

L'INFLUENCE DES VARIATIONS CLIMATIQUES ANCIENNES SUR L'EVOLUTION DES FLORES ET DES FAUNES :

les lignées boréo – alpines

Alain AUBERT, *docteur es Sciences*

IL ETAIT UNE FOIS ...

Par un beau jour de l'automne 1956, mon regretté maître Albert François de Lapparent, professeur à l'Institut Catholique de Paris, commença son cours inaugural en évoquant de façon imagée l'histoire lointaine de la région parisienne :

« Voyez-vous, mes amis », dit le célèbre géologue « à deux pas d'ici, sur l'emplacement de l'actuelle rue de Vaugirard, des îles, peuplées de Palmiers et de Lauriers-roses émergeaient des flots bleus d'une mer chaude et limpide. Des Crocodiles et des sortes de Tapirs nageaient dans ces eaux. Cela, je le sais, parce que je suis géologue ; le géologue reconstitue, à l'aide de documents conservés dans le sol, l'histoire et le visage passé de la Terre ! ».

Cette évocation du Parisis du début de l'Ere Tertiaire soulignait, de façon à la fois enthousiaste et convaincante, l'ampleur des variations d'ordre géographique, climatique et écologique qui avaient affecté depuis plusieurs dizaines de millions d'années la contrée devenue plus tard l'Ile-de-France. Elle nous incitait, nous, les étudiants, à réfléchir sur le déterminisme des changements considérables qui s'étaient déroulés, en ces lieux, depuis un très lointain passé.

D'une manière générale, la composition de la flore et de la faune a changé, en un même lieu, au cours du temps : des espèces adaptées au climat chaud ont, par exemple, précédé des espèces adaptées au climat tempéré ou froid. Nous en rencontrerons de nombreux exemples.

Comment expliquer ces changements ? Plusieurs causes se montrent à l'origine de ces renouvellements :

L'évolution, dirigée et contrôlée tout à la fois par des facteurs de nature endogène et exogène, a créé, à partir d'un prototype originel, les grands embranchements d'êtres vivants.

Elle a diversifié, au cours du temps, les différentes lignées évolutives et les innombrables espèces. De plus, les connexions existant entre les différentes terres émergées, ou entre les différentes mers, ont changé de façon considérable au cours des temps géologiques. Une géographie changeante, sans cesse modelée par les déplacements des rivages océaniques ou épicontinentaux, a certainement joué un rôle déterminant dans la constitution des flores et des faunes des différentes régions du globe. La surrection des chaînes de montagnes, les avancées ou les reculs des mers, le tracé capricieux des cours d'eau, les extensions et les régressions des langues glaciaires... ont, tour à tour, empêché ou facilité la dispersion des végétaux et des animaux. Bien souvent, au cours de la très longue histoire des êtres vivants, l'isolement géographique, causé par la présence de barrières naturelles, a conduit à l'isolement génétique des populations végétales ou animales : des races, des sous-espèces, sont, avec le temps, devenues de véritables espèces et la physionomie des flores et des faunes locales s'en est trouvée modifiée.

Les facteurs d'ordre climatique, enfin, se sont montrés particulièrement significatifs dans la réalisation des paysages biologiques aux différentes époques géologiques. Dans de nombreux cas, on a pu mettre en évidence l'existence d'une incontestable corrélation entre les conditions climatiques qui ont régné en un lieu donné, à une époque déterminée, et la composition spécifique de la flore ou de la faune correspondante. Les changements de climat ont influencé la nature du couvert végétal et, par voie de conséquence, celle du peuplement animal. Ils ont provoqué, à l'échelle des temps géologiques, des migrations des faunes d'Invertébrés et de Vertébrés. Si le rôle des variations climatiques de longue durée dans la genèse des écosystèmes et des biocénoses n'est nullement exclusif, il n'en demeure pas moins déterminant.

Il ne saurait être question, en ces quelques pages, d'analyser, même de façon succincte, l'ensemble complexe de ces phénomènes dont le déterminisme a été -et est encore- fort discuté. Il nous suffira, cette fois, pour illustrer notre propos, de nous attarder un moment sur le curieux destin des espèces vivantes dites « boréo-alpines » ou « arctico-alpines ». Nous commencerons notre exposé par un petit rappel de l'histoire géologique des glaciations quaternaires. Nous envisagerons ensuite les effets de l'alternance des périodes chaudes, tempérées ou froides, sur le peuplement des aires continentales de l'hémisphère nord.

LES GLACIERS A L'OEUVRE

Vers la fin du 19^e siècle, si l'on en croit Stirton⁶⁶, on s'aperçut que les glaciers, en montagne ... et en plaine, avaient été beaucoup plus étendus dans le passé que de nos jours. Pour l'auteur cité, la glace a recouvert, à certaines époques, un tiers de la surface de la planète !

La présence de « blocs erratiques » loin de leur lieu d'origine amena les géologues à admettre la réalité d'un transport par les glaciers et les fleuves qui en étaient issus. (Brinkmann¹⁹). Bertin¹⁶, cite, à ce propos, des exemples éloquentes. On trouve à Lyon d'énormes rochers constitués de protogine. Ces blocs, qui ne sont « pas en place », n'ont pu venir que du Mont-Blanc ou de l'Oisans, puisque la protogine, variété de granite dont le mica noir a été transformé en chlorite, se rencontre à peu près uniquement dans ces massifs montagneux. A Zürich et à Lucerne on peut observer des gneiss venus du St Gothard, montagne dont les glaciers donnent naissance à l'Aar, ou Reuss, au Rhin, au Rhône et au Tessin... En Europe Centrale, dans les Riesengebirge -ou Monts des Géants- des rocs, de provenance scandinave, se retrouvent "perchés" à 580 m d'altitude (Gignoux³⁵). Signalons, enfin, qu'on peut observer dans la région de Berlin des syénites venues de Norvège et des calcaires dont les fossiles indiquent une origine suédoise (Bertin¹⁶).

Les blocs erratiques constituent donc une preuve irréfutable de l'ancienne extension des glaciers. Mais ce n'est pas la seule. Des amphithéâtres morainiques barrent des vallées loin de toute montagne actuellement couverte de glace. Dans les Vosges, par exemple, les trois lacs étagés de Gérardmer, Longemer et Retournemer, correspondent aux trois phases successives du retrait d'un glacier. En maints endroits, dans nos régions montagneuses, des argiles, mêlées de sable et de cailloux polis et striés, constituent les vestiges d'anciennes moraines de fond. On relève, enfin, dans les Alpes, le Massif Central, les Vosges ou les Pyrénées, de nombreuses vallées dont le profil transversal en U trahit l'origine glaciaire (Bertin¹⁶).



Fig. 1a - Extension des glaciers pléistocènes en Europe - schéma général - d'après Jeannel 1942.

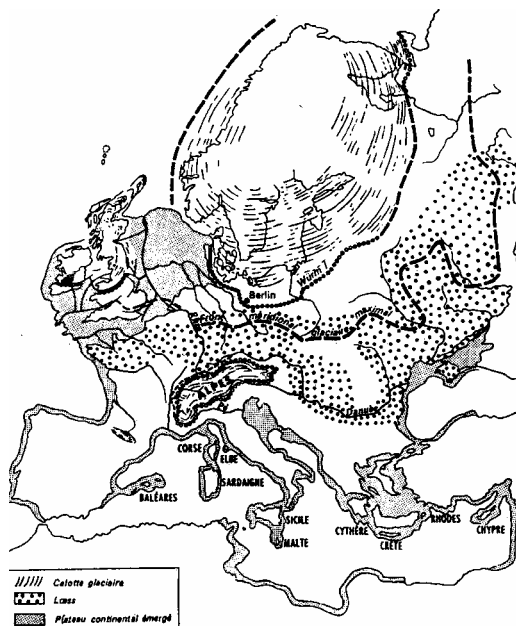


Fig. 1b - Extension des glaciers pléistocènes en Europe - l'Europe quaternaire : la calotte glaciaire, les loess, le plateau continental émergé - d'après Furon 1970

A mesure que les glaces s'étendaient sur la terre ferme, le niveau de la mer baissait. Il remontait, bien entendu, lors de la fonte partielle des glaciers, entre deux glaciations successives. Lors de ces « périodes interglaciaires », les surfaces prises par les glaces se rétrécissaient de façon considérable. Les nappes glaciaires pouvaient, par exemple, occuper une surface égale, ou peu s'en faut, à celle occupée aujourd'hui. Des fleuves puissants coulaient à travers les terres, arrachant, puis déposant plus loin, des débris rocheux abandonnés par les langues de glace (Clayton²¹). L'alternance des époques glaciaires et interglaciaires nous est parfaitement connue par la superposition des dépôts morainiques d'âges différents (Pinna⁵⁶).

L'immense glacier scandinave pléistocène a recouvert, au maximum de son extension vers le sud, l'Irlande, une grande partie de l'Angleterre, la Mer du Nord, les Pays-Bas, le nord de l'Allemagne, la Pologne, les Pays Baltes et la Russie. (Bertin¹⁶; Gerken³³; Gignoux³⁵; Kummel⁴⁸; Moret⁵³). Il s'est même étendu jusqu'aux Monts Oural (Bellair et Pomerol¹⁵). (fig. 1a et 1b). Des sondages profonds, effectués près de Berlin, ont montré que l'avancée

des glaciers n'a pas été continue (Moret⁵³). Des périodes glaciaires, au climat froid, nommées respectivement, de la plus ancienne à la plus récente, Elster, Saale, Vistule, ont alterné avec des périodes « interglaciaires », au climat plus doux (Bellair et Pomerol¹⁵ ; Moret⁵³). L'Elster, la Saale et la Vistule sont des cours d'eau du nord de l'Europe.

Un vaste dôme glaciaire a recouvert au Pléistocène l'ensemble des massifs alpins (Fischesser³⁰ ; Kummel⁴⁸ ; Lippert⁵¹). Seuls émergeaient, à certaines époques, quelques sommets balayés par le vent et des parois rocheuses trop raides pour pouvoir retenir la neige (Fischesser³⁰). L'extension considérable de l'immense dôme glaciaire alpin s'explique, selon Brinkmann¹⁹, de la façon suivante : les glaciers de vallée, passant par les cols et les crêtes peu élevées, se sont réunis en une vaste nappe de glace quasi-continue. Ils émirent des prolongements, véritables langues glaciaires, dans les régions situées plus au nord. Brinkmann évalue à 20 m l'épaisseur des sédiments glaciaires déposés au nord de la chaîne alpine par les glaciers de montagne qui avaient atteint les collines et les plaines. Pour le sud des Alpes, dans la plaine du Pô, il indique le chiffre considérable de 3000 m !

A la suite des premières observations de Penck, publiées en 1905, et complétées ultérieurement par d'autres auteurs, les géologues distinguent actuellement dans l'histoire des glaciers alpins six périodes glaciaires successives : Biber, Donau, Günz, Mindel, Riss et Würm, séparées par des périodes inter-glaciaires (Bellair et Pomerol¹⁵ ; Pomerol⁵⁷). Donau est le Danube ; Biber, Günz, Mindel, Riss et Würm sont des affluents du Danube. Les deux périodes glaciaires les plus récentes, le Riss et le Würm, ont laissé des traces particulièrement bien identifiables (Fischesser³¹).

Au maximum de leur extension, les glaciers alpins recouvraient, outre les Alpes, le Jura, les plateaux suisse et bavarois. C'est dans ces régions que tous les courants glaciaires des grandes vallées se sont soudés en un seul et même glacier, comme cela se produit de nos jours en Alaska. Dans les Alpes méridionales et sur le versant italien, les glaces sont demeurées dans les vallées et ne se sont pas soudées. (Moret⁵³).

Les glaciers pléistocènes ont recouvert l'Alaska, le Groenland, une partie du Canada et des Etats-Unis, l'Antarctique et une large surface dans la Cordillère des Andes. Les hautes montagnes de la Nouvelle Zélande, de la Tasmanie, de l'Afrique orientale, portèrent des glaciers étendus (Kummel⁴⁸). En Ecosse et en Scandinavie, l'écoulement de la glace vers la mer a creusé de profondes vallées (Solheim et Webster⁶⁴) et le célèbre « *Lake District* », dans le Nord de l'Angleterre montre à l'évidence les traces d'une ancienne érosion glaciaire (Webster⁷⁰). Les glaciers se sont retirés des Iles Britanniques, il y a 10 000 ans (Webster⁷¹).

Différentes hypothèses ont été émises au sujet de la cause des glaciations. Selon l'astronome et mathématicien serbe Milankovich des variations cycliques des caractères de l'orbite terrestre ont provoqué, au cours des temps géologiques, des modifications climatiques. D'autres facteurs, de nature terrestre ou extra-terrestre, ont dû, également, ajouter leurs effets (Zryd⁷²).

Pour Brinkmann¹⁹, les grandes glaciations quaternaires, séparées par des inter-glaciaires, se sont produites entre 1,8 million d'années et environ 10 000 ans avant le présent. Leur cessation -peut-être provisoire- correspond pratiquement à la limite Pléistocène - Holocène. Pour Lippert⁵¹, le climat de l'Europe alpine a commencé il y a 20 000 ans à devenir plus clément. Il y a de cela 10 000 ans l'énorme calotte glaciaire était déjà fondue, ne laissant subsister que les glaciers de haute montagne.

Les grandes glaciations ont remanié les reliefs, modifié la topographie, créé des lacs et changé le tracé des cours d'eau. Elles ont imposé au monde vivant d'impérieuses contraintes et influencé très fortement la répartition géographique des espèces (Fischer²⁹). C'est ce dernier point que nous allons maintenant examiner.

LES AMATEURS DE FROID

L'examen attentif des cartes de répartition géographique des êtres vivants révèle un fait important : de nombreuses espèces, animales ou végétales, habitent exclusivement les régions les plus septentrionales -ou les plus froides- de la planète. La Salamandre de Sibérie, *Hynobius keyserlingii*, par exemple, se rencontre dans toute la moitié nord de l'Asie, au climat particulièrement rude. En Europe, elle peuple uniquement l'extrême nord de la Russie (Aubert^{5,7}). Cette localisation ne saurait, bien sûr, être l'effet du hasard. Les Grylloblattes, ou Notoptères (**fig. 2**), nous montrent une répartition géographique insolite (Aubert⁹). Elles habitent les hautes montagnes de l'Amérique du Nord et de l'Asie nord-orientale (Aubert¹¹). Au Canada et aux Etats-

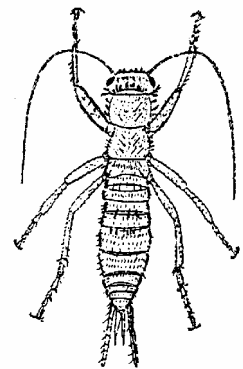


Fig.2 – Un insecte archaïque, la Grylloblatte à aspect de Campodée, *Grylloblatta campodeiformis*, vivant en altitude dans les Montagnes Rocheuses – d'après divers auteurs

Unis elles fréquentent régulièrement le voisinage des névés et des glaciers. Actives en été, elles se tiennent « au chaud » en hiver, sous un manteau de neige, au contact du substrat rocheux. Elles évitent ainsi les froids excessifs de -40°C, qui, certaines nuits, règnent à l'extérieur de leur gîte. Le thermomètre, à l'intérieur de ce dernier, accuse souvent 0°C, température clémente pour ces êtres cryophiles ! (Aubert^{6,12}). Gardées vivantes au laboratoire, les Grylloblattes conservent leur prédilection pour les températures voisines du point de congélation de l'eau. Elles recherchent le contact des morceaux de glace posés intentionnellement sur le fond du cristalliseur où on les garde captives. Elles marchent également dans les ruisselets qui proviennent de la fusion des glaçons. Ces comportements, observés au début du 20^{ème} siècle par l'entomologiste canadienne Norma Ford (Aubert^{8,12}), laissent présager l'existence de processus d'adaptation au froid survenus dans un passé géologique lointain. L'extrême lenteur du développement post-embryonnaire, qui peut s'étaler sur plusieurs années, parle dans le même sens (Aubert⁹).

Le Renne, *Rangifer tarandus*, connu au Canada sous le nom de Caribou, habite exclusivement aujourd'hui le grand nord eurasiatique et américain. Mais à l'époque würmienne on pouvait le rencontrer dans la quasi-totalité de l'Europe, de la Scandinavie au nord de l'Espagne, à l'Italie et à la Bulgarie. La carte établie par Groult de Beaufort³⁹ à ce sujet est tout à fait significative : l'aire de distribution du Renne a considérablement régressé et cette régression est consécutive au dernier retrait glaciaire. La Marmotte, répandue au Würm des Pyrénées à l'Europe centrale et orientale, est un Rongeur adapté au froid. Actuellement, elle ne subsiste plus qu'en haute montagne (Groult de Beaufort³⁹). On peut donc penser, en toute rigueur, que sa localisation géographique actuelle est due au réchauffement progressif du climat, qui a suivi la dernière glaciation.

Les végétaux, tout comme les animaux, révèlent également au naturaliste des faits singuliers qui ne peuvent s'expliquer en dehors d'une référence à l'histoire passée des glaciations. Comme le fait si justement remarquer J. H. Fabre²⁷, qui entreprit plus de vingt fois l'ascension du Mont Ventoux, « une demi-journée de déplacement suivant la verticale fait passer sous le regard la succession des principaux types végétaux que l'on rencontrerait en un long voyage du sud au nord, suivant le même méridien ». En d'autres termes, une progression en altitude équivaut à une progression en latitude. Au pied du mont s'épanouissent « les fleurs écarlates du Grenadier, ami du ciel africain », vers le sommet fleurissent la Saxifrage à feuilles opposées, hôte des solitudes glacées du Spitzberg et le Pavot arctique, à large corolle jaune, habitant régulier du Groenland et du Cap Nord !

Ces quelques exemples nous montrent que, dans l'hémisphère nord, la distribution géographique des espèces vivantes a été conditionnée, il y a de cela plusieurs millénaires, par des changements climatiques considérables. Hynobies, Grylloblattes, Rennes, Saxifrages à feuilles opposées ou Pavots arctiques, témoignent, tous, de perturbations climatiques de vaste ampleur. Tâchons, maintenant, d'étudier, de façon systématique, ces actions déterminantes exercées par les glaciations quaternaires sur les phénomènes biogéographiques.

Lors de l'avancée des glaciers scandinaves vers le sud, et des glaciers des Alpes vers les plaines, de nombreuses espèces ont été exterminées, éliminées par le froid ou écrasées par les glaces (Fischesser³⁰). C'est ainsi qu'ont disparu beaucoup de végétaux et d'animaux thermophiles (Fischesser³¹). Certaines espèces se sont habituées au froid qui sévissait en bordure des glaciers, dans les steppes et les toundras péri-glaciaires. On en connaît qui, adaptées aux nouvelles conditions climatiques, ont pu, de ce fait, conserver leur habitat originel. Il faut encore mentionner le cas des espèces qui ont fui les vagues de froid en migrant vers le sud (Danesch²³).

Lorsque les glaciers, lors d'une période de réchauffement, régressaient vers le nord ou se confinaient aux parties les plus hautes des montagnes, nombre d'espèces cryophiles étaient exterminées. D'autres suivaient le retrait des glaces vers le nord ou montaient en altitude pour trouver un climat plus froid, ou tout au moins plus frais (Jeannel⁴⁶; Sedlag⁶²; Toschi et Lanza⁶⁷). Le Renne remonta vers le nord, de nombreuses plantes s'établirent dans les tourbières de plaine ou en montagne (Fischesser³⁰). Certaines espèces, tant animales que végétales, s'étaient, on s'en souvient, réfugiées dans les contrées méridionales au moment des avancées glaciaires. Lors des phases de réchauffement elles ont regagné des latitudes plus élevées, sans rechercher, bien entendu, les régions au climat froid. C'est plutôt dans les lieux bien abrités, à climat tempéré, ou localement chaud, qu'on trouve ces formes migrantes venues du sud. (Gerken^{33,34}).

LES INSECTES DU NORD ET DU FROID

Le Borée (**fig. 3**) (de *Boreas*, dieu du vent du nord et du froid), minuscule Insecte à ailes régressées, appartenant à l'ordre des Mécoptères, habite les régions septentrionales de l'Europe et les hautes montagnes. Il occupait autrefois une aire beaucoup plus vaste. Mais le réchauffement consécutif à la cessation des grandes glaciations quaternaires a déterminé sa localisation actuelle restreinte. En fait, le Borée subsiste là où les conditions écologiques locales satisfont son *preferendum* thermique, qui se situe aux environs de 0°C. On peut

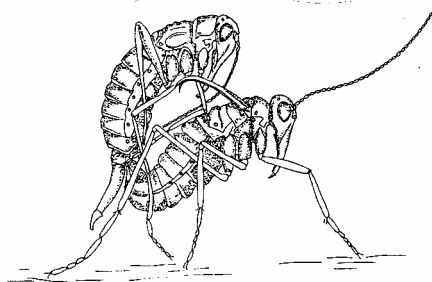


Fig. 3 – Un couple de Boréas, *Boreus hyemalis*. Les Boréas habitent les régions froides et les hautes montagnes de l'hémisphère nord. – d'après Aubert, 1993.

vraiment le considérer comme un vestige d'une ancienne faune cryophile et nivicole (Aubert^{3,4,10} ; Aubert et Marabout¹³).

Parmi les Coléoptères, un Dytique lacustre des Pyrénées, *Agabus solieri*, grand, noir et luisant, se retrouve au Groenland (Bertrand¹⁷). Le Dytique lapon, *Dytiscus laponicus*, inféodé aux eaux froides, est largement répandu dans le nord de l'Europe. On le retrouve dans les lacs des Alpes, à des altitudes pouvant dépasser 2000 m (Groult de Beaufort et Lhonore⁴⁰). Paulian⁵⁵ note que la distribution géographique de diverses espèces de Coléoptères a été fortement influencée par l'alternance des périodes glaciaires et interglaciaires. D'une manière générale, de nombreux Insectes ont suivi les neiges et les glaces lors de leur retrait et se sont maintenus

à leur contact. Ils ont prospéré là, adaptés aux sévères exigences du milieu. Une Perle, *Arcynopteryx* fréquente les sources de l'Ariège, près de la frontière d'Andorre. On peut rencontrer sa larve dans l'étang de Puig Péric, dans le massif du Carlite. Les entomologistes tiennent *Arcynopteryx* pour une relictte glaciaire, typiquement boréo-alpine (Bertrand¹⁷). Une Phrygane, *Acrophylax zerberus*, apparaît au moment de la fonte des neiges et s'accouple, après l'éclosion, sur les rares points d'eau libre du lac Creguena, situé à 2690 m, sous le pic occidental de la Maladetta. Ce lac, remarquons-le, est encore presque entièrement recouvert par la glace en été ! Tous ces Insectes, adaptés aux conditions météorologiques rigoureuses qui règnent en haute montagne, témoignent d'une antique adaptation au froid corrélative de l'extension passée des glaciers pyrénéens (Bertrand¹⁷). Les plus hautes parties des Alpes et des Pyrénées constituent, pour bien des rescapés du réchauffement post-glaciaire, des îlots « arctiques » en zone tempérée (Bille¹⁸).

DES PAPILLONS PEU FRILEUX

Klots⁴⁷, rappelle, à propos des Lépidoptères, que les populations alpines sont de proches cousines des populations arctiques. Elles sont, nous dit l'entomologiste américain, « des témoins de l'ancienne progression vers le sud de ces dernières. Un des cas les plus typiques, à cet égard, est certes celui du Solitaire, *Colias palaeno* et des espèces affines (fig. 4). *Colias palaeno* est un beau Papillon jaune soufre, agrémenté de noir, qui fait partie, comme le Papillon blanc du Chou, de la famille des Piéridés (Higgins et Riley⁴²). Rougeot⁶⁰ le considère comme un élément boréo-alpin typique. Pour Jeannel^{44,46}, le Solitaire est répandu dans toute l'Europe du Nord, jusqu'au cercle polaire, et on le retrouve sur toutes les hautes montagnes de l'Europe et de l'Asie. Pour Jeannel, lors du retrait de la calotte glaciaire, à la fin du Pléistocène, les espèces végétales et animales adaptées au froid, et occupant les plaines de l'Europe moyenne, ont subi une double migration qui a scindé en deux parties distinctes leur aire de répartition : certains individus ont suivi la régression des glaces en direction du nord, d'autres, au contraire, se sont élevés jusque sur les hautes chaînes montagneuses méridionales, comme les Alpes ou les Pyrénées. *Colias palaeno* serait, pour Jeannel, une de ces espèces. Les faits, d'après certains auteurs plus récents que

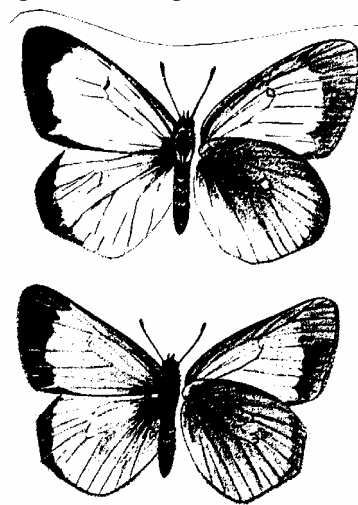


Fig. 4a - Papillon *Colias palaeno* - portrait de l'animal : mâle en haut, femelle en bas. – d'après Higgins et Riley, 1971.

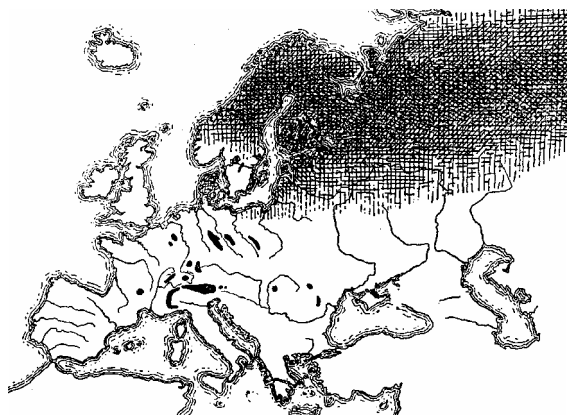


Fig. 4b - Distribution boréo-alpine du Papillon *Colias palaeno*. - Carte de distribution – d'après Jeannel, 1942.

Jeannel, sont peut-être un peu plus complexes. Pour Higgins et Riley⁴², par exemple, le Solitaire typique, *Colias palaeno*, habite la Scandinavie et la Finlande, principalement à basse altitude. Sa variété *Colias palaeno europome* se rencontre dans les tourbières froides de l'Europe du Nord, des Ardennes, des Vosges et de la Forêt-Noire. On le trouve dans le Jura franco-suisse et sur le Plateau de Bavière (Higgins et Riley⁴² ; Rougeot⁶⁰). Selon les auteurs cités, le Solitaire n'existerait ni dans le Massif Central, ni dans les Pyrénées. Ce serait une autre variété, *europomene*, très proche de *europome*, que l'on trouverait, en haute altitude, cette fois, entre 1600 et 2500 m au moins dans les Alpes (Higgins et Riley⁴²). Quoiqu'il en

soit, une souche originelle a donné naissance à plusieurs espèces ou variétés. La différenciation et la localisation de ces formes obéissent pour l'essentiel au schéma proposé par Jeannel. Il est particulièrement intéressant de noter avec Jeannel⁴⁴ que la répartition géographique du Lièvre variable, *Lepus timidus*, est tout à fait comparable à celle du Solitaire. Il en est de même de la distribution du Carabique *Cymindis vaporariorum*. (Jeannel⁴⁶) (fig. 5).

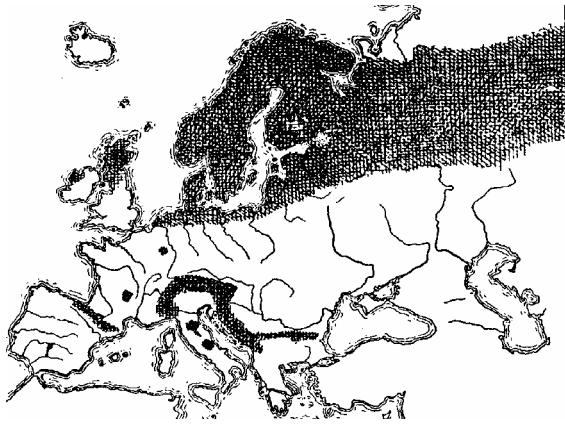


Fig. 5 - Distribution boréo-alpine du Coléoptère Lébiidé *Cymindis vaporariorum*. L'Insecte habite les montagnes et le nord de l'Europe. - d'après Jeannel, 1960.

les pentes du Gran Sasso dans les Abruzzes (Argano²). Le genre *Parnassius*, qui comprend plusieurs espèces, est sans doute originaire de l'Himalaya ou d'autres chaînes montagneuses de l'Asie centrale. Venus d'Asie, les *Parnassius* ont émigré lors des glaciations jusqu'en Europe occidentale et en Amérique du Nord. Il y a environ 10 000 ans, l'adoucissement du climat a forcé ces Insectes amis du froid à se réfugier en montagne où ils trouvent leurs plantes nourricières. Les œufs et les chenilles hibernent longuement sous la neige. Les chenilles âgées dévorent les feuillages des plantes succulentes : Joubarbes, Orpins, Saxifrages. On trouve dans les Alpes, et uniquement dans les Alpes, un autre Lépidoptère, le Satyre des glaciers, *Oeneis glacialis*. Le papillon vole rarement au-dessous de 1700 m. De tous les Lépidoptères, c'est celui qui se reproduit à la plus grande altitude, jusqu'aux environs de 2500 m, au-dessus de la limite des arbres. La chenille, qui se nourrit de Fétuque, *Festuca ovina*, a besoin de trois ans pour effectuer sa croissance. Un mode de vie aussi exceptionnel traduit à l'évidence l'existence d'une ancienne influence glaciaire. Le *Lycaena helle*, joli Papillon des tourbières, se rencontre entre 800 et 1000 m dans le Massif Central, le Jura, les Préalpes et en dessous de 500 m dans le Massif Schisteux Rhénan et les Ardennes. Robert⁵⁹ le considère comme un témoin des âges glaciaires.

Un magnifique Papillon aux ailes jaune pâle ornées de taches noires et d'ocelles rouges cerclés de noir, le *Parnassius apollo*, fréquente les lieux secs et arides des régions montagneuses, de la Scandinavie à la Sicile et au sud de l'Espagne. On le trouve habituellement entre 600 et 2500 m dans le sud de l'Europe, à plus basse altitude dans le nord. Il vole en plein soleil, recherchant les fleurs des Centaurées, des Scabieuses et des Chardons. La Chenille broute les Orpins et les Saxifrages (Higgins et Riley⁴²). L'adulte et la chenille, tous les deux fortement héliophiles, ne craignent pas les basses températures des altitudes élevées. Ils s'activent au soleil, même par temps froid. Les entomologistes pensent que l'Apollon a connu son

maximum d'extension à la fin de la dernière époque glaciaire, lorsque régnait un climat sec, froid et ensoleillé (Descimon, Groult de Beaufort, Lhonoré²⁶). Le papillon Apollo, présent dans toute la péninsule italienne, vole sur

DES GROTTES GLACÉES AUX NÉVÉS

Comme le remarque Jeannel^{43,45}, les glaciations successives ont exercé une influence très nette sur le peuplement des grottes. Une faune cavernicole, probablement florissante, vivait dans les Alpes et le Jura à la fin de l'Ere Tertiaire. Elle a été en grande partie décimée par les invasions glaciaires en Autriche, en Bavière, en Suisse et dans le Jura français, réduite dans de moindres proportions dans les Alpes franco-italiennes.

Certaines espèces de Coléoptères autrefois nivicoles se sont adaptées à la vie dans les cavités souterraines au voisinage des glaciers. Le célèbre *Iserius xambeui*, de la famille des Catopidés, habite dans les Préalpes calcaires du Dauphiné, près du Massif de la Grande Chartreuse, une série de trois grottes superposées, étagées sur près de 600 m d'altitude. Les températures respectives de ces grottes sont, de celle du bas à celle du haut, de + 6°C, + 2,5°C, + 1°C, moins de 0°C en hiver. La partie supérieure s'ouvre à 1697m par le « trou du Glaz », c'est-à-dire le trou du glacier. *Iserius*, qui ne craint pas le froid, se rencontre à tous les étages de ce curieux ensemble de cavités. Un Catopidé « géant », le *Speoplanes giganteus*, a élu domicile dans une glacière souterraine en Croatie. D'autres Coléoptères, les *Arctaphaenops*, vivent dans des grottes occupées par des glaciers souterrains dans les Alpes du Dachstein, en Haute Autriche. Dans les Pyrénées, les ancêtres des *Aphaenops* fréquentaient au Quaternaire les régions couvertes de neige et de glace. Ce fait rend compte de leur localisation actuelle dans les grottes de la partie centrale du versant nord des Pyrénées, plus froid que le versant sud (Jeannel^{43,45}).

D'autres Insectes, également, prouvent, tant par leur répartition géographique que par leurs exigences écologiques, l'existence d'une très vieille adaptation au froid. Le Criquet sibérien *Aeropus sibiricus* habite la Finlande, la Russie septentrionale, la Sibérie, mais aussi le Jura et les Alpes à partir de 1000 m, les Pyrénées à partir de 1800 m (fig. 6). Il exige une température moyenne de juillet ne dépassant pas 14°C ! Le Criquet sibérien est une espèce boréo-alpine typique, venue dans nos montagnes lors des grandes glaciations

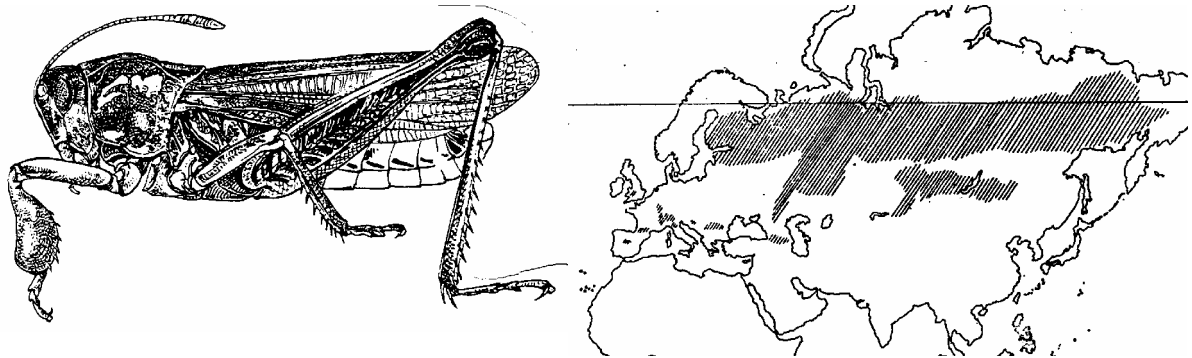


Fig. 6 – Répartition boréo-alpine typique d'un Acridien, le Criquet sibérien, *Aeropus sibiricus*. Ce Criquet se rencontre en altitude et dans le nord de l'Eurasie (à l'exception toutefois de la Suède, de la Norvège, de la Nouvelle Zemble et de la plus grande partie de l'extrême nord sibérien) - d'après Chopard, 1938.

quaternaires (Chopard²⁰). Le Collembole *Isotoma saltans*, appelé familièrement «Puce des glaciers», habite les glaciers et les névés jusqu'à des altitudes de 2800 à 3800m. Son *thermopreferendum* se situe aux environs de 0°C, plus précisément entre - 4 et + 5°C. *Isotoma saltans* se nourrit de poussières, de détritiques divers et de pollen de Conifères que le vent, en grande quantité, transporte sur les glaciers. Cryophiles invétérés, les Isotomes ne quittent la neige et la glace que pour aller pondre dans les moraines ! (Fischesser³⁰). *Chionea*, qui porte le nom de la divinité grecque de la neige, est un étrange Diptère apparenté aux Tipules. Il est toutefois totalement dépourvu d'ailes. Muni de pattes longues et grêles, il court et saute sur la neige quand la température de son habitat montagnard dépasse tout juste -10°C ! (Linsenmaier⁵⁰). Toujours parmi les Diptères, plusieurs espèces de Chironomides, de la sous-famille des Diamésinés, vivent et se reproduisent dans les régions les plus froides de l'hémisphère boréal. On peut les rencontrer au Spitzberg, en Nouvelle-Zemble, au Groenland et en Islande. Cela ne saurait nous surprendre ... ces espèces fréquentent aussi les parties les plus élevées des Alpes, où leurs larves vivent dans les torrents aux eaux froides, ou tout au moins fraîches. Les larves du *Syndiamesa nivea* (fig. 7) ont été trouvées en été dans l'eau glacée d'un lac alpin, à 2000 m d'altitude (Séguy⁶³).

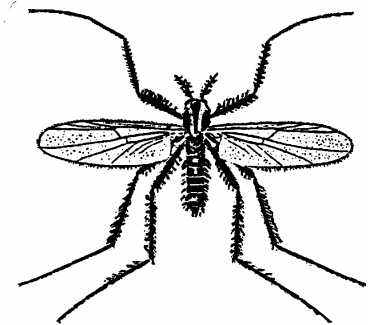


Fig. 7 – Un Diptère Chironomidé nivicole de haute montagne, le *Syndiamesa nivea*. Ce "Moustique" habite également les régions arctiques. – d'après Séguy, 1950.

DES SOURCES DE MONTAGNE AUX RIVAGES LACUSTRES ET MARINS

Parmi les Vers plats, la Planaire alpine, *Crenobia alpina* (fig. 8), apparaît de façon sporadique dans les sources des plaines et des collines, mais sa patrie d'origine est le domaine alpin. La forme boréale de cette Planaire a très probablement pris naissance en marge des glaciers würmiens. Suivant peu à peu le retrait de ces derniers, elle a migré vers le nord, laissant en place, dans les plaines et les collines, les colonies ci-dessus mentionnées (de Beauchamp¹⁴). Dans les Alpes,

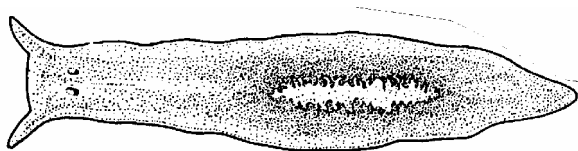


Fig. 8 - Un Ver plat à distribution géographique influencée par les glaciations : la Planaire des sources, ou Planaire alpine, *Crenobia alpina*. – d'après Hartwich, 1967.

les Crénobies typiques fréquentent les eaux claires, froides et rapides des sources et des torrents. (Hartwich⁴¹). Pour Odening⁵⁴, c'est l'augmentation de la température, à la suite du dernier âge glaciaire, qui a repoussé *Crenobia* dans le domaine des sources froides. Curieusement, les Crénobies alpines se multiplient principalement par voie sexuée, alors que celles des plaines se reproduisent, le plus souvent, par une simple division transversale du corps suivie d'une régénération des parties manquantes. (de Beauchamp¹⁴, Hartwich⁴¹).

Diverses espèces de Mammifères montrent une répartition boréo-alpine typique, par exemple le Lièvre variable, *Lepus timidus*, déjà cité, dont le pelage, brun en été, devient blanc à l'approche de l'hiver, à la suite d'une mue automnale. A l'issue de la saison froide, une mue printanière fait de nouveau apparaître le pelage brun. *Lepus timidus* habite les Alpes et le nord de l'Europe...

Tout comme certains Criquets (Chopard²⁰), le Bouquetin, *Capra ibex*, et le Chamois, *Rupicapra rupicapra*, seraient venus de l'est dans nos montagnes pendant les périodes glaciaires (Frison-Roche³²). Le cas des Ours est particulièrement intéressant. L'Ours des cavernes, *Ursus spelaeus*, a disparu à la fin du dernier âge glaciaire. On spéculé encore sur les causes de son extinction : changements climatiques, concurrence de l'Ours brun, extermination par l'Homme ? L'Ours blanc, *Ursus maritimus*, dériverait selon Starck⁶⁵, de populations d'Ours bruns, *Ursus arctos*, qui se seraient sédentarisées, dans un passé relativement récent, sur les rivages glacés de l'Océan Arctique. L'adoption du biotope arctique a obligé la souche ursine originelle à un changement de régime. Ne trouvant pas dans leur nouvel habitat des éléments végétaux en quantité suffisante, les ancêtres omnivores des Ours blancs ont opté pour une alimentation carnivore, exerçant leurs activités prédatrices principalement au détriment des Phoques. Comme on peut le constater en comparant les caractères dentaires respectifs des Ours bruns et des Ours blancs, le changement de régime s'est accompagné d'une modification de la morphologie des prémolaires et des molaires. Dans le cas des Ursidés, des facteurs d'ordre climatique, jouant sur un patrimoine génétique commun, ont orienté un phénomène de différenciation spécifique.

Nous avons vu plus haut que les glaciers pouvaient, dans une large mesure, remodeler la topographie d'une région. La modification de la configuration géographique locale exerce souvent, à son tour, des actions déterminantes sur la composition de la faune. L'histoire du Phoque de Saimaa, *Phoca hispida saimensis*, illustre bien ce processus. Le lac Saimaa, situé dans le sud-est de la Finlande, communiquait autrefois avec la mer. A la suite de remaniements d'ordre topographique causés par les mouvements des langues glaciaires, la communication entre le lac et la mer a été interrompue et les descendants des Phoques marbrés, d'origine marine, piégés dans le lac, y vivent maintenant depuis près de 9000 ans. Ils constituent une sous-espèce locale connue sous le nom de *Phoca hispida saimensis*. Autrefois chassée, actuellement protégée, cette population de Phoques lacustres comptait en 1991 environ 160 individus. (Ulfvens⁶⁹). On peut, dans une certaine mesure, rapprocher le cas de ces Phoques de celui du Crustacé, *Mysis relicta*. Ce Mysidacé long de 25 mm au maximum, vit dans les lacs froids de l'Europe du Nord, de l'Amérique du Nord et aussi en Mer Baltique. Il se reproduit en

hiver. On pense qu'il dérive de l'espèce marine *Mysis oculata* et qu'il s'est retrouvé isolé dans les eaux froides des lacs de l'hémisphère nord à la suite des glaciations quaternaires.

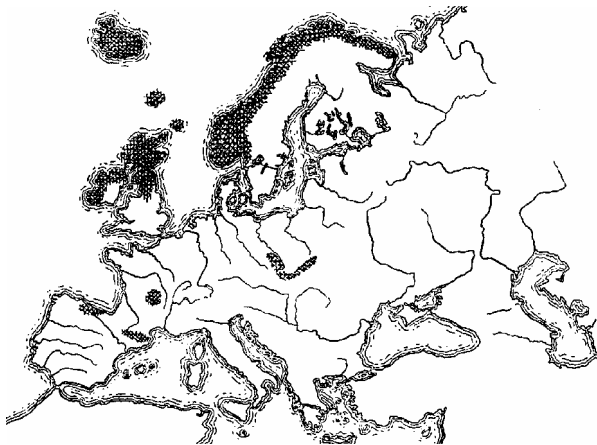


Fig. 9 –Géonémie du Charançon arctique *Otiorynchus arcticus*. Ce Coléoptère, dont la distribution relève de causes anciennes, habite le nord de l'Europe et les massifs montagneux antérieurs à l'Oligocène. – d'après Jeannel, 1960.

Si l'on se réfère à Jeannel⁴⁶, il importe de distinguer deux types bien différents parmi les espèces vivantes présentant un mode de distribution boréo-alpin. Les différents cas examinés jusqu'ici ont concerné les espèces dont la répartition géographique avait été conditionnée par les glaciations quaternaires. Il existe toutefois des lignées évolutives dont la géonémie s'explique tout autrement : le Charançon *Otiorynchus arcticus*, par exemple, occupe la Norvège, l'Ecosse et l'ouest de l'Irlande. On le rencontre également dans les Pyrénées, le Massif Central et la Tatra, mais pas dans les Alpes (**fig. 9**). Il habite donc des massifs montagneux dont la formation est antérieure à l'Oligocène. On est donc en droit de penser qu'il n'a jamais atteint la chaîne alpine.

DES FIGUIERS EN ILE DE FRANCE, DES RAISINS D'OURS EN LORRAINE

Au Quaternaire, lors des périodes froides, les parties de l'hémisphère nord qui n'étaient pas atteintes par les glaciers se couvraient de forêts du type nordique et de toundras. Pendant les périodes interglaciaires, en revanche, des régions aujourd'hui tempérées se vetaient d'une végétation subtropicale (Pinna⁵⁶).

Pour Lieutaghi⁴⁹, les variations climatiques de l'Ere Quaternaire expliquent en grande partie la distribution des espèces végétales en France. A l'interglaciaire, Mindel-Riss, il y a de cela plus de 200 000 ans, l'Arbre de Judée, le Figuier, le Laurier des Canaries prospéraient en Ile-de-France. Mais au Riss, en Lorraine, l'Aulne vert, le Raisin d'Ours, *Arctostaphylos uva-ursi* et diverses Cypéracées montagnardes composaient un paysage végétal tout à fait semblable à celui qu'on peut découvrir de nos jours dans le nord de la Suède ou de la Russie... ou vers 2 000 m dans les Alpes. Pour Fehlmann²⁸, l'arrivée des glaciations fit reculer de nombreuses espèces végétales vers le sud, l'arrivée des interglaciaires produisant le mouvement inverse. Les régions méridionales de l'Europe ont été peu ou pas affectées par les glaciations, elles ont conservé de ce fait, une flore d'une grande richesse (Groult de Beaufort³⁸ ; Profirov, Marinkovic et Flogaitis⁵⁸). Gilliéron et Martin³⁶ ont étudié les changements survenus dans la couverture végétale du Jura. Il y a 15 000 ans, sous un climat extrêmement rigoureux, le Jura ne portait aucune forêt ; mais 5000 ans plus tard, sous un climat plus tempéré, apparurent les Pins, puis les Bouleaux, les Noisetiers, les Chênes et les Ormes. Signalons enfin que, selon Turek, Marek et Benès⁶⁸, le Charme, répandu au Tertiaire dans toute l'Europe, fut affecté par les différentes avancées glaciaires. Son aire de répartition subit, en conséquence, une importante parcellisation. Dans les Pyrénées, le réchauffement climatique a été plus rapide que dans le Jura et les Alpes. Il a permis l'installation progressive des Hêtres, des Sapins et des Pins sur les pentes. (Dendaletche²⁴). Comme le montrent les analyses polliniques, la toundra a fait place à la forêt. (Dendaletche²⁵).

D'une manière générale on assiste, tout au long de l'histoire de la planète, à un renouvellement lent, mais continu des flores et des faunes. (Abrard¹ ; Bellair et Pomerol¹⁵ ; Colbert²² ; Groult de Beaufort³⁷). Pour les périodes les plus récentes les alluvions laissées par les cours d'eau nous livrent des renseignements précieux : des Hippopotames ont vécu en Allemagne à certains moments du Quaternaire (Rutte⁶¹) et des Mammouths ont parcouru la vallée de la Seine, au pied du Plateau du Vexin français, pendant les périodes les plus froides du Pléistocène (Moigne⁵²).

Ainsi s'affirme, depuis des milliers, et même des millions d'années, une modification graduelle du paysage biologique. Facteurs endogènes et causes extérieures aux organismes ont contribué par leurs influences synergiques à diversifier, en un jeu subtil d'actions et de réactions, le grand arbre des vivants. La géologie, la paléontologie et la paléobiogéographie nous montrent, sans équivoque possible, l'importance considérable prise par les changements climatiques dans la réalisation de ces phénomènes grandioses.

Bibliographie

1. Abrard (R.), 1950 – Géologie régionale du Bassin de Paris. Payot, Paris. : 217-218 ; 335-336.
2. Argano (R.), 1991 – Les hautes montagnes méridionales franco-italiennes. in Le grand livre de la nature en Europe. dir. P. Blandin. Bordas, Paris : 68-72.
3. Aubert (A), 1992/1993 – Le vent de l'hiver et l'Insecte du froid. *Ecole de la Loire*, Blois (59) : 38-40.
4. Aubert (A), 1993 – Le Borée, un vivant symbole. *Boréales*, Suresnes. (54-57) : 137-155.
5. Aubert (A), 1994 – Les Salamandres de Sibérie (1) : phylogénèse, biogéographie, élevage. *Boréales*, Suresnes. (58/61) : 145-162
6. Aubert (A), 1994 – Des Insectes surprenants : les Grylloblattes. *Nature au soleil*, Paris. (48, septembre) : 17-21.
7. Aubert (A), 1995 – Le comportement des Salamandres de Sibérie (2) : écologie et reproduction. *Boréales*, Suresnes. (62/65) : 183-197
8. Aubert (A), 1995 – L'écologie et le comportement des Grylloblattes. *Nature au soleil*, Paris. (49, février).

9. Aubert (A), 1995 – La sexualité et la reproduction des Grylloblattes. *Nature au soleil*, Paris. (50, mars).
10. Aubert (A), 1995 – Un curieux Insecte hivernal : le Borée. *Bull. ann. Comité météo. M- et- L*, Angers. (45) : 41-46 : 42.
11. Aubert (A), 1996 – Des Insectes archaïques amis du froid : les Notoptères (1^{ère} partie). *Boréales*, Suresnes. (65/69) : 263-284 : 281-282.
12. Aubert (A), 1997 – Sur la neige et la glace...les Notoptères. *Bull. ann. Comité météo. M- et- L*, Angers. (47) : 25-27 : 26.
13. Aubert (A), Marabout (G.), 1993 – Le Borée : un Insecte peu frileux. *Nature au soleil*, Paris.
14. Beauchamp (P. de), 1961 – Classe des Turbellariés. in P.P. Grassé, *Traité de Zoologie*. Masson, Paris, IV (I) : 35-212 : 95-104
15. Bellair (P), Pomerol (Ch.), 1982 – Eléments de géologie. Armand Colin, Paris : 444-450.
16. Bertin (L.), 1939 – Géologie et paléontologie. Larousse, Paris : 455-468.
17. Bertrand (H.), sans date – Les Insectes aquatiques en montagne. in *Notre terre*. Faunus, Bâle : 185-196.
18. Bille (R.P.), 1979 – Les animaux de montagne. Denoël, Paris : 7.
19. Brinkmann (R.), 1977 – Abriß der Geologie. *Historische Geologie Enke*, Stuttgart : 301-323 : 313-322.
20. Chopard (L.), 1938 – La biologie des Orthoptères. Paul Lechevalier, Paris : 63-69.
21. Clayton (K.), 1966 – L'écorce terrestre. R.S.T. , Paris : 127-142.
22. Colbert (E.H.), 1962 – The record of climatic changes as revealed by Vertebrate paleocology. in *Study of the earth, readings in geological science*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J. : 239-260.
23. Danesch (O.), 1967 – Papillons diurnes. Hatier, Paris : 188,189, 194,196.
24. Dendaletche (Cl.), 1990 – Animaux sauvages des Pyrénées. Editions Milan : 6
25. Dendaletche (Cl.), 1997 – Guide du naturaliste dans les Pyrénées. Delachaux et Niestlé, Lausanne, Paris.
26. Descimon (H), Groult de Beaufort (F), Lhonoré (J.), 1991 – Les Papillons : les signes du déclin. in *Le grand livre de la nature en Europe*. op. cit. : 278-279.
27. Fabre (J.H.), 1951 – Un ascension au Mont Ventoux. in *Souvenirs Entomologiques*. Delagrave, Paris. (I) : XIII : 209-223
28. Fehlmann (S.R.), 1979 – Plantes protégées. Silva, Zürich : 5
29. Fischer (J.C.), 1980 – Fossiles de France et des régions limitrophes. Masson, Paris : 385-410
30. Fischesser (B.), 1982 – La vie de la montagne. Chêne – Hachette, Paris.
31. Fischesser (B.), 1991 – Les Alpes, montagnes exemplaires. in *Le grand livre de la nature en Europe*. op. cit. : 40-52
32. Frison – Roche (R.), 1964 – Les montagnes de la Terre (2). Flammarion, Paris : 75-109.
33. Gerken (B.), 1991 – La grande plaine germano – polonaise. in *Le grand livre de la nature en Europe*. op. cit. : 150-157.
34. Gerken (B.), 1991 – Plaines, plateaux et collines franco – germaniques. in *Le grand livre de la nature en Europe*. op. cit. :176-185
35. Gignoux (M.), 1960 – Géologie stratigraphique. Masson, Paris. : 468-674.
36. Gilliéron (J.), Martin (J. Cl.), 1985 – A la découverte du Jura et de sa nature. Edita, Lausanne. : 20-25.
37. Groult de Beaufort (F.), 1991 – Les zones de végétation depuis les glaciations. in *Le grand livre de la nature en Europe*. op. cit. : 262-263.

38. Groult de Beaufort (F.), 1991 – L'endémisme dans la flore d'Europe. in *Le grand livre de la nature en Europe*. op. cit. : 266-267.
39. Groult de Beaufort (F.), 1991 – Espèces disparues et relictés. in *Le grand livre de la nature en Europe*. op. cit. *La faune des Vertébrés, traits généraux* : 268-271.
40. Groult de Beaufort (F.), Lhonoré (J.), 1991 – Les Insectes : une faune aux origines complexes. in *Le grand livre de la nature en Europe*. op. cit. : 276-277.
41. Hartwich (G.), 1967 – Stamm Plathelminthes – Plattwürmer. in *Urania Tierreich*. Urania, Leipzig. *Wirbellose Tiere 1* : 183-250 : 195-198.
42. Higgins (L.G.), Riley (N.D.), 1971 – Guide des Papillons d'Europe (Rhopalocères). Delachaux et Niestlé, Neuchâtel, Paris : 61-67 ; 88-89.
43. Jeannel (R.), 1926 – Faune cavernicole de la France, avec une étude des conditions d'existence dans le domaine souterrain. Paul Lechevalier, Paris : 96
44. Jeannel (R.), 1937 – La ségrégation. in *Encyclopédie française*. Larousse, Paris, 5.26 -1/5.26-10.
45. Jeannel (R.), 1943 – Les fossiles vivants des cavernes. Gallimard, Paris. : 304-306.
46. Jeannel (R.), 1960 – Introduction à l'entomologie. III . Paléontologie et peuplement de la Terre. N.Boubée, Paris. : 75-99 ; 90-95.
47. Klots (A.B.), 1957 – Papillons. *Horizons de France*, Paris. : 187-191.
48. Kummel (B.), 1961 – History of the earth. An introduction to historical geology. W.H. Freeman, San Francisco, Londres : (15) : 468-483.
49. Lieutaghi (P.), 1972 – L'environnement végétal. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel.
50. Linsenmaier (W), 1973 – Insectes du monde. Stock, Paris. 65- 193.
51. Lippert (W), 1983 – Atlas des fleurs des Alpes. Fernand Nathan, Paris.
52. Moigne (A.M.), 1987 – Les populations animales : les Mammifères. in Lecolle (F.). *La Seine aux temps glaciaires*. Musée archéologique du Val d'Oise, Guiry-en-Vexin. : 34-38.
53. Moret (L.), 1962 – Précis de géologie. Masson, Paris. : 531 ; 613-620.
54. Odening (K.), 1993 – Stamm Plathelminthes. in A. Kaestner, *Lehrbuch der Speziellen, Zoologie*. Gustav Fischer, Iéna. I (2) : 341-442 : 366.
55. Paulian (R.), 1988 – Biologie des Coléoptères. Lechevalier, Paris : 387-397 : 394-397.
56. Pinna (G.), 1983 – L'histoire de la vie. Fossiles témoins de 4 milliards d'années. Hatier, Paris : 182-192.
57. Pomerol (Ch.), 1973 – Stratigraphie et paléogéographie. Ere cénozoïque (Tertiaire et Quaternaire). Doin, Paris : 225-229.
58. Profirov (L.), Marinkovic' (S.), Flogaitis (E.), 1991 – Les hautes montagnes dinaro-balkaniques. in *Le grand livre de la nature en Europe*. op. cit. : 74-81.
59. Robert (J. Cl .), 1991 – Les moyennes montagnes franco-germaniques. in *Le grand livre de la nature en Europe*. op. cit. : 99-109.
60. Rougeot (P.C.), 1972 – Les Insectes. in Schaer (J.P.) et coll. *Guide du naturaliste dans les Alpes*. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel, Paris : 233-258.
61. Rutte (E.), 1987 – Rhein. Main. Donau. Wie. Wann – Warum si wurden. Eine geologische Geschichte. Jan Thorbecke, Sigmaringen.
62. Sedlag (U.), 1972 – Die Tierwelt der Erde. Urania, Leipzig. : 66-68.

63. Séguy (E.), 1950 – La biologie des Diptères. Paul Lechevalier, Paris : 328.
 64. Solheim (R.), Webster (R.A.), 1991 – Les espaces littoraux d'Europe du nord. in *Le grand livre de la nature en Europe*. op. cit. : 222-232.
 65. Starck (D.), 1995 – Säugetiere (2) in D. Starck, *Wirbeltiere*. Gustav Fischer, Iéna. 5/2 : 790.
 66. Stirton (R.A.), 1959 – *Time, life and man*. John Wiley, New-York : 335-356.
 67. Toschi (A.), Lanza (B.), 1959 – *Fauna d'Italia*. Calderini, Bologne. IV : 37-39.
 68. Turek (V.), Marek (J.), Benes (J.), 1988 – *La grande encyclopédie des fossiles*. Gründ, Paris : 113.
 69. Ulfvens (J.), 1991 – Les basses terres fennoscandinaves et baltes. in *Le grand livre de la nature en Europe*. op. cit. :143-149.
 70. Webster (R.A.), 1991 – Les massifs des Iles Britanniques. in *Le grand livre de la nature en Europe*. op. cit. : 87-91.
 71. Webster (R.A.), 1991 – Plaines et collines des Iles Britanniques. in *Le grand livre de la nature en Europe*. op. cit. : 158-165.
 72. Zryd (A.), 2001 – Les glaciers. Pillet, St Maurice : 147-181.
-