

Zeitschrift:	Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft = Actes de la Société Helvétique des Sciences Naturelles = Atti della Società Elvetica di Scienze Naturali
Herausgeber:	Schweizerische Naturforschende Gesellschaft
Band:	90 (1907)
Artikel:	Les réimmigrations postglaciaires des flores en Suisse
Autor:	Briquet, John
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-90153

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: 13.01.2026

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

LES
RÉIMMIGRATIONS POSTGLACIAIRES
DES FLORES EN SUISSE

PAR

le Dr JOHN BRIQUET.

On sait que lors de l'extension maximale des grands glaciers alpins quaternaires, — pendant la période *rissienne* — le territoire helvétique tout entier était recouvert par les névés et par la glace, les moraines glaciaires frontales étant toutes situées bien au-delà de nos frontières politiques. Aussi l'étude des phénomènes cinétiques qui ont abouti au repeuplement floristique de notre pays, doit-elle prendre comme point de départ la dernière période interglaciaire, celle qui a séparé la phase *rissienne* de la phase *würmienne*.

Les documents que nous possédons sur la période interglaciaire Riss-Wurm permettent de préciser, dans une certaine mesure, quelle flore caractérisait alors nos plateaux et nos vallées en aval des glaciers en retrait. Les tufs de Frurlingen, près de Schaffhouse, les lignites de Dürnten et de Wetzikon montrent que les formations silvatiques (sapin, épicéa, pin silvestre, if, bouleau, érable) étaient les mêmes qu'aujourd'hui. Les plantes herbacées, dont les empreintes ont été retrouvées dans la brèche de Hoetting (fraisier, *Viola odorata*, *Polygala Chamaebuxus*, *Majanthemum*, *Bellidiastrum Michelii*) sont dans le

PL. III

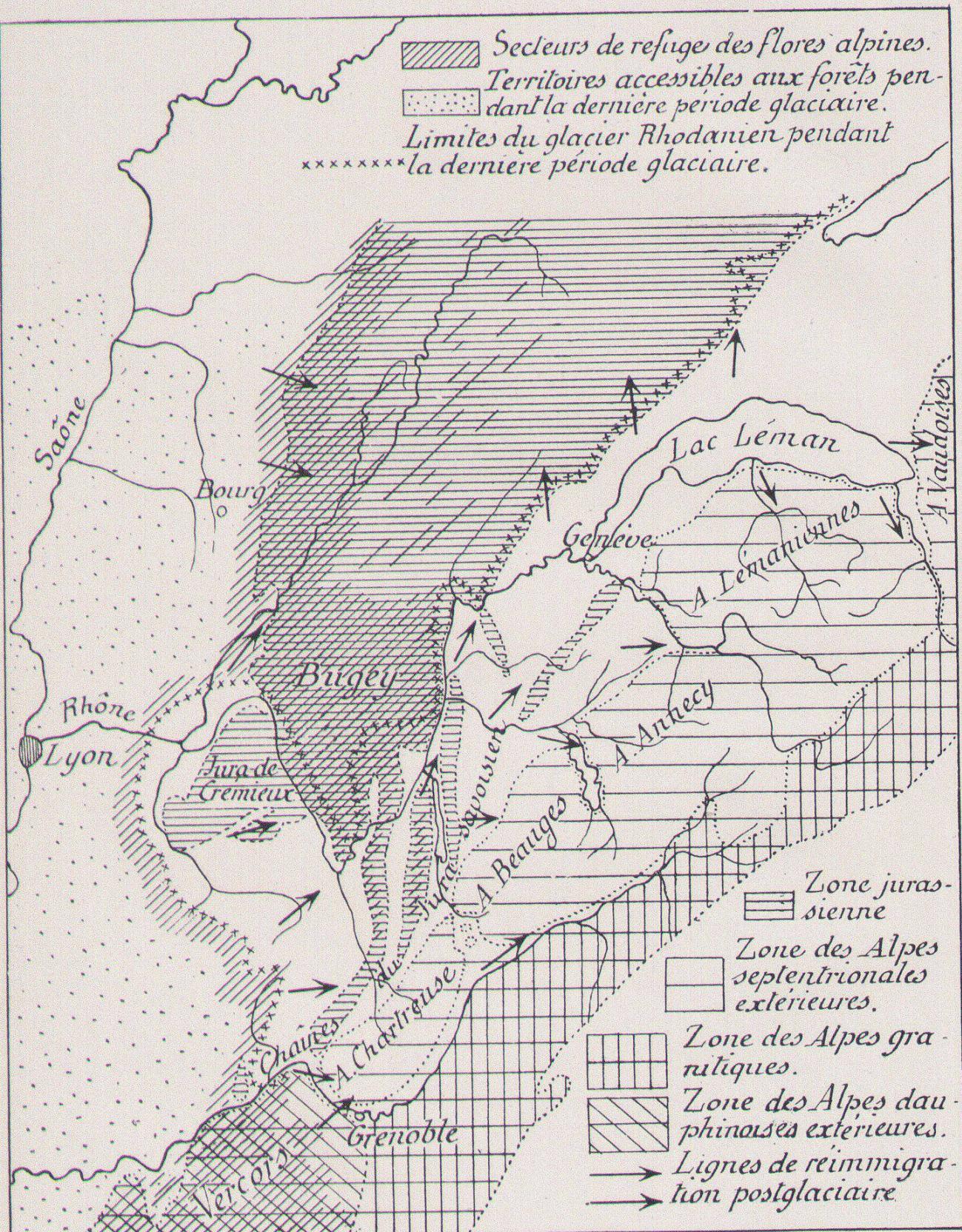


Fig. 1. Carte du terrain de réimmigration postglaciaire des flores dans le bassin supérieur du Rhône (front rhodanien),

PL. IV

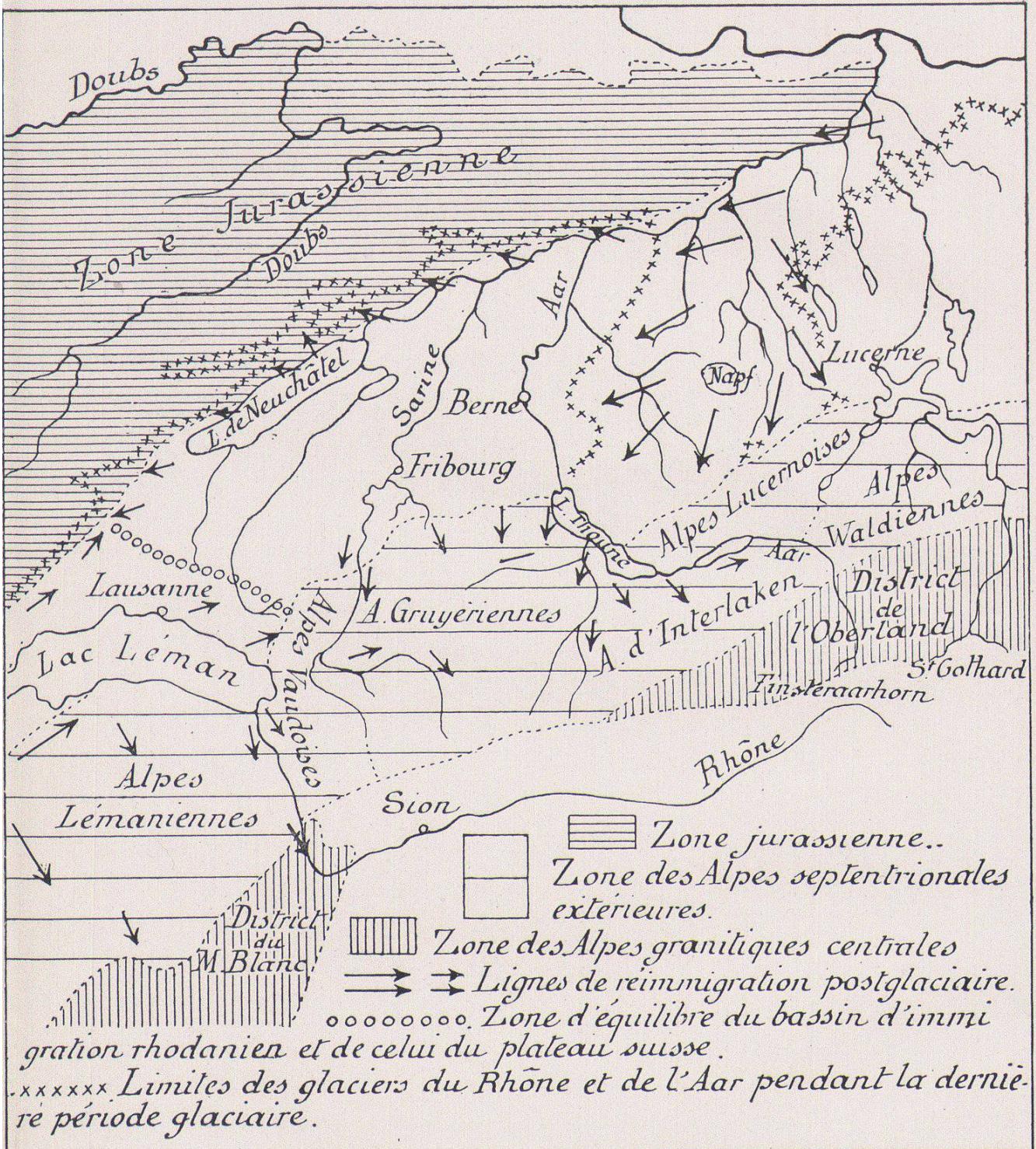
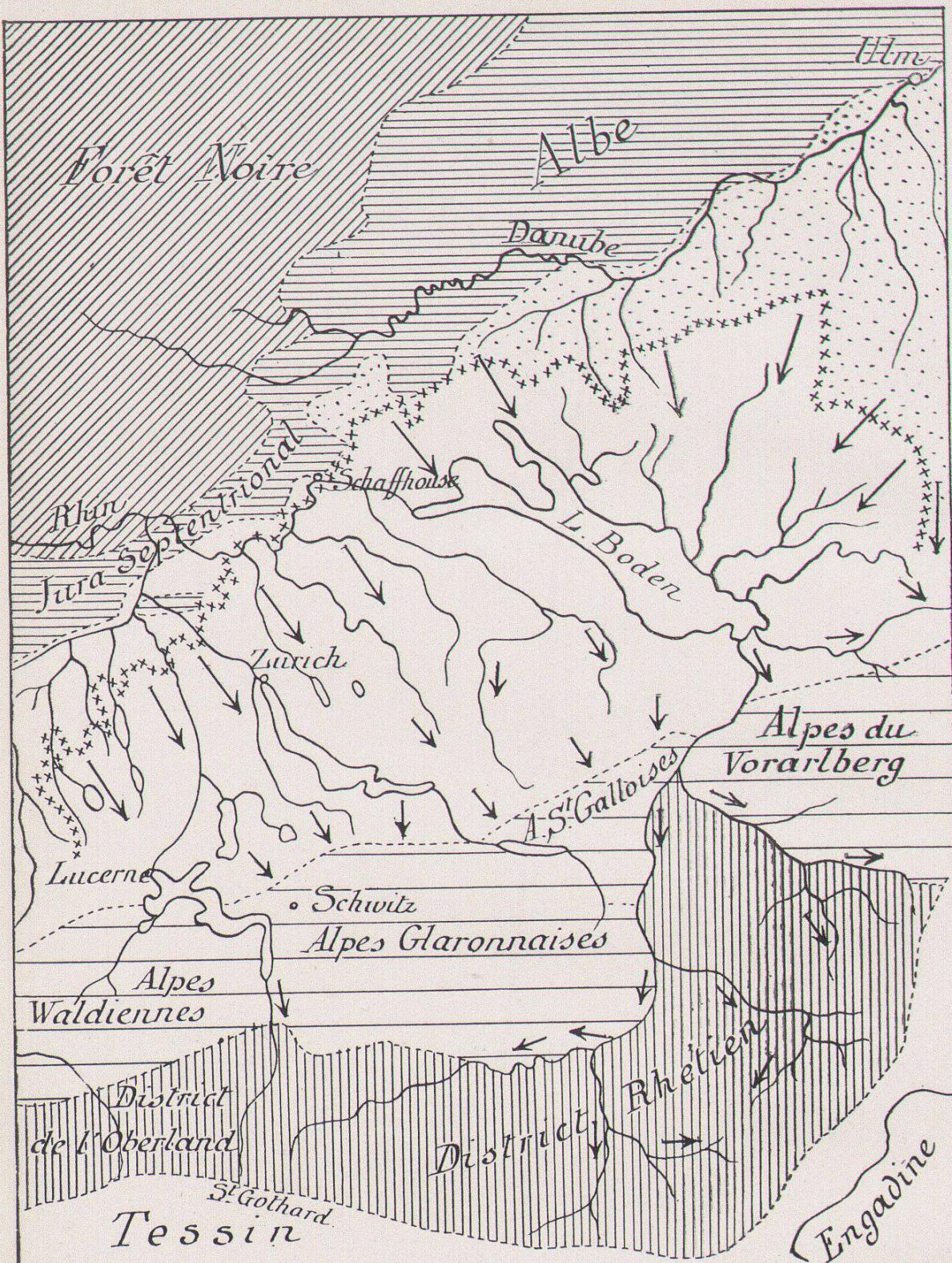


Fig. 2. Carte du terrain de réimmigration postglaciaire dépendant du territoire de refuge du Napf.



- | | | |
|--|--|---|
| | District de la Forêt-Noire. | Zone des montagnes de l'Europe moyenne. |
| | District jurassien. | |
| | Zone des Alpes cristallines centrales. | |
| | Secteurs entièrement compris dans la région des forêts. | |
| | Zone des Alpes septentrionales extérieures. | |
| | Limites des glaciers helvétique et rhénan pendant la dernière période glaciaire. | |
- ↑↑
Lignes de réimmigration postglaciaire

Fig. 3. Carte du terrain de réimmigration postglaciaire dépendant du front suisse septentrional.

Pl. VI

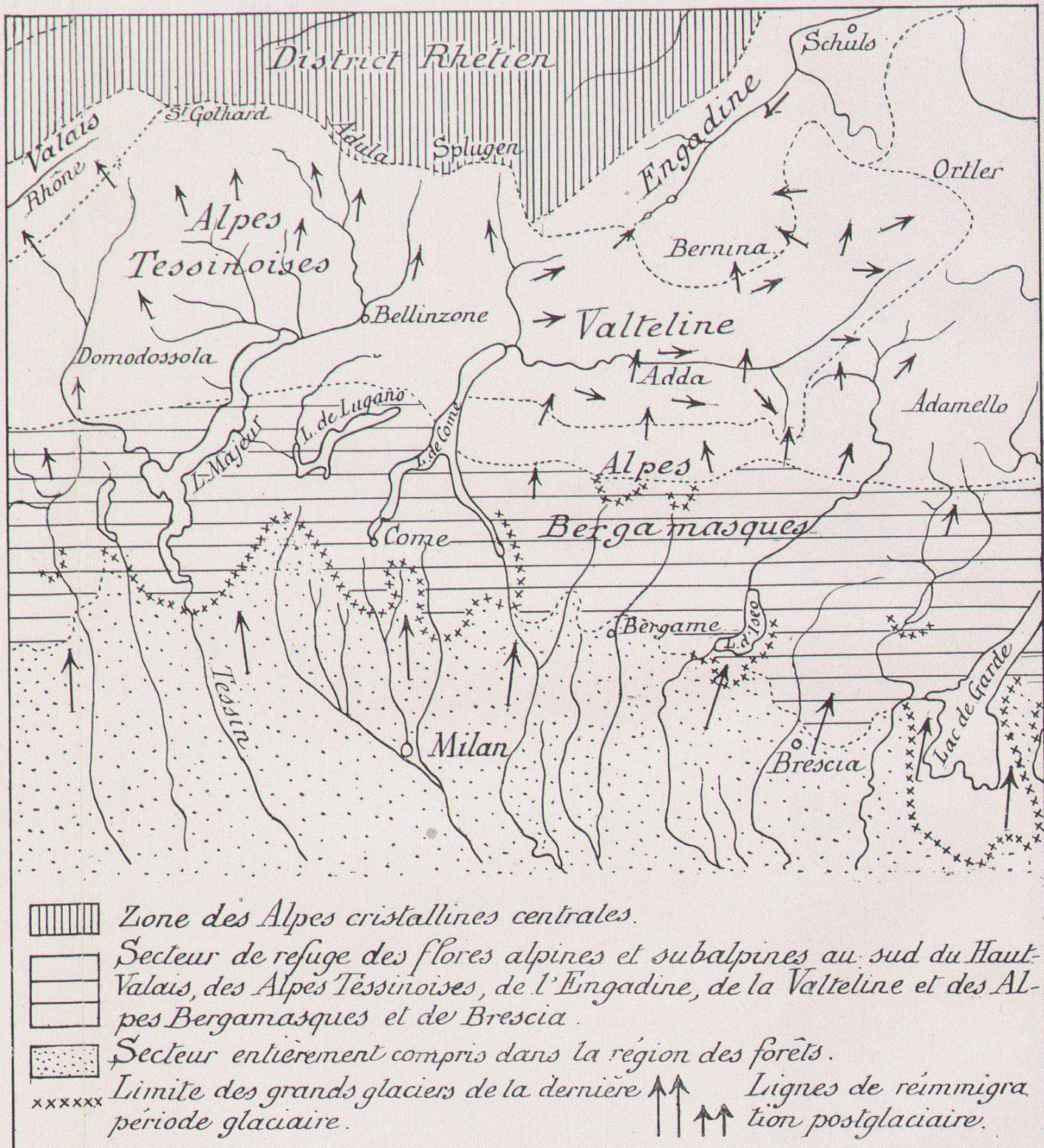


Fig. 4. Carte du terrain de réimmigration postglaciaire dépendant du front sud de la Suisse à l'E. du Valais.

Barrière septentrionale : Hautes Alpes Lémaniques, Hautes Alpes Vudoises, Oberland Bernois.
 Barrière méridionale.

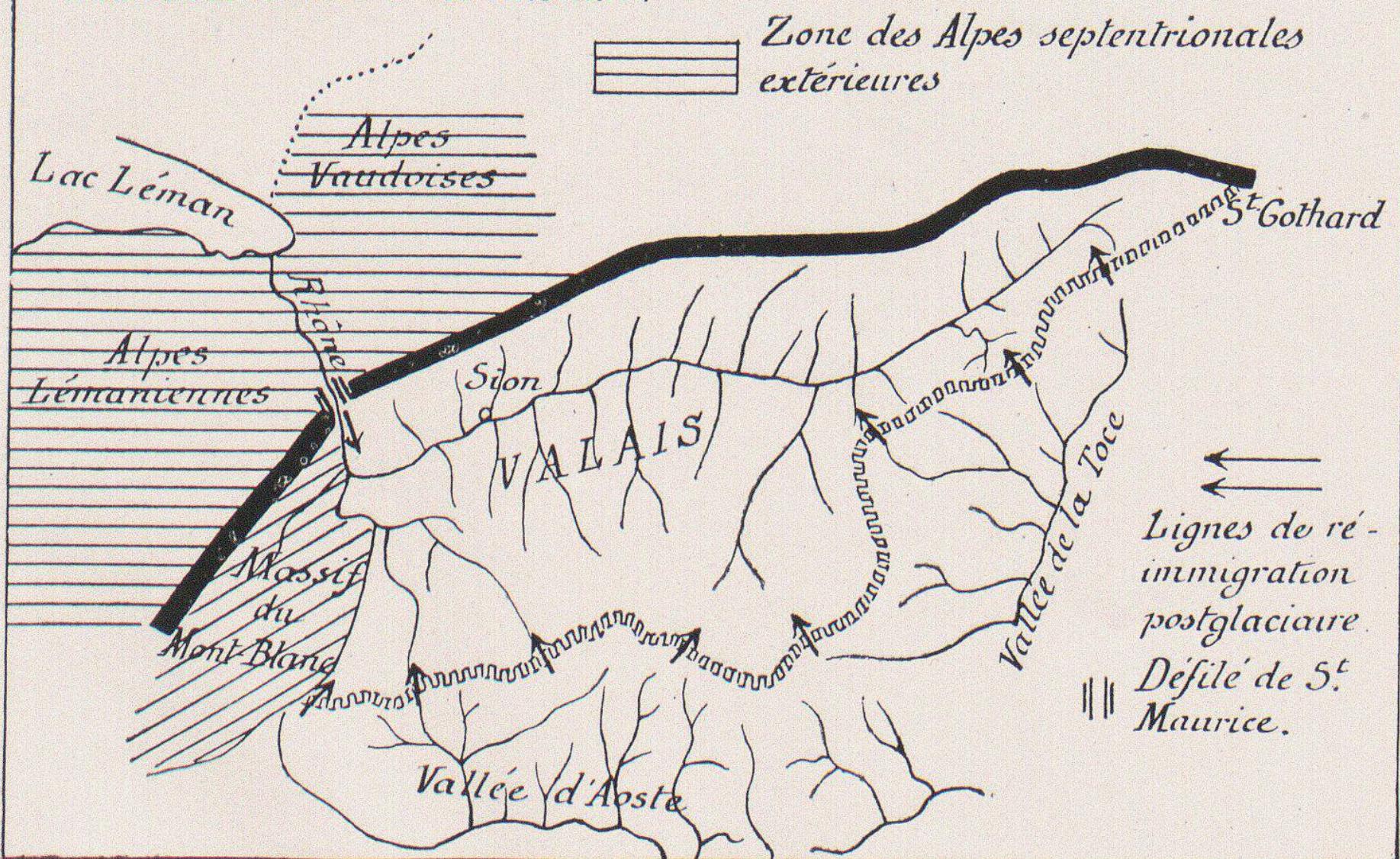


Fig. 5. Carte du terrain de réimmigration postglaciaire dans le Valais.

même cas. La présence fréquente du buis et surtout celle du *Rhododendron ponticum* à Hoetting et sur le versant S. des Alpes, indique que, sur certains points, le climat était même peut-être un peu plus favorable qu'il ne l'est actuellement. Quelques rares formes étrangères aux flores actuelles (en particulier le *Brasenia purpurea*, maintenant localisé dans l'Amérique du Nord) ne changent pas grand chose à l'ensemble du tableau. Ce que l'on sait des flores subalpine et alpine de cette époque par les tufs du Lautaret confirme aussi la très grande analogie des flores altitudinaires d'alors avec celles d'aujourd'hui.

* * *

Survient la dernière période glaciaire, la période würmienne. Les glaciers, réduits pendant longtemps à des langues localisées au fond des plus hautes vallées alpines, grossissent de nouveau. Ils envahissent les plaines, et l'erratique recouvre les restes de la végétation interglaciaire dont il vient d'être question. Les moraines sont poussées sur certains points presque aussi loin que l'avaient été celles de la période rissienne, sur d'autres, elles le sont assez pour que le caractère floristique général du pays soit modifié de fond en comble. La Suisse presque entière est en effet convertie en un vaste glacier qui s'appuie à l'E. aux glaces autrichiennes et à l'W. aux glaces piémontaises et françaises. Au N., les moraines würmien-nes passent au-delà du lac de Constance pour toucher à Schaffhouse ; elles descendent un peu au-delà du confluent du Rhin et de la Thur, décrivent une sinusoïde irrégulièrre plus ou moins parallèle au cours de l'Aar, vont longer au sud la base des Alpes de Lucerne et d'Unterwald, et remontent enfin par Berthoud en dépassant Wangen pour venir s'appuyer au Jura soleurois. Sur le versant S., même phénomène : les moraines terminales sont situées au-delà d'Ivrée pour la Doire-Baltée, à plusieurs kilomètres au sud des lacs d'Orta et Majeur, d'où

elles remontent à Varèse et s'étendent de nouveau au sud des lacs de Lugano et de Come (Cantu, Fecchio, Carate, Merate). Ajoutons qu'à l'W., la glace retenue par la muraille jurassienne remplit tout le bassin du Rhône et s'étend jusqu'au plateau de Crémieu près d'Ambérieu et de Lyon.

Que sont devenues à cette époque les flores qui caractérisaient la Suisse pendant la période interglaciaire précédente?

Au fur et à mesure que le climat se détériorait, que la ligne des neiges permanentes s'abaissait, que les glaciers progressaient dans les vallées, les emplacements occupés par les flores étaient successivement rendus inhabitables. En revanche, des emplacements favorables se constituaient en aval des précédents. En résumé, il se produisait un déplacement *bathypète* des régions altitudinaires de végétation. Les formations qui étaient haut-alpines pendant la période interglaciaire, et qui le sont actuellement, devenaient alpines, puis descendaient dans la région montagneuse, enfin se localisaient sur les massifs périphériques entre la ligne des neiges permanentes et les glaciers valléculaires d'une part et la limite supérieure des forêts d'autre part. Or la limite des neiges permanentes pendant la dernière période glaciaire était à environ 1300-1400 m. pour les glaciers de la Sihl et de la Minster, lesquels peuvent servir de norme en ce qui concerne le nord-est de la Suisse. Pour les glaciers du Pilate et de l'Emme, cette ligne était à environ 1350 m. Quant au glacier helvétique, formé par la confluence des glaciers du Rhône (branche septentrionale) et de l'Aar, la ligne des neiges descendait à 1100-1200 m. Si l'on tient compte du fait qu'à Culoz le glacier du Rhône déposait encore des blocs erratiques à 1200 m., on doit en conclure, avec M. Brückner, que la plus grande partie du glacier helvétique — lequel s'étendait sur le plateau suisse entre les préalpes vaudoises, fribourgeoises, ber-

noises et le Jura — avait une surface située au-dessus de la ligne des neiges permanentes. Le Valais était rempli par un glacier dont la surface atteignait encore une altitude de 1600 m. au défilé de St-Maurice, dépassant d'au moins 400 m. la ligne des neiges permanentes. Au Tessin, sur le versant S. de nos Alpes, la limite supérieure des neiges permanentes est maintenant fixée à 1600 m. par M. Penck, ce qui est un niveau de 1200 m. inférieur, au moins, au niveau actuel.

Il est évident, dans ces conditions, que la végétation qui, pendant la période interglaciaire Riss-Wurm, recouvriraient la Suisse, a été ensuite en très grande partie refoulée hors de son territoire. Dès lors, la première question qui se pose est celle-ci : Dans quelle mesure les flores interglaciaires ont-elles été refoulées hors de leurs emplacements ? Et la seconde question, corollaire de la première, sera : Quelles sont les régions qui ont servi de territoire de refuge pendant la période glaciaire würmienne et d'où, des temps plus favorables étant survenus, elles sont réimmigrées dans leur ancien domaine ?

* * *

Dans quelle mesure les flores ont-elles été refoulées hors de leurs emplacements pendant la période glaciaire würmienne ?

Cette question comporte une double réponse, selon qu'il s'agit de la végétation en dessous de la limite supérieure des forêts, ou des formations dont l'habitat normal est situé au-dessus de cette limite.

La distance moyenne qui sépare la limite supérieure des forêts de la limite des neiges permanentes peut être fixée dans l'état actuel de nos Alpes à 700-800 m. Si l'on admet que le climat glaciaire a été dû à une température annuelle plus basse et à un excès d'humidité, avec prépondérance de ce dernier facteur, cette distance a été peut-être plus faible pendant les temps würmiens, au

moins sur certains points. En tout cas, le climat humide indispensable au développement des glaciers, exclut que cette distance ait été plus considérable qu'actuellement, comme c'est le cas encore aujourd'hui dans d'autres massifs montagneux du bassin de la Méditerranée. Cela étant, on peut fixer la limite supérieure des forêts sur le versant N. des Alpes à environ 500-600 m. d'altitude pour la partie N.-E de notre pays, à environ 400-500 m. pour la partie N.-W., et à environ 800 m. sur le versant S. des Alpes.

Il résulte de ces faits que toute la végétation comprise dans la région forestière, avec ses formations si nombreuses et si variées, a été presqu'entièrement refoulée hors du territoire suisse. Les seuls points sur lesquels les formations silvatiques ont pu encore toucher notre territoire sont situés à la lisière septentrionale de notre pays entre Bâle et Schaffhouse, et au sud dans la zone étroite qui entourait les langues des glaciers insubriens. A l'W., il faut descendre la vallée du Rhône jusqu'à la lisière de Crémieu (près Lyon) pour trouver un terrain accessible aux forêts.

En ce qui concerne la végétation alpine, en entendant par là l'ensemble des formations dont la distribution normale est située au-dessus de la limite forestière supérieure, les conditions étaient un peu meilleures. Etaient en effet accessibles au développement des formations alpines :

1° Au nord, une zone étendue sur tout le front septentrional de notre pays, depuis les moraines situées au N. du lac de Constance jusqu'à celles du glacier de l'Aar en aval de Wangen. Cette zone, comprise entre la limite supérieure des forêts et la ligne des neiges, présente des stations favorables au maintien de formations alpines calicifuges sur la molasse et l'erratique, et au maintien des calcicoles sur les calcaires des chaînons jurassiques. C'est le *territoire (ou la lisière) de refuge septentrional*.

2^o Au N.-W., un vaste territoire essentiellement mosaïque, dont le massif du Napf forme le centre et le point culminant, et qui s'étendait entre Wangen, Berthoud, Worb, l'Entlebuch et Willisau. Nous appellerons cette région le *territoire de refuge du Napf*.

3^o A l'W., il faut suivre le Jura français de Bâle jusqu'au Bugey et au massif de la Grande-Chartreuse pour trouver une lisière susceptible de recevoir l'ensemble des formations alpines. C'est la *lisière de refuge jurassienne ou rhodanienne*.

4^o Sur le versant S. des Alpes, les conditions étaient beaucoup plus favorables. Par delà la chaîne pennine, des territoires étendus se développaient entre la ligne des neiges (1500-1700 m.) sur les flancs des Alpes Grées et sur le versant S. des Alpes pennines. Nombreuses étaient les croupes qui, dans la région insubrienne, s'élevaient au-dessus des langues glaciaires tout en restant au-dessous de la ligne des neiges permanentes. Enfin toute la partie méridionale des Alpes bergamasques et des Alpes de Brescia échappait à la glaciation générale. Nous avons donc sur le versant S. des Alpes trois territoires de refuge principaux : le *territoire pennin* (en rapport étroit avec celui des Alpes Grées), le *territoire insubrien*, et le *territoire bergamasque*.

Tels sont, sommairement esquissés, les territoires de refuge qui ont pu servir à reconstituer les flores helvétiques. Il va sans dire que, la plupart du temps, les emplacements de refuge proprement dits de la période würmienne portent aujourd'hui une flore *complètement différente* de celle de jadis. Ils ne comportent de traces visibles du rôle qu'ils ont joué qu'exceptionnellement au moyen de reliques glaciaires, et celles-ci n'appartiennent jamais en propre aux formations nivales. Ce n'est que lorsqu'un territoire de refuge possède des sommets élevés que ceux-ci peuvent encore présenter à l'époque actuelle des échantillons de la flore qui ornait jadis leurs pieds, et où

ils ont pu trouver jusqu'à présent des conditions favorables à leur conservation. Les Alpes bergamasques sont un exemple de ce cas au total le moins fréquent.

On peut se demander si une conservation de la flore alpine pendant la dernière période glaciaire n'a pas pu s'effectuer *au-dessus* de la limite des neiges, à l'intérieur du territoire glacié, sur les pentes dénudées par l'avalanche ou sur les rochers à pic? Cette thèse a été soutenue avec talent l'an dernier au sein même de notre société par M. le Dr Brockmann, afin d'expliquer la localisation de certaines espèces rares en Valais et dans la Haute-Engadine. Ces espèces seraient un reliquat de la flore alpine interglaciaire (Riss-Wurm), lequel aurait subsisté à travers la dernière phase glaciaire dans ces territoires privilégiés. En fait, tout en ayant l'air de combattre l'existence des territoires de refuge, ce qui nous paraît absolument paradoxal, M. Brockmann multiplie ces derniers abondamment en les plaçant jusque dans l'intérieur des régions glaciées, *au-dessus* de la limite des neiges persistantes!

Examinons de plus près la thèse de M. Brockmann.

Il convient tout d'abord de noter qu'il ne peut s'agir ici que d'espèces nivales dont la présence possible *au-dessus* de la ligne des neiges permanentes a été constatée sûrement à l'époque actuelle. L'immense majorité de nos formations silvatiques, subalpines et beaucoup de formations alpines échappent donc à cette possibilité. Pour elles, la nécessité d'un remplacement venant du dehors du territoire non glacié est inéluctable et *entraîne l'existence de territoires de refuge d'une façon absolue*.

En ce qui concerne le petit nombre d'espèces nivales qui ont été constatées *au-dessus* de la limite des neiges, il convient de remarquer qu'elles ne dépassent pas beaucoup cette limite si l'on s'en tient aux listes publiées jusqu'à présent. Aux Grands-Mulets, dans la chaîne du Mont-Blanc, on a constaté 24 espèces nivales à 3050 m.; dont

une seulement (*Silene acaulis*) arrive à 3470 m. Or, dans la chaîne du Mont-Blanc (versant N.) la ligne des neiges permanentes oscille entre 2800 et 2900 m. Nous-même, au col du Géant en 1889, nous n'avons pu relever à 3360 m., en cherchant minutieusement, que 3 Phanéro-games : *Silene acaulis* (presque stérile), *Ranunculus glacialis* (nain et presque stérile, à fleurs déformées), *Androsace glacialis* (en floraison peu abondante, mais normale). Et cependant, sur le versant S. du Mont-Blanc, la ligne des neiges permanentes monte à 3000 m.! D'une façon générale, nous avons toujours été frappé de voir, au cours de nos herborisations personnelles, la disparition très rapide des Phanéro-games nivales au-dessus de la ligne des neiges permanentes. Et ce qu'il importe surtout de noter, c'est que toutes ces plantes peuvent être renouvelées par le vent à très courte distance d'une façon constante. Au Cervin, au Saint-Théodule, au col du Géant, aux Grands-Mulets, pour nous en tenir aux exemples classiques, et qui nous sont le plus connus, les portegraines voulus se trouvent tous dans un rayon d'un kilomètre de distance à vol d'oiseau. Nulle part, les espèces supernivales ne constituent de véritables formations ; elles se présentent en échantillons tout à fait isolés, à l'état sporadique, tels que doivent végéter des individus accidentellement amenés par le vent. Il en est de même pour les cas remarquables de présence fortuite de diverses Phanéro-games, en Valais très au-dessus de la limite des neiges¹⁾. Ce sont là des conditions tout autres que celles

¹⁾ *Ranunculus glacialis* à 4275 m. au Finsteraarhorn; *Draba Zahlbruckneri* à 3600 m. dans les Alpes de Zinal; *Silene exscapa* à 3600 m. au Mont-Rose; *Cherleria sedoides* à 3800 m. au Mont-Rose; *Saxifraga biflora* à 4200 m. au Cervin; *S. moschata* à 4000 m. au Finsteraarhorn; *S. planifolia* à 4200 m. au Cervin; *Erigeron uniflorus* à 3600 m. au Mont-Rose; *Artemisia Mutellina* Vill. à 3540 m. au Triftjoch; *Chrysanthemum alpinum* à 3680 m. dans les Alpes de Bagne; *Androsace glacialis* à 4200 m. au Cervin;

qui auraient permis à la flore caractéristique des versants septentrionaux de la Bernina de se maintenir pendant des milliers d'années au-dessus de la limite des neiges, à une distance de 200 kilomètres à vol d'oiseau du front des glaciers du Rhin et de 50 kilomètres des territoires de refuge bergamasques.

Il est très difficile de se faire une idée exacte de la manière dont les choses se passent dans les régions arctiques, parce que la limite des neiges permanentes y est encore beaucoup plus compliquée à déterminer que dans les Alpes. Les Phanérogames que l'on trouve à des latitudes aussi élevées que Discovery Bay ($82^{\circ} 44' N.$!) constituent de vraies formations dont l'existence est d'ailleurs rendue possible par le voisinage de la mer, dégelée au moins pendant une courte période estivale. Le mode de répartition des individus n'a aucun rapport avec celui que l'on observe aux hautes altitudes dans nos Alpes. Les îlots de végétation qui ont été souvent relevés dans l'intérieur du Groenland, à des latitudes plus basses, au milieu des glaces, rentrent dans les colonies caractéristiques pour les *nunataks*, aussi bien dans le domaine de la flore arctique que dans les Alpes. Ces îlots, comparables au Jardin de la mer de glace dans la chaîne du Mont-Blanc, sont situés *au-dessous* de la limite des neiges permanentes et ne peuvent entrer en ligne de compte. Pour autant que les faits actuellement connus permettent de le dire, les régions arctiques ne se comportent donc pas autrement que nos Alpes au point de vue qui nous occupe.

Une autre considération qui sert de base à l'argumentation de M. Brockmann, c'est le fait du climat continen-

Primula hirsuta à 3600 m. au Mont-Rose ; *Poa laxa* à 3630 m. au Lyskamm ; etc. — On trouvera toutes les indications se rapportant au Valais réunies dans l'excellent *Catalogue de la Flore valaisanne* de M. H. Jaccard. Malheureusement, les ascensionnistes ont régulièrement oublié d'indiquer si les plantes mentionnées développaient leurs fleurs, et encore bien moins si elles fructifiaient, ce qui est capital.

tal actuel de la Haute-Engadine et du Valais, comparé à celui des régions avoisinantes. L'auteur pense que pendant la dernière période glaciaire, le climat devait aussi être relativement plus favorable dans le Valais et dans l'Engadine, de sorte que la persistance d'une flore alpine au-dessus de la limite des neiges permanentes a dû en être rendue plus facile dans ces deux territoires. — Nous ne pensons pas que cette affirmation — que l'auteur n'étaye d'ailleurs d'aucune preuve quelconque — puisse résister à un examen sérieux. Le climat continental, relativement chaud et sec, de la Haute-Engadine et du Valais, n'est pas uniquement dû à la « Massenerhebung », surtout pour le Valais. Avec une « Massenerhebung » analogue à celle de la chaîne pennine, et un thalweg plus élevé à Chamonix que dans le Bas-Valais, les versants N. du Mont-Blanc ont un climat beaucoup plus humide que le climat valaisan. Il faut tenir compte, au Valais surtout, de l'orientation de la vallée, de la réverbération intense des pentes rocheuses dégarnies de neige, de l'échauffement formidable du thalweg pendant la période estivale, du fait que plusieurs chaînes maîtresses attirent les nuages, soit au S. soit à l'W. et en provoquent souvent la condensation prématuée en pluie et en neige à une distance considérable du fond de la vallée. Mais tout cela n'est valable qu'avec le climat actuel! Figurons-nous le Valais rempli de glace jusqu'à 2000 m., la surface du glacier dépassant de plusieurs centaines de mètres la ligne des neiges permanentes. Bien loin de posséder un climat relativement plus chaud et moins humide que les montagnes plus extérieures pendant les temps würmiens, on ne peut se représenter cette région au cours de la dernière période glaciaire que comme moins favorisée pendant l'été, plus froide, plus humide, avec une insolation moindre dûe à une évaporation superficielle intense provoquant la formation de brouillards épais et fréquents, enserrés entre les arêtes des chaînes côtières.

Si des espèces alpines ont pu persister au-dessus de

la limite des neiges permanentes pendant toute la durée de la dernière période glaciaire, ce n'est sûrement pas en Valais et dans la Haute-Engadine, mais au voisinage des territoires de refuge où leur présence ne change pas grand chose aux mouvements floristiques que nous allons esquisser. Nous n'excluons pas absolument la possibilité d'une persistance sporadique de l'une ou l'autre de nos espèces nivales à l'intérieur de la Suisse glaciée pendant les temps würmiens, mais nous n'oserions pas l'affirmer. Nous ne pouvons d'ailleurs pas, pour des raisons climatologiques — et aussi pour des raisons floristiques sur lesquelles nous reviendrons plus loin — attribuer à ce facteur la richesse floristique particulière du Valais et de la Haute-Engadine.

* * *

Etant admis que la conservation de plantes alpines nivales au-dessus de la limite des neiges permanentes n'a pu jouer qu'un rôle insignifiant au point de vue de l'histoire de notre flore, prise dans son ensemble, et que la conservation de toutes les autres formations a été impossible, il convient maintenant d'examiner comment s'est effectué l'odyssée des flores en Suisse.

Le premier point à fixer dans cette étude est de savoir quelle était la végétation qui suivait immédiatement les glaciers dans leur retrait. Des renseignements nous sont fournis sur ce point par l'étude des poches à lignites incluses dans l'erratique au cours des mouvements oscillatoires des glaciers würmiens en retraite. Celles-ci nous montrent que partout, sur les deux fronts nord et sud de la Suisse, ainsi que sur le front du glacier du Rhône, la forêt suivait de près la retraite du glacier. Les espèces silvatiques qui ont été relevées dans les poches dites « interstadiales » sont partout les mêmes qu'aujourd'hui (pin, mélèze, sapin, épicéa, érables, peupliers, saules, etc.). Et si les horizons profonds des tourbières révèlent un étage à

Dryas, le fait que cette espèce est associée à diverses plantes aquatiques non arctiques montre bien que le climat en aval des glaciers ne possédait nullement un caractère extrême.

Le processus de colonisation peut être étudié encore de nos jours sur les moraines d'abandon récent. Il y a là un sujet d'études digne de tenter les jeunes botanistes. Ce que l'on en sait permet d'affirmer que sur les terrains siliceux, c'est en général par les Lichens, les Algues et les Muscinées que commence la prise de possession. Ces premiers colons sont suivis par des plantes à appareil végétatif souterrain traçant (*Ranunculus glacialis*, *Cerastium filiforme*, *Geum reptans*, etc.) auxquelles se joignent des Graminées telles que les *Poa minor*, *laxa* et *cenisia*. Le travail des lombrics, important pour la constitution d'une bonne terre végétale, ne commence guère avant que le tapis de graminées ait pris une certaine consistance. Sur les terrains calcaires, les Lichens jouent un rôle moins important, et le développement des Phanérogames est souvent concomitant avec celui des Muscinées. Dans les deux cas, il suffit de un à deux siècles pour que la forêt ait complètement repris pied sur le terrain abandonné par la glace.

Au point de vue cinétique, l'observation des hautes vallées actuelles montre que la progression de la végétation s'effectue beaucoup plus rapidement sur les flancs du glacier que sur son front, surtout quand il s'agit de glaciers valléculaires. D'autre part, la végétation des moraines terminales montre dans ce dernier cas un mélange de plantes alpines et de plantes des régions inférieures ascendantes. Il faut remonter souvent très loin en amont sur les flancs du glacier, pour rencontrer une végétation alpine pure.

En Suisse, nous pouvons, pour l'ensemble de notre flore, distinguer autant de fronts de réimmigration primitive que nous avons établi de principaux territoires de

retraite. Envisageons rapidement ces fronts de réimmigration.

1^o Le front ouest ou *rhodanien* est de beaucoup le plus connu de tous (Pl. III) : il fait l'objet de nos études spéciales depuis plus de vingt ans et les résultats de nos travaux ont été complétés et admis dans leurs grandes lignes par tous ceux qui se sont occupés de l'histoire floristique des Alpes occidentales et du Jura. La disposition particulière des chaînes jurassiennes en anticlinaux parallèles à beaucoup diminué l'influence de la lisière de refuge sous-jurassienne française, en exagérant l'importance de la voie valléculaire rhodanienne. Celle-ci à son tour a été une des plus tardives à collaborer activement à la reconstitution de nos flores, à cause de l'extrême développement du glacier du Rhône. Les emplacements de refuge pour la flore alpine à l'extrême du glacier du Rhône étaient essentiellement situés sur les nunataks du Bugey, du Jura savoisien et de la Grande-Chartreuse, en y ajoutant les lisières morainiques périphériques. L'écartement régulier des chaînes jurassiennes d'un côté, des Alpes calcaires de la Savoie de l'autre, présente des conditions très favorables à la vérification des principes que l'on peut déduire de la disposition de la voie d'immigration. C'est ainsi que, à hauteur égale, et à égalité de station, il se trouve que, à un petit nombre d'espèces près, toute la flore montagnarde jurassienne jusqu'au Mont-Tendre se retrouve dans le district savoisien. La maximum d'identité entre les chaînes jurassiennes et le district savoisien est situé dans les régions inférieures où les conditions biologiques sont analogues. L'identité diminue à mesure que l'on s'éloigne du pivot de la Grande-Chartreuse et que les différences entre les sommets jurassiens et alpins s'accentuent. En dehors de ces règles, les parties du district savoisien qui offrent le plus d'analogie avec la flore jurassienne sont celles qui bordent la voie valléculaire. Toutes ces prévisions ont été vérifiées par l'exploration, et d'au-

tres encore. Malgré que dans la partie méridionale, le Jura se résolve en chaînes isolées dans la molasse et généralement de faible altitude, de sorte que le contact orographique est partiellement interrompu et les migrations rendues moins faciles, les affinités de la flore des sommets du Haut-Jura sont toutes avec la flore des Alpes calcaires de la Savoie. On trouve des deux côtés de la voie valléculaire le *Aconitum Anthora*, *Dianthus caesius*, *Alsine liniflora*, *Hipericum Richeri*, *Erysimum ochroleucum*, *Arenaria grandiflora*, *Centranthus angustifolius*, *Sideritis hyssopifolia*, *Anthyllis montana*, *Scrophularia Hoppei*, pour ne citer que des espèces jurassiennes inconnues des botanistes suisses en dehors du Jura. Alors que les éléments occidentaux ont pu en partie s'étendre très loin vers le nord en suivant les chaînes jurassiennes, elles ont été plus souvent arrêtées à l'extrémité des Alpes Lémaniques par la profonde et large plaine de l'extrémité du Léman, ce qui explique le caractère occidental plus affaibli des Alpes Vaudoises.

Quant aux Alpes granitiques — accessibles tardivement à cause de leur situation centrale et de la hauteur très considérable de leurs massifs culminants — elles sont naturellement pauvres sur tous leurs versants septentrionaux dépendant du bassin valléculaire rhodanien. Cette pauvreté relative provient de l'uniformité du sous-sol et du fait que la plupart des espèces calcifuges qui les caractérisent se retrouvent sur les grès des chaînes extérieures. Il en est ainsi par exemple des versants septentrionaux du Mont-Blanc. En revanche, le versant S. de cette chaîne est fort riche parce que sa colonisation a procédé des riches territoires de refuge de la lisière des Alpes Grées (bassin d'Aoste).

2^o Le *territoire de refuge du Napf* comprend le plateau molassique situé entre les moraines frontales des glaciers de l'Aar et du Rhône, le Jura septentrional et les préalpes au sud-ouest du Pilate. Au premier abord, le

plateau suisse entre les Alpes et le Jura semble constituer une voie d'immigration valléculaire très analogue à celle du bassin du Rhône, avec une disposition en bordure symétrique des Alpes et du Jura à droite et à gauche de cette voie (Pl. IV). Et en effet, beaucoup de faits curieux de distribution s'expliquent par la recolonisation des préalpes suisses, du Pilate au Pays d'En-Haut, et du Jura septentrional et central (versant suisse), par la voie valléculaire du plateau. Ainsi l'*Androsace lactea*, caractéristique pour le Jura au nord du Mont-Tendre, se retrouve dans la chaîne du Stockhorn, de l'autre côté de la voie valléculaire. Ainsi encore le *Cardamine trifolia* de Pouillerel se retrouve à Rossinière, dans le Pays d'En-Haut. D'autre part, le *Gentiana asclepiadea* et le *Primula Auricula* (ce dernier dans les cluses à l'état de relique glaciaire) sont des espèces alpines abondantes dans les préalpes suisses et jouant dans le Jura septentrional un rôle analogue à celui qu'elles remplissent dans le Jura savoisien. Mais indépendamment de cela, la région siliceuse du Napf a été dégarnie de glace pendant les temps würmiens et a pu fonctionner comme territoire de refuge pour des plantes calcifuges alpines, permettant ainsi l'immigration de certains types silicicoles — par ailleurs plus spéciaux aux terrains primitifs et rares en Suisse — sur l'erratique du Jura ou sur le flysch des Alpes extérieures. L'exemple le plus remarquable est celui du *Meum athamanticum* qui existe dans le Jura neuchâtelois. La richesse très grande des tourbières jurassiennes est certainement dûe aussi à la présence de ce territoire de refuge qui a été rapidement accessible à la flore des sagnes. Beaucoup d'espèces caractéristiques des sagnes jurassiennes se retrouvent dans les tourbières des Alpes extérieures suisses (en particulier les *Carex heleonastes* et *Scheuchzeria palustris*), alors que leur absence est très remarquable dans les tourbières des Alpes savoisiennes. Du secteur d'immigration du Napf dépendent les Alpes fribourgeoises (y compris le pays

d'En-Haut) et les massifs plus septentrionaux jusqu'à la trouée du Lac des Quatre-Cantons. La zone d'enchevêtrement des bassins d'immigration rhodanien et du plateau suisse occupe tout le sous-district des Alpes vaudoises. Le bassin supérieur de la Sarine appartient déjà plus nettement à la voie d'immigration septentrionale (*Draba incana*, *Senecio aurantiacus*, *Pedicularis Oederi*). La différenciation actuelle des flores alpines de l'extérieur à l'intérieur est la même dans ce secteur que dans le bassin du Rhône : les noyaux granitiques situés les plus en arrière (Oberland bernois) sont aussi les plus pauvres.

3^o Le front d'immigration *septentrional* comprend les fronts avancés des anciens glaciers helvétiques et du Rhin. On peut le diviser en deux secteurs, dont l'un pour le glacier helvétique *de la trouée du lac des Quatre-Cantons jusqu'à Eglisau*, et l'autre *à l'est d'Eglisau* (Pl. V).

Dans le premier secteur, le territoire de refuge est plus morcelé ; il comprend pour les plantes alpines les dos molassiques émergés entre les affluents actuels de l'Aar depuis Wigger jusqu'à la Töss, et la zone pré-morainique qui longe le Jura d'Olten au Rhin. Les rapports floristiques entre cette partie du Jura, la Forêt Noire et le Hinterland alpin ont dû être, lors de la retraite des glaciers, assez intimes. La présence simultanée de plantes calcifuges rares, à la fois dans la Forêt Noire et dans ces Alpes, vérifie cette prévision (*Meum athamanticum*, *Hypochaeris uniflora*). De ce secteur d'immigration dépend toute la partie des Alpes septentrionales comprise entre le bassin du lac des Quatre-Cantons et la trouée de Wallenstadt. C'est peut-être le moins favorisé des secteurs d'immigration.

Le deuxième secteur embrasse le front du glacier du Rhin en aval du Lac de Constance, duquel dépendent les Alpes St-Galloises, appenzelloises et une grande partie des Alpes grisonnes. La zone d'alimentation comprend de nombreux points émergés dans l'éventail du glacier rhénan et dans la zone pré-morainique qui s'étend jusqu'au

pied de l'Alb. Il faut sans doute attribuer à ce facteur la riche série de reliques alpines que possède cette dernière région, et que M. Gradmann a si bien étudiées. L'abondance des *Androsace lactea*, *Anemone narcissiflora* et *Pedicularis foliosa* résume bien ce caractère. D'autre part les reliques glaciaires étudiées par M. Hegi sur les anciens nunataks würmiens de l'Oberland zurichois (« Refugien¹ » Hegi) confirment le rôle de refuge joué par ces massifs.

Pour toute cette partie de la Suisse, l'analyse des voies de migration des anciens territoires de refuge et des mouvements des flores est presqu'entièrement à faire. On conçoit que nous ne puissions ici qu'en esquisser le programme.

4^o Le *front sud*, avons-nous dit, a été plus favorisé que le front nord. Mais sur notre territoire, il n'y a guère à envisager — abstraction faite de quelques dépendances valaisannes ou grisonnes sur le versant sud des Alpes — que le Tessin (Pl. VI). Et cependant le Tessin avait la réputation d'avoir une flore alpine pauvre, ce qui ne pouvait que difficilement s'accorder avec les territoires de refuge bien représentés dans sa partie méridionale. Or, les recherches faites ces dernières années par plusieurs botanistes, en particulier par M. Chenevard, ont complètement modifié les anciennes données. Chaque saison d'explorations apporte son contingent d'acquisitions nouvelles, si bien qu'actuellement le Tessin a presque rattrapé le Valais comme richesse alpine. L'histoire cinétique des éléments floristiques du Tessin ne pourra être entamée que lorsque nous posséderons un inventaire bien rédigé de la riche flore de cette région; ce n'est pas le cas actuellement.

* * *

Il nous reste à envisager deux territoires dont l'histoire paraît moins facile à élucider, au premier abord, que

¹⁾ Terme employé dans un sens différent du nôtre.

celle des précédents : l'Engadine et le Valais. Ces deux territoires ont ceci de particulier que leur flore ne se rattache que partiellement aux voies normales d'immigration valléculaires. L'Engadine présente des rapports floristiques beaucoup plus grands avec les Alpes du Tyrol méridional et italiennes voisines qu'avec les massifs qui bordent le cours inférieur de l'Inn. D'autre part, le Valais, tout en présentant nombre d'espèces alpines évidemment arrivées par la voie valléculaire rhodanienne (exemple typique *Pedicularis Barrelieri*), se distingue abondamment des flores rhodaniennes par des éléments que l'on ne retrouve que sur le revers méridional des Alpes, et qui caractérisent le bassin d'Aoste et les bassins plus méridionaux du Piémont. Ce qui est particulièrement important à relever, c'est que la richesse du Valais ne se concentre pas exclusivement sur les plantes alpines, et spécialement nivales, *mais touche à toute la série des formations* y compris les plus thermophiles du fond des vallées. Cette constatation nous amène à dire quelques mots, en terminant, de la période post-glaciaire chaude et sèche qui seule permet de donner une explication rationnelle de ces faits : la *période xérothermique*.

L'existence de la période xérothermique est évidente au point de vue géologique si l'on étudie les loess post-glaciaires du Valais et de la vallée du Rhin que M. Früh a fait connaître. Elle ne l'est pas moins si on tient compte des restes de petits quadrupèdes steppiques que M. Nüesch a découverts au Schweizersbild. La présence dans le thalweg du Valais de formations entières qui sont étrangères à la voie valléculaire rhodanienne française et suisse établissent l'existence de cette période avec tout autant de certitude. Les *Genista radiata*, *Ephedra helvetica*, *Artemisia vallesiaca*, *Oxytropis pilosa*, *Onobrychis arenaria*, *Potentilla Gaudini*, *Trisetum Cavanillesii*, *Poa concinna*, etc., qui donnent leur cachet à la garde valaisanne, ne se retrouvent en partie que dans les bassins d'Aoste, de la

Tarentaise, de la Maurienne, de Suse, etc., et non pas dans la voie valléculaire rhodanienne. Dans les formations montagnardes et subalpines, les mêmes faits se présentent : les *Hugueninia tanacetifolia*, *Silene valesia*, *Geranium aconitifolium* et *divaricatum*, *Asphodelus albus*, etc. ont en Valais une petite aire qui se rattache à celle plus étendue de ces espèces dans les Alpes Grées et occidentales. Les faits géobotaniques confirment donc les données géologiques et paléontologiques pour postuler, après la période glaciaire würmienne, une période xérothermique caractérisée par des phases de climat plus chaudes et plus sèches, à caractères d'ailleurs inégaux suivant les régions considérées. Celle-ci a eu pour conséquence une surélévation considérable de la limite des neiges permanentes, élévation d'autant plus marquée qu'il s'agit de territoires à climat continental comme le Valais. La richesse du Valais en plantes méridionales est donc due, non seulement à l'arrivée d'une florule méridionale rhodanienne (*Buffonia*, *Ranunculus gramineus*, *Helianthemum canum*, *Cotinus Coggygria*, *Lonicera etrusca*, *Stipa capillata*, *Trigonella monspeliaca*, etc.), mais à un degré plus marqué encore à une immigration — par dessus les cols de la chaîne pennine — d'éléments xérothermiques méridionaux (fig. 5). Il en a été de même pour une grande partie des éléments qui constituent la trame des formations subalpines et alpines.

En ce qui concerne l'Engadine, les communications avec le bassin de l'Adige par l'intermédiaire du Vintschgau, et les cols qui établissent le passage avec la Valteline jusques et y compris le col de la Maloja, ont certainement joué un rôle analogue à celui des cols de la chaîne pennine en Valais (fig. 4). L'élévation considérable du fond de la vallée n'a sans doute pas permis l'invasion de formes aussi méridionales qu'en Valais ; cependant la présence des *Dracocephalum austriacum*, *Stipa pennata*, *Centaurea maculosa* et de quelques autres espèces thermophiles, montre que celles-ci ne font pas entièrement défaut. Quant aux

plantes appartenant aux formations alpines, leur immigration postglaciaire se rattache en grande partie aux territoires de refuge transalpins.

Tout récemment M. Brockmann a nié la possibilité de cette explication à la suite de sa remarquable étude sur le vallon de Poschiavo, parce qu'il n'a pas pu constater la présence de 29 espèces sur le versant S. du col de la Bernina, alors que ces espèces existent sur le versant N., ce qui est en contradiction, pense l'auteur, avec les postulats de la théorie des territoires de refuge. Nous avons, il faut l'avouer, été étonné de cette conclusion sommaire. Le Poschiavo n'est, en effet, qu'un des vallons qui descendent du massif de la Bernina dans la Valteline. L'étude des vals Viola et Grosina au N.-E., des vals Fontana, Malenco et Masina au S.-W. pourrait combler, peut-être dans une large mesure, cette lacune apparente. Il est bien dangereux de spéculer ainsi sur la florule d'un petit vallon pour démolir des données qu'une étude d'ensemble rend inéluctables. Quand, par exemple, on passe du Val Tournanche dans la vallée de St-Nicolas en Valais, on a l'impression de rencontrer sur le versant N. de la chaîne pennine une flore plus riche; mais si on établit la comparaison entre le Val Tournanche et les vallées de Tourtemagne ou d'Anniviers, on a l'impression contraire. Les causes qui ont pu, dans la suite des temps, augmenter ou diminuer la richesse locale d'un vallon ou d'une vallée sont si nombreuses qu'il faut se garder de généraliser le résultat de l'étude d'un territoire trop restreint.

La Valteline, ainsi que tous ses vallons afférents, a été entièrement glaciée pendant les temps würmiens. Ce n'est donc pas là qu'il faut chercher un territoire de refuge important, mais plus au sud. Que l'un ou l'autre des vallons de la Valteline ne renferme pas actuellement la totalité des 29 espèces manquantes de M. Brockmann, cela n'a pas d'importance au point de vue du phénomène en général. Si nous examinons à ce point de vue, et de plus

près, la liste des 29 espèces signalées, comme manquant au Poschiavo par l'auteur, nous constatons que 20 d'entre elles se retrouvent dans les Alpes bergamasques¹⁾, territoire de refuge très important pour toute cette partie des Alpes, et dont M. Brockmann ne parle pas. Pour nous, la présence actuelle de ces espèces dans ce dernier territoire, dont la partie méridionale a fonctionné comme massif de refuge glaciaire, suffit pour expliquer l'origine des stations situées dans le massif de la Bernina, sans qu'il y ait lieu de recourir à d'autres hypothèses. D'autre part, sur ces 20 espèces, il en est au moins 16 qui, à notre connaissance, n'ont jamais été aperçues par aucun botaniste au-dessus de la limite des neiges permanentes²⁾ et auxquelles l'explication d'une persistance perglaciaire préconisée par l'auteur ne saurait en aucun cas s'appliquer! Quant aux 9 espèces qui paraissent manquer en l'état actuel (extrêmement imparfait) de nos connaissances sur les Alpes bergamasques — et qui sont peut-être venues dans le massif de la Bernina du N.-E., de l'W. ou du N.-W. — il en est 8 au moins qui n'ont, elles non plus, jamais été constatées au-dessus de la limite des neiges permanentes³⁾.

Il y aurait beaucoup à ajouter si nous avions le temps d'entrer dans un examen plus détaillé des mouvements de flore qui se sont effectués sous l'influence de la

¹⁾ Ce sont les : * *Kobresia bipartita*, *Carex incurva*, * *Tofieldia palustris*, * *Salix caesia*, * *S. glauca*, *Viscaria alpina*, *Dianthus glacialis*, * *Ranunculus pyrenaeus*, * *Astragalus alpinus*, * *Phaca frigida*, *Oxytropis lapponica*, * *Hedysarum obscurum*, * *Helianthemum alpestre*, * *Viola calcarata*, * *Gentiana lutea*, * *Horminum pyrenaicum*, * *Plantago montana* * *Scabiosa lucida*, * *Centaurea Rhaponticum*, * *Crepis alpestris*.

²⁾ Ces 16 espèces sont précédées d'astérisques dans la liste précédente.

³⁾ Ce sont les : *Carex microglochin*, *Juncus arcticus*, *Allium Victoriae*, *Viola pinnata*, *Campanula thyrsoidea*, *Erigeron neglectus*, *Crepis conyzifolia* (*grandiflora*) et *Crepis montana*.

période xérothermique et des intéressants problèmes que celle-ci soulève. Le cadre d'une simple conférence ne le permet pas. Nous croyons cependant en avoir assez dit pour faire comprendre aux naturalistes en général le sens dans lequel sont dirigées nos études actuelles, et le puissant intérêt qui s'attache aux recherches géobotaniques en vue d'élucider l'histoire des mouvements des flores de notre pays.
