanium incurvatum, *fertile*, *pallescens*, *reptile*, *fastigatum*, *recurvatum Sauteri*, *Bambergeri*, *Vaucheri*, *revolutum*, *dolomiticum*, *cupressiforme*, *hamulosum*, *callichroum*, *Lindbergii*, *pratense*.
Ctenidium, *Ptilium*, *Hygrohypnum palustre*, *alpinum*, *molle*, *dilatatum*, *ochraceum*, *Hylocomium* spec.

En ce qui concerne les espèces erratiques méridionales et méditerranéennes, à facies xérophile, il faut noter qu'elles ne se trouvent qu'en colonies réduites dans les régions tempérées froides, alors qu'elles sont largement et densément distribuées dans les régions tempérées chaudes (*Braunia, Fabronia, Rhaphidostegium, Leptodon, Pterogonium*, etc.). Ces colonies sont actuellement séparées par des espaces plus ou moins considérables et souvent par des obstacles paraissant infranchissables. Leur discontinuité, leur sporadicité, et leur isolement indiquent qu'elles sont les reliques d'un domaine floristique qui a eu une extension et une continuité plus grandes antérieurement, dans des conditions de climat plus favorables. Ces éléments ont immigré lors des périodes xérothermiques postglaciaires; les éléments silvatiques modernes et les hygrothermiques atlantiques *après* ces périodes xérothermiques.[1]

Reliquats nordiques des marais

Un nombre assez considérable d'espèces de mousses nordiques et subarctiques ont persisté, chez nous, jusqu'à nos jours, dans les marais, particulièrement dans les sagnes, grâce aux conditions écologiques qu'elles y trouvent et qu'elles se sont créées elles-mêmes. Parmi ces espèces on peut citer comme les plus importantes:

Dicranum Schraderi
— *Bonjeani*
Fissidens osmundoides
Geheebia
Pohlia sphagnicola
Bryum Duvalii
— *neodamense*
Mnium Seligeri
— *rugicum*
— *subglobosum*
Cinclidium stygium
Paludella
Meesea triquetra
— *longiseta*
Catoscopium
Aulacomnium palustre
Philonotis caespitosa
— *marchica*
— *fontana*
Catharinea tenella
Polytrichum strictum
— *gracile*
Climacium
Camptothecium nitens
Campylium polygamum
— *elodes*
Drepanocladus spec.
Scorpidium
Calliergon turgescens
— *trifarium*
— *stramineum*
— *giganteum*

[1] H. Gams (1927) considère comme reliques de l'époque atlantique la *Gymnogrammaie* valaisanne avec *Targionia* et *Sphaerocarpus*, vivant dans un air à humidité constante et température 8—13°, conditions qui sont celles de la végétation des contrées subtropicales à pluies hivernales. *Thamnium*, ainsi que *Madotheca Cordaeana*, ont été, sans doute, très répandus à l'époque atlantique. Le *Ctenidium*, ainsi que le *Dentaria*, qui forment des enclaves dans la région du hêtre dans la Gorge de la Salantze, en Valais, sont de même des reliquats de l'époque atlantique-subatlantique.

ainsi que la plupart de nos Sphaignes. — D'autres espèces des marais de la première époque postglaciaire se sont réfugiées dans les Alpes:

Oncophorus
Dicranella squarrosa
Dicranum elongatum
Dissodon splachnoides
Conostomum
Bryum campylocarpum
Mnium cinclidioides
Philonotis seriata
Oligotrichum
Helodium
Calliergon sarmentosum
— *Richardsoni*

D'autres espèces, enfin, ont disparu de notre pays, mais se trouvent encore plus ou moins répandues dans les marais du nord de l'Europe, telles p. ex.:

Bryum cyclophyllum
— *longisetum*
— *lacustre*
Mnium cinclidioides
Aulacomnium turgidum
Drepanocladus capillifolius
Calliergon badium

Les documents paléontologiques prouvent qu'un certain nombre de ces mousses formaient, dans les marais du Plateau suisse, une végétation très abondante déjà lors de la dernière époque interglaciaire Riss-Würm, ainsi qu'à l'époque postglaciaire; telles sont p. ex.: *Calliergon trifarium*, *C. stramineum*, *C. giganteum*, *Drepanocladus revolvens*, *D. fluitans*, *Meesea triquetra*, *M. longiseta*, *Sphagnum* spec., etc., qui ont formé des couches de tourbe et de lignite d'épaisseur parfois considérable.[1]

Particulièrement intéressant est le *Calliergon trifarium*, dont la présence en quantité plus ou moins considérable dans la tourbe peut fournir des indications sur les variations du climat (E. Messikommer 1927, p. 152). Tandis que cette mousse forme des couches entières dans la tourbe, elle ne se trouve plus que sporadiquement et en faible quantité à la surface. Selon P. Stark,[2] c'est dans la flore à Dryas du postglaciaire que cette espèce a présenté son maximum.

[1] Ces mousses glaciaires des marais correspondent aux phanérogames *Scheuchzeria*, *Carex chordorrhiza*, *C. heleonaster*, *Jancus stygius*, *Betula nana*, *Saxifraga Hirculus*, *Trientalis europaea*, *Lysimachia thyrsiflora*, *Trichophora alpina*, *Eriophorum gracile*, *Rhynchospora*, *Malaxis*, *Drosera*, *Viola palustris*, *Hierochloa odorata*, *Andromeda*, *Oxycoccus*, *Vaccinium uliginosum*, etc. dont un certain nombre sont en voie de disparition ou ont disparu, tandis qu'elles sont encore fréquentes dans les marais de l'Europe septentrionale.

Heliodium des marécages de Saas-Fee, est l'analogue du *Juncus squarrosus* qui a sauté tout le pays moyen pour se fixer dans une localité au pied nord du Gothard (W. Höhn l. c.).

[2] Die Moore des Badischen Bodenseegebietes. (Ber. d. Naturf. Ges. zu Freiburg i. B., 1925, cité d'après Messikommer.)

L'époque des conditions climatiques optimales de développement était déjà passée pour elle, dans nos tourbières, lorsque a commencé la formation de la tourbe sur la craie lacustre.

C'est pendant les périodes postglaciaires à climat humide (subglaciale, infraboréale, atlantique et subatlantique) que, dans les basfonds, se sont formées les tourbières du Plateau suisse et du Jura. Les marais de Robenhausen, Thayngen, Schussenried se sont formés après la période subboréale sèche.

Le dessèchement des marais de notre pays, par l'intervention humaine, durant l'époque historique, a déterminé la disparition de bon nombre de ces mousses glaciaires.[1]

On peut dire, en résumé, qu'après le retrait définitif des glaciers, le développement des muscinées a subi des alternatives correspondant à celles du climat, sec des périodes xérothermiques, humide des périodes atlantique et subatlantique. Durant la période boréale, ce sont surtout les Hypnacées qui ont prédominé dans les marais, et contribué à la formation de la tourbe, tandis qu'aux périodes subatlantique et atlantique, les sphaignes ont pris un développement très considérable dans leurs stations; c'est ce qu'indique nettement l'alternance des couches de tourbe que l'on constate dans un certain nombre de marais. Au développement maximum des sphaignes correspond la diminution et la disparition des forêts de conifères et des sociétés de mousses qui l'habitaient.

L'épaisse forêt néolithique où chassait l'habitant des palaffites, abritait certainement une abondante végétation muscinale. Les mousses que nous connaissons des palaffites appartiennent sans exception aux espèces actuelles.

C'est à l'époque néolithique que commença l'agriculture. Les associations accompagnant les plantes cultivées: millet, blé, orge, lin, etc. proviennent de l'Asie sudorientale, ainsi que les plantes qui les accompagnent (*Papaver rhoeas*, *Delphinium*, *Centaurea cyanus*, etc.). Comme le remarque Gradmann, nos champs de céréales sont des steppes artificielles. Les sociétés de mousses messicoles et praticoles ont certainement la même origine; elles sont composées, pour la plupart, d'espèces calciphiles ou indifférentes.

Avec l'élevage du bétail sont apparues, dans les montagnes, les splachnacées fimicoles: *Voitia*, *Splachnum sphaericum*, *S. ampullaceum*, *Tayloria serrata*, *T. tenuis*, *T. acuminata*, *T. splachnoides*. *Tetraplodon urceolatus* existait déjà peut être sur le crotin des marmottes,

[1] Selon W. Höhn (1917—18), l'intervention humaine a causé la disparition de plus de 300 tourbières en Suisse durant les temps historiques.

ainsi que *Splachnum vasculosum*, *S. luteum*, *S. rubrum* sur celui du renne.

La florule muscinale des murs (qui diffère notablement de celle des rochers) s'est fixée dans le cours de la période actuelle: beaucoup de stations se sont conservées depuis le moyen âge.

Résumé du postglaciaire

1° Flore glaciale alpine-arctique sur le front des glaciers en retraite. Flore hydrophile aquatique microthermique des mares devant les glaciers. Flore de la toundra avec éléments immigrés du nord surtout.

2° Flore xérophile immigrée de l'orient et du sud: Asie et Méditerranée.

3° Flore hygrophile dominante, mousses des forêts. La sphagnaie succède à la forêt.

4° Diminution de la flore hygrophile par l'action de l'homme, le desséchement des marais, le défrichement des forêts, etc. Immigration des mousses des cultures, des murs, etc.

La flore actuelle représente le reste des facies précédents.

Les époques géologiques antérieures, qui ont précédé l'ère glaciaire, ont fourni le stock fondamental de la flore de nos forêts. L'époque glaciaire nous a apporté des éléments nordiques et alpins-arctiques; les périodes xérothermiques, des associations de mousses méridionales, occidentales et orientales.

Rôle de l'édaphisme chimique pour le peuplement et l'immigration

Pour les espèces à la fois circumpolaires et alpines qui peuvent descendre jusque dans la plaine, et qui sont les vrais ubiquistes des régions tempérées, la distribution peut être dérivée d'une simple migration pendant l'époque actuelle ou la période de l'époque précédente qui a eu le plus de ressemblance avec elle. Aucune de ces espèces qui habitent à la fois la zone alpine, les zones intermédiaire et inférieure et la zone circumpolaire, n'est éclectique au point de vue du sol (indifférence édaphique).

Les types paléogéniques sont en majorité des calcifuges acidophiles ou neutrophiles: d'une manière générale, on peut dire que les types calcifuges sont plus anciens que les calciphiles basiphiles. Quelques-uns peuvent être considérés comme des reliquats des époques géologiques antérieures aux dépôts sédimentaires alcalins (périodes hercynienne, cambrienne, algonquine).

Les éléments méridionaux et méditerranéens sont, en général, indifférents ou calciphiles, les éléments orientaux sont calcicoles, les atlantiques calcifuges.

Les éléments paléoarctiques calcifuges se sont fixés et maintenus sur les territoires non envahis par les sédiments et alluvions calcaires: Vosges, Forêt-Noire, quelques îlots au nord des Alpes et dans la région insubrienne.

Les contrées où les différents terrains sont le mieux représentés au point de vue chimique, sont celles où l'immigration a été la plus nombreuse et qui ont actuellement la flore bryologique la plus riche.

Origine de la florule des blocs erratiques

On a voulu voir, dans certaines mousses habitant les blocs erratiques, des reliquats de la flore de l'époque glaciaire, qui se seraient fixés sur ces blocs peu après leur arrivée aux emplacements qu'ils occupent aujourd'hui.

Dans mon petit travail (Amann 1894), j'ai examiné la question controversée de l'origine glaciaire des mousses des blocs erratiques. Les conclusions principales que j'ai tirées de cette étude, sont les suivantes:

1° Les mousses de ces blocs (siliceux), sont principalement des saxicoles calcifuges.

2° Parmi ces espèces, il ne s'en trouve aucune qui soit caractéristique pour la zone alpine de notre pays.

3° Un petit nombre d'entr'elles sont des espèces subalpines, qui se retrouvent dans les zones inférieures sur des substrats achaliciques appropriés.

Les mousses des blocs erratiques de la Suisse ne peuvent nullement servir de preuve d'un transport, dans la plaine, de plantes alpines, par les glaciers de l'époque glaciaire. Il est beaucoup plus probable que ces mousses ont colonisé ces blocs dans le cours de l'époque actuelle.

Dans son travail (1912), C. Meylan confirme ces conclusions: «... la presque totalité des muscinées des blocs erratiques du Jura, s'y sont établies au cours des conditions physiques actuelles, c.-à-d. après le retrait des glaciers, et même, pour la plupart, depuis la constitution du tapis forestier. Il est même possible d'affirmer que les mousses croissant actuellement sur le 60 % des blocs, ne s'y sont développées que depuis les changements survenus dans les conditions physiques à la suite de l'intervention de l'homme: déboisement, reboisement, etc.» (loc. cit., p. 65, 66).

MEYLAN envisage cependant la possibilité que quelques-unes des espèces de caractère alpin ou subalpin qui se fixèrent sur les blocs erratiques déposés au voisinage des glaciers «se soient maintenues jusqu'à nos jours en s'acclimatant peu à peu aux nouvelles conditions créées par l'éloignement toujours plus grand du glacier». Ce pourrait être le cas, selon lui, pour les mousses suivantes: *Grimmia alpestris*,[1] *Schistidium confertum*, *Grimmia elatior*, *Dicranoweisia crispula*, *Blindia acuta*, *Dryptodon patens*, *Andreaea petrophila*, *Pleuroschisma implexum*, qu'il a observées sur les blocs erratiques du Jura.

Selon moi, ces mousses des blocs erratiques achaliciques de caractère subalpin et alpin, peuvent être assimilées, quant à leur origine, aux colonies erratiques mentionnées à p. 175. Il n'est guère possible d'indiquer de quelles époques datent ces colonies, mais elles peuvent être relativement récentes, comme le démontre le fait que certaines de ces mousses (*Dicranoweisia* p. ex.) se trouvent dans la zone moyenne, non seulement sur les blocs erratiques, mais aussi sur les murs, dont la construction ne remonte certainement pas au delà de l'époque actuelle.

Il faut, d'autre part, faire remarquer que les peuplements de mousses vivant sur les blocs erratiques présentent, comme ceux des murs, des modifications et des successions au fur et à mesure que les conditions écologiques changent (accumulation d'humus, développement de phanérogames et d'autres cryptogames, changements des conditions de lumière ensuite de croissance ou de disparution de la forêt, etc., etc.).

Ces faits rendent peu probable la persistance, depuis l'époque glaciaire, des mêmes mousses sur les mêmes blocs.

La constatation que la florule bryologique des blocs erratiques achaliciques ombragés, dans les forêts des zones inférieures, comprend surtout des espèces de l'élément atlantique sciaphiles et calcifuges, qui font défaut aux blocs découverts et secs, indique que ces peuplements sont contemporains à l'établissement de la forêt.

Considérations générales et phylogénétiques

On peut appliquer aux mousses, en grande partie, les considérations que CHRIST, dans sa «Geographie der Farne» (Florengeschichtlicher Ueberblick) développe à propos des Fougères. Comme c'est le cas pour celles-ci, les mousses ne donnent pas l'impression d'une classe composée de reliques et d'espèces séniles: au contraire,

[1] *Grimmia alpestris*, observé par MEYLAN dans le Jura à l'altitude de 700 m., descend, dans la vallée de la Reuss, jusqu'à 800 m. sur le roc en place.

certains genres très polymorphes *(Sphagnum, Drepanocladus, Bryum)* font l'impression de types en plein développement, avec un pouvoir d'adaptation et de variation aussi considérable que celui des genres polymorphes *Rosa, Rubus, Hieracium,* etc.

A côté de ces types, d'autres, appartenant aux genres monotypiques surtout, apparaissent comme des archaïques provenant d'époques géologiques reculées. Les Hépatiques sont sans doute plus anciennes que les Mousses proprement dites.

L'indépendance des mousses, comme celle des fougères, repose, d'une part, sur leur descendance et leur différentiation systématique qui remontent très loin dans le passé de l'histoire terrestre, et résulte d'autre part, de leur nature mésothermique et hygrophytique qu'elles doivent à leur adaptation aux conditions climatiques des ères géologiques antérieures.

Comme pour les fougères, le grand domaine des mousses tertiaires est aujourd'hui la flore de la forêt paléo- et néotropicale. C'est là qu'ont persisté les types tertiaires ainsi même que ceux d'époques antérieures; quoiqu'ils aient été, dans le cours des âges, modifiés par variation, mutation et hybridation.

Il paraît probable que, pour les Mousses aussi, l'Asie orientale a représenté un territoire de réserve qui a servi de refuge à la flore tertiaire de l'hémisphère boréale, lors de son refoulement par l'époque glaciaire. C'est de là, probablement, que, plus tard, est parti le courant principal de repeuplement de cette hémisphère.

Même en l'absence de documents paléontologiques, il paraît non douteux qu'à l'époque tertiaire, les contrées boréales possédaient les mousses correspondant au climat mésothermique humide et aux forêts dont elles étaient couvertes. Ces mousses devaient être les analogues de celles qui, actuellement, peuplent les forêts du Japon, de l'Indochine et du Mexique.

Cette forêt tertiaire, avec ses mousses, a été détruite par la glaciation; mais elle a dû réintégrer partiellement son territoire par migration du sud au nord. Ce retour a dû être possible, pour les mousses comme pour les fougères, dans une mesure plus large que pour les phanérogames; ceci grâce à l'éclectisme que montrent la plupart de ces cryptogames relativement aux stations abritées qui leur sont nécessaires. Les espèces topogéniques se trouvent certainement, chez les mousses, en proportion plus considérable que chez les phanérogames.

Comme on admet aujourd'hui que l'époque glaciaire a dû épargner certains éléments de la forêt, il paraît à peu près certain que cette protection s'est étendue aussi à certaines de ces mousses; ceci

est le cas surtout pour celles endémiques pour les latitudes septentrionales.

Comme relique de l'époque glaciaire et produit endémique des Hautes-Alpes, on trouve un groupe de mousses arctiques-alpines qui correspondent exactement à l'élément arctique-alpin de la flore phanérogamique et des fougères.

Les contrées — plateaux élevés principalement — qui, après, et peut-être déjà pendant l'époque tertiaire, ont été desséchées et steppiques, ont été habitées par les mousses propres aujourd'hui à la flore méditerranéenne, nordafricaine, mexicaine, californienne.

Comme espèces vraisemblablement d'origine tertiaire, on peut indiquer entr'autres: *Leucobryum*, *Geheebia*, *Hedwigia*, *Braunia*, *Brachysteleum*, *Scopelophila*, *Leptodontium*, *Breutelia*, *Bartramia Halleri*, *Mielichhoferia*, *Rhodobryum*, *Tetraphis*, *Tetrodontium*, *Polytrichum* spec., *Diphyscium*, *Buxbaumia*, *Leptodon*, *Neckera crispa*, *Homalia*, *Antitrichia*, *Pylaisia*, *Leucodon*, *Fabronia*, *Thuidium* spec., *Homalothecium*, *Entodon*, *Pterigophyllum*, *Thamnium*, *Climacium*, *Sematophyllum*, *Ptilium*, *Ctenidium*, *Hylocomium* spec., *Rhytidium*, etc.

Formation des espèces à partir des types ancestraux

Pour les muscinées aussi, il faut distinguer, avec DE VRIES, deux sortes de variations capables de modifier les caractères spécifiques d'un type:

1° la variabilité de ce type sous l'influence des conditions extérieures, qui est la cause de petites variations, passant graduellement de l'une à l'autre. Ces variations peuvent être héréditaires et donner lieu, par sélection naturelle, à la formation de races, de variétés, et de formes plus ou moins fixées de l'espèce, tandis que celles qui ne sont pas héréditaires, donnent lieu à la formation de biomorphoses, avec des formes intermédiaires pouvant faire retour au type lorsque les conditions écologiques s'y prêtent;

2° la mutabilité du type, cause de variations ordinairement plus étendues, brusques, sans formes intermédiaires, héréditaires, donnant lieu à la formation d'espèces nouvelles.[1]

Cette formation par mutation de types spécifiques nouveaux n'a pas encore été observée expérimentalement chez les muscinées; mais sa réalité ne peut être mise en doute.[2]

---

[1] La variation par mutation de DE VRIES rappelle les *quanta* de la physique moderne.

[2] COPPEY considère son *Syntrichia papillosissima* comme une mutation du *S. ruralis;* LOESKE (Zur Moosflora der Zillertaler Alpen, *Hedwigia XLIX*, p. 43)

La variation par mutation peut donner lieu à la formation de néoendémismes (HERZOG 1926); elle s'observe, par exemple, dans des stations qui ont été modifiées artificiellement: talus, fossés, etc.; ces mutations peuvent, le cas échéant, disparaître avec ces stations *(Bryum saxonicum)*. Beaucoup de *Bryum* arctiques, des Hautes-Alpes et ceux des sables maritimes, habitant des stations exposées à se modifier plus ou moins rapidement, présentent sans doute, selon HERZOG, le même caractère. On peut du reste considérer comme néoendémismes alpins les oréomorphoses mentionnées précédemment (p. 171).

La faculté de varier des différents types spécifiques est très différente; cette plasticité est une propriété de leur protoplasme.

Comme l'a remarqué R. CHODAT pour certaines phanérogames, il semble, pour les mousses aussi, que la variation de l'espèce, aussi bien par mutation que par sélection darwinienne, ne se fasse jamais que par degrés très rapprochés et peu accentués.

En outre de ces modes de variation spécifique, il faut admettre aussi, mais certainement comme très exceptionnel chez les mousses, la formation des types spécifiques nouveaux par hybridation. Il est cependant fort douteux que ces mousses hybrides se reproduisent.[1]

Comme exemples pouvant être cités à l'appui de la théorie de MORITZ WAGNER, concernant la formation de races locales d'un type spécifique par adaptation à des conditions spéciales, à la périphérie de son aire de dispersion, sous l'influence de nouveaux facteurs climatiques différents de ceux au centre de cette aire, lorsque celle-ci est très étendue, j'indiquerai les races du *Bryum Schleicheri (B. Wilczekii* Broth. des Andes p. ex.) et, en général, celles des espèces holoarctiques qui se retrouvent jusqu'en Fuègie, en Tasmanie, à la N^lle^-Zélande et dans l'Antarctique. Ces espèces qui ont migré du nord au sud le long des Cordillères, sont probablement des reliques d'une flore jadis très répandue (ENGLER, SOLMS-LAUBACH). Les races alpines des espèces arctiques du genre *Bryum* sont d'autres exemples de cette théorie.

Touchant la formation des espèces actuelles à partir des types ancestraux, on peut imaginer que les conditions climatiques et édaphiques ont été, dans certaines périodes géologiques antérieures, plus uniformes et plus constantes que dans d'autres périodes postérieures.

---

regarde comme des mutations les *Bryum luridum* Ruthe, *Catharinea longemitrata* Krieg., *Philonotis Osterwaldi* Warnst., *Pohlia marchica* Osterw. Il est probable qu'il faut attribuer la même qualité à bon nombre d'espèces modernes du genre *Bryum*, chez lequel la mutabilité paraît très développée.

[1] L'opinion de SANIO, qui attribuait la variabilité des *Drépanoclades* à une hybridation hypothétique, doit être regardée comme une curiosité historique.

Il est probable que cela a été le cas p. ex. durant la période tertiaire miocène pour l'Europe centrale. Les types ancestraux qui vivaient durant cette période, se sont trouvés plus tard, après la période glaciaire, en présence de conditions écologiques (climatiques, édaphiques et biotiques) beaucoup plus diverses. De cette diversité a dû résulter une différentiation de races, par adaptation graduelle et héréditaire à ces conditions variées, qui a pu aboutir à la formation de nouvelles espèces. Cette différentiation par adaptation aux conditions extérieures s'est produite d'une manière plus ou moins active et plus ou moins complète chez les types ancestraux, suivant leur aptitude et leur tendance à varier. La diversité des conditions extérieures a dû aller en augmentant aux époques pliocène et quaternaire, ce qui a pu donner lieu à la formation d'espèces et de races relativement jeunes à tendance à varier prononcée.

Il est à remarquer que, pendant les périodes de glaciation, les mousses qui ont pu persister dans nos montagnes dans des stations particulières (nunatakker, etc.), se sont trouvées, par le fait de leur isolement et de leur ségrégation prolongée, dans des conditions particulièrement favorables à la formation de races et d'espèces plus ou moins différentes de celles originales. Cette théorie de Moritz Wagner et de D. S. Jordan, de la formation des espèces par isolement et ségrégation expliquerait, p. ex., la formation des nombreuses espèces alpines du genre très polymorphe *Bryum*. Il en est de même pour certaines espèces propres à la zone alpine, telles que, p. ex. *Barbula poenina, Desmatodon spelaeus, D. Wilczekii, Syntrichia gelida, Amblystegiella ursorum*, etc.

Loeske a insisté à plusieurs reprises sur ce fait que les types de mousses dont le sporophyte ou le gamétophyte présentent des formes réduites, ne doivent pas être, en général, considérés comme des types ancestraux ou plus anciens que ceux à formes plus développées, car ces types réduits peuvent fort bien être regardés comme regressifs. C'est ainsi que les types cleistocarpes peuvent être considérés comme regressifs à partir des stégocarpes. On peut être porté de même à considérer les espèces et races (du genre *Bryum* p. ex.) chez lesquelles l'inflorescence est synoïque, comme plus anciennes que les dioïques; mais ces races peuvent fort bien s'être formées par voie de régression à partir des races monoïques.

Les espèces constamment ou habituellement stériles doivent être moins variables que celles toujours ou habituellement fertiles, puisque, selon Weissmann, les qualités acquises ne sont transmissibles par voie héréditaire que lorsqu'elles intéressent l'appareil blastogène (de reproduction sexuée), celles qui n'intéressent que l'appareil somatique de la plante n'étant pas héréditaires. D'autre part, les genres monotypes sont exclus de toute variation héréditaire et doivent par conséquent être moins variables que les polytypes. Cela se vérifie fort bien pour les muscinées, chez lesquelles les espèces de genres monotypes sont, dans la règle, stéréotypiques (*Rhodobryum, Ptilium, Catoscopium, Amblyodon, Paludella*, etc.).