

Zeitschrift: Saussurea : journal de la Société botanique de Genève
Herausgeber: Société botanique de Genève
Band: 8 (1977)

Artikel: Eugène Penard (1855-1954) et son hypothèse de l'origine de la flore autochtone des Alpes (1908) : assortie d'une petite chronologie des idées en géographie botanique
Autor: Burdet, Hervé M.
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-1099289>

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: 16.04.2026

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

Eugène Penard (1855-1954) et son hypothèse de l'origine de la flore autochtone des Alpes (1908), assortie d'une petite chronologie des idées en géographie botanique

HERVÉ M. BURDET

Résumé

BURDET, H. M. (1977). Eugène Penard (1855-1954) et son hypothèse de l'origine de la flore autochtone des Alpes (1908), assortie d'une petite chronologie des idées en géographie botanique. *Saussurea* 8: 93-108.

La vie d'Eugène Penard, naturaliste et romancier genevois est évoquée. Le passage de son roman "Trois années dans les glaces" où il développe sa théorie est présenté, reproduit et discuté. La théorie de Penard est située dans le contexte général des idées en géographie botanique ainsi que dans celui plus réduit de la géographie botanique alpine.

Abstract

BURDET, H. M. (1977). Eugène Penard (1855-1954) and his hypothesis on the origin of the autochthonous alpine flora (1908), with a brief chronological survey of the main concepts in botanical geography. *Saussurea* 8: 93-108. In French.

The life of Eugène Penard, naturalist and novelist from Geneva (Switzerland) is recalled. A section of his work: "Trois années dans les glaces", where he develops his hypothesis, is reproduced, discussed, and situated in the general context of ideas met with in botanical geography as well as in the more restricted field of alpine botanical geography.

Pour les botanistes genevois, Eugène Penard est l'un de ceux qui ont fondé leur Société botanique en 1875. Il fut aussi le dernier survivant du groupe des fondateurs et notre président d'honneur de 1939 à sa mort. C'est à ces divers titres que son souvenir a été évoqué (DUPERREX, 1976) lors de la célébration du centenaire de notre société. Mais Eugène Penard avait plus d'une corde à son arc et sa personnalité aux multiples facettes l'a fait connaître dans bien d'autres domaines. Il fut à la fois ou successivement explorateur botanique du Colorado et auteur célèbre de romans d'aventure, président d'honneur de la Société suisse de zoologie et membre honoraire de l'American Society of Protistology, membre du Queckett Club de Londres et précepteur du prince Youssouppoff.

Vie d'Eugène Penard

Eugène Penard est né à Genève le 16 septembre 1855 et c'est dans le collège de cette ville qu'il fit ses études. Ses souvenirs d'enfance, qu'il évoquait encore volontiers presque un siècle après, comportaient des témoignages curieux et brillamment racontés sur une époque qui, pour la plupart de ses auditeurs, appartenait à l'histoire: les émeutes révolutionnaires du 22 août 1864 à Genève... Garibaldi en chemise rouge faisant aux Genevois un violent discours contre la papauté du haut du balcon de la maison Fazy, à la rue du Mont-Blanc, le 8 septembre 1867... Après quelques années de vains efforts pour essayer de se transformer en employé de banque, entre 1872 et 1880, Eugène Penard reprend ses études aux universités d'Edimbourg, de Heidelberg et de Genève. Il y obtient des titres de bachelier aussi bien en lettres qu'en sciences physiques et naturelles et le grade de Master of Arts. En 1888, élève du célèbre Carl Vogt, à Genève, il est reçu docteur ès sciences naturelles après le dépôt d'une thèse intitulée: "Recherches sur le *Ceratium macroceros*". Cette publication marque le début de la carrière zoologique et protistologique d'Eugène Penard. Il consacra dès lors le plus clair de son énergie et de son temps à l'examen microscopique des êtres unicellulaires, à l'étude des Rhizopodes et Sarcodinés, Héliozoaires, Infusoires et Péridiniacées. Son attention se porte tout d'abord sur les représentants locaux de ces groupes, ceux du lac Léman par exemple, ensuite sur les récoltes qu'il a eu l'occasion de faire au cours de ses voyages en France, en Italie, Allemagne, Ecosse, Algérie... Finalement, la notoriété venue, on lui enverra des Rhizopodes du Spitzberg, du Loch Ness, de l'Himalaya pour étude et détermination. C'est ainsi qu'il reçut notamment ceux récoltés au cours de l'expédition Charcot dans l'Antarctique, en 1912, et ceux recueillis par Fuhrmann en Colombie.

Cette belle carrière de chercheur, émaillée de plus de quatre-vingts publications énumérées par DOTTRENS (1954), ne fut cependant jamais associée à une charge d'enseignement ou à une fonction universitaire susceptible d'assurer à Eugène Penard un gagne-pain. C'est la raison pour laquelle, sans situation à 36 ans, il s'expatrie et accepte en 1891 une mission d'herborisation dans les Montagnes Rocheuses. Ses récoltes, aujourd'hui préservées aux Conservatoire et Jardin botaniques de Genève sous le nom de "Dr. E. Penard – Plantae Coloradenses – 1891" comportent 550 numéros tant de phanérogames que de mousses, champignons et lichens. Deux des vingt-huit lichens ramenés à cette occasion se sont d'ailleurs révélés nouveaux pour la science, ainsi que deux *Delphinium* qui ont été décrits par Huth: *D. penardi* et *D. barbeyi*. En 1895, dans l'un de ses travaux sur les menthes, J. Briquet a également donné le nom de Penard à la variété de *Mentha arvensis* que l'on rencontre sur les berges sablonneuses humides des cours d'eau dans la région de Boulder, mais il serait hasardeux, dans l'état actuel de nos connaissances, de prétendre que cette variété s'écarte notablement du type spécifique de *M. arvensis*. Les récoltes de E. Penard en 1891 n'ont, au reste, pas été faites dans un pays inexploré et totalement inconnu; elles avaient pour but de compléter les collections Boissier dans une région géographique mal connue des Européens et mal représentée dans les collections genevoises. Ces récoltes ont largement atteint leur but dans la mesure où elles ont pu être consultées par exemple par les botanistes, surtout allemands, occupés à préparer les "Pflanzenfamilien" de A. Engler et qui avaient à étudier les plantes des Montagnes Rocheuses. De 1892, à 1898, et toujours pour des raisons

alimentaires, Eugène Penard se voue au préceptorat en Allemagne chez le baron Belewski, puis en Russie chez le prince Orloff, enfin dans la famille Youssouppoff où il aura le douteux privilège de contribuer à l'éducation du prince Felix Félixovitch, le futur assassin de Raspoutine. Rentré à Genève, Eugène Penard semble disposer d'un modeste pécule qui lui permet de retrouver ses travaux sur les Rhizopodes et les Héliozoaires. Il ne paraît pas manquer des moyens d'existence nécessaires et publie une "Faune rhizopodique du bassin du Léman" en 1902. Il traite en 1905 le groupe des Sarcodinés dans le "Catalogue des Invertébrés de Suisse". C'est en 1915 qu'il ressentira les premières atteintes du mal qui va peu à peu lui retirer toute possibilité de procéder à des examens microscopiques, et renonçant bien malgré lui à l'étude des formes les plus réduites et à sa technique d'examen favorite: les préparations translucides et incolores, il se rabat sur l'étude des Infusoires de 1916 à 1922. Mais tout travail au microscope lui est désormais impossible. Loin de se laisser décourager par sa vue devenue mauvaise, Eugène Penard semble saisir l'occasion de cette inaction forcée pour donner libre cours au côté spéculatif de sa nature et il nous livrera au fil de publications comme "Les protozoaires considérés sous le rapport de leur perfection organique" (1922), "Les Infiniments petits dans leurs manifestations vitales" (1938) et "Protozoaires et Psychologie" (1941) le fruit de ses souvenirs et de ses réflexions. Quittant l'étroit terrain de la morphologie classique et de la description des formes, bases très strictes de la systématique, il aborde dans ces pages le problème du fonctionnement des structures unicellulaires et passe à la description du comportement de ces êtres primitifs. Eugène Penard s'éteignit paisiblement le 5 janvier 1954 à Genève.

Une hypothèse scientifique publiée dans un roman d'aventure

Pour son délassement, un peu pour améliorer ses moyens d'existence aussi, Eugène Penard s'était mis dès 1905 à écrire des romans d'aventure. Ces ouvrages, très prisés de la jeunesse à laquelle ils étaient destinés, furent réédités à plusieurs reprises. Le succès de "L'Atoll", des "Etranges découvertes du Docteur Todd" ou du "Convict" était sans doute dû aux intrigues captivantes qu'Eugène Penard savait si bien développer dans une langue souple et vivante. Il est très probable aussi que l'intérêt des jeunes lecteurs était tenu en éveil par le stratagème qui y était constamment pratiqué. Tous les romans d'Eugène Penard sont en effet subtilement enrichis de vastes descriptions d'histoire naturelle, de passionnants dialogues entre explorateurs ou savants. Le texte est fréquemment rehaussé d'allusions aux théories scientifiques les plus modernes et le tout avec la plus exacte véracité. Le procédé est bien connu et il a fait fureur: Jules Verne l'a pratiqué et le succès de ses romans d'aventure, toute proportion gardée, a la même origine que celui de l'œuvre romanesque d'Eugène Penard. Il ne tombe jamais dans la "science-fiction" mais se livre à de brillants exercices de vulgarisation scientifique. Le quatrième roman d'aventure d'Eugène Penard: "Trois années dans les glaces" a paru pour la première fois en 1908. Il a été réédité en 1912 et en 1943. Comme son titre le laisse supposer, il s'agit d'une expédition polaire longtemps bloquée dans les glaces. Les longues périodes d'inaction de l'équipage incitent les officiers et les



Eugène Penard à 45 ans

savants du bord à consacrer une partie de ces temps morts à l'instruction de leurs hommes. C'est ainsi qu'un beau jour le lieutenant Wolcott, naturaliste du voyage, aborde dans son cours le problème de l'origine de la flore autochtone des Alpes, fournissant à Eugène Penard une tribune assez surprenante pour y exprimer une hypothèse scientifique. Dans ce cas particulier, en effet, les idées qu'il profère sur ce sujet s'apparentent non seulement à un vaste courant de recherche sur les problèmes de l'origine, de l'âge des flores et de leurs migrations, mais en outre, le lieutenant Wolcott, alias Eugène Penard, nous livre une théorie peut-être schématique, voire simpliste, mais parfaitement actuelle en 1908 et même originale. Le problème qui est débattu est celui de l'âge des espèces endémiques alpines. En 1907, année où Eugène Penard a vraisemblablement écrit son roman, les glaciations

et leurs phénomènes annexes, leurs conséquences pour les paysages modernes et leur influence sur l'évolution et la répartition des êtres vivants sont des problèmes de brûlante actualité scientifique. L'ouvrage fondamental sur les glaciations dans les Alpes de Penck & Brückner: "Die Alpen im Eiszeitalter" est en cours de parution... Dans sa session de 1907 à Fribourg, la Société helvétique des sciences naturelles a inscrit dix conférences à son programme; pas moins de la moitié traitent de problèmes liés aux glaciations. On y trouve notamment une évaluation de l'aspect de la Suisse au temps des glaciations par F. Mühlberg, une étude des réimmigrations postglaciaires des flores en Suisse par J. Briquet, une étude comparable pour les animaux par F. Zschokke, enfin deux études sur les phénomènes de l'érosion et en particulier les surcreusements glaciaires par E. Chaix et J. Brunhes. Eugène Penard prend donc position dans les controverses scientifiques de son pays et de son temps et, distinguant soigneusement dans la démonstration du lieutenant Wolcott les idées généralement admises, celles d'autres savants qu'il ne nomme cependant pas et les siennes propres qu'il donne pour nouvelles, il nous propose avec un peu d'humour, une certaine modestie mais sans pédantisme aucun l'hypothèse suivante...¹

"L'origine de la flore autochtone des Alpes"

"Vous savez déjà sans doute," commença Wolcott, "que les hautes montagnes de l'hémisphère boréal, les Alpes en particulier, possèdent une flore toute particulière, une flore alpine, composée pour la majeure partie d'espèces que l'on retrouve dans les régions polaires, d'espèces arctiques en un mot. Eh bien! toutes ces plantes, en définitive, ont une même origine; les espèces alpines sont filles des régions polaires.

"Il y a très longtemps, bien des milliers, des dizaines de milliers d'années, mais pourtant à une époque qui géologiquement parlant n'est pas encore très éloignée de nous, les pôles jusque là libres de glace ont commencé à se recouvrir d'une calotte de neige; puis cette nappé blanche s'est lentement étalée, toujours plus loin vers le sud, gagnant les plaines de la Russie, couvrant de glace la Scandinavie, l'Ecosse, et tout le nord du continent américain. De leur côté, les hauts sommets des Alpes dominaient des neiges éternelles, d'immenses glaciers descendaient bien loin dans les plaines, et revêtaient le pays d'un épais manteau. Mais en même temps que les glaces du nord arrivaient toujours plus au sud, la flore arctique les précédait dans leur marche, abandonnait les régions boréales à présent refroidies, et s'établissait partout où elle pouvait prendre pied.

"Cependant, après bien des siècles, il se fit un mouvement de retrait; les neiges reculaient vers le nord, maintenant, reculaient toujours plus, jusqu'au delà du cercle polaire, pendant que dans les Alpes les glaciers se faisaient plus petits, abandonnant les unes après les autres les plaines qu'ils avaient recouvertes si longtemps.

"Alors, il se produisit un phénomène, bien naturel d'ailleurs, mais extrêmement curieux: toute cette flore alpine, incapable de vivre plus longtemps dans ces régions qu'abandonnaient les neiges, suivit ces dernières dans leur recul, remonta vers les pôles, ou bien tout au contraire gagna les sommets des montagnes, qui leur offraient des conditions suffisantes d'habitabilité. Et c'est ainsi que plus tard, après le retrait définitif des glaces,

¹ E. Penard: *Trois années dans les glaces*, A. Jullien, Genève. 1908: 119-128.

après l'époque glaciaire, on put voir dans l'extrême nord comme aussi dans les vallons des Alpes, des espèces identiques, séparées maintenant par de vastes espaces, mais qui en définitive n'avaient de part et d'autre qu'une seule et même origine.

"Cette origine arctique de la flore alpine, considérée dans sa généralité, ne fait aujourd'hui l'objet d'aucun doute; mais une question reste encore obscure, qui a donné lieu à d'interminables controverses: à côté de ces plantes reconnues comme d'origine boréale, qui constituent la majeure partie de la flore des hauts sommets alpins, il en existe d'autres, qui sont spéciales aux Alpes et restent inconnues dans les régions arctiques; c'est ce qu'on a appelé la flore "autochtone" ou "endémique" du massif alpin.

"D'où viennent-elles alors, ces espèces autochtones?"

"Pour les uns, ce sont des produits directs du terrain, elles sont nées sur place – explication bien vague et peu en harmonie avec les exigences de la science actuelle, qui n'accepte pas des êtres hautement organisés et nés de toutes pièces avec leurs caractères au complet; – pour d'autres, ce seraient là les restes d'une flore primitive des Alpes, celle qui peuplait les vallées avant l'époque glaciaire, avant l'arrivée des immigrants du nord.

"Eh bien! cette dernière explication n'est à mon avis pas suffisante encore; tout en lui reconnaissant une part probable de vérité, je serais porté, pour la majeure partie au moins des plantes dites autochtones, à leur assigner une origine identique encore avec celles qui venaient du nord; en résumé, les espèces dites autochtones des Alpes seraient des espèces arctiques au même titre que les autres, mais qui, arrivées du nord avec ces dernières, *auraient été plus tard incapables d'exécuter le long voyage de retour*, et seraient maintenant perdues pour le Nord... Qu'en pensez-vous, Todd?"

Je me contentai de faire un geste d'assentiment; cette théorie nouvelle, qui tombait là brusquement dans le discours de mon ami Wolcott, m'avait frappé comme d'un rayon de lumière... qui sait si la vérité n'était pas là?

"Suivez bien mon raisonnement:" continua Wolcott, "Voyons! nous avons une émigration en masse, une marche lente, se continuant pendant des milliers, des dizaines de milliers d'années, gagnant le sud, au milieu de difficultés sans nombre. Sur certains points, les émigrants sont arrêtés, périssent, ou bien réussissent à tourner les obstacles et à se frayer un passage quelque part; et tandis que la grande masse se répand au sud d'une manière uniforme, des tribus se disloquent, des représentants d'une même espèce arrivent par des chemins divers en des lieux différents.

"Ce sont là alors les "espèces disjointes", ces plantes que l'on est tout étonné de trouver, par exemple, dans le massif du Simplon, puis à deux cents lieues de là sur un sommet des Pyrénées ou dans un vallon des Carpathes. Tous ces faits de disjonction, qui sont nombreux, prouvent une lutte terrible, une destruction partielle qui n'a laissé debout qu'une partie des immigrants. Et alors, quand après de longs siècles tout ce monde s'est retiré de nouveau vers le nord, a repris lentement le chemin de la patrie primitive, ne peut-on, ne doit-on pas concevoir que certaines espèces n'ont pas été de force à faire le trajet du retour? Ces espèces-là, dans le nord on ne les reverrait plus, elles avaient, lors de la première émigration, quitté leur patrie pour n'y plus revenir; mais bien loin au sud, elles restaient vivantes, cantonnées sur quelques sommets des Alpes... Voilà ma théorie; qu'en dites-vous, capitaine?"

"Elle est séduisante, mon cher Wolcott, et parfaitement scientifique; mais il faudrait des preuves; en avez-vous, de sérieuses, déjà?"

"J'ai peu de chose, il faut l'avouer, mais enfin, il y a des faits réels, qui semblent appuyer ma thèse. Par exemple, entre les formes alpines communes, répandues un peu partout, et les formes dites endémiques, on trouve toutes les transitions désirables. Les espèces disjointes, qui par elles-mêmes constitueraient en quelque sorte un terme milieu entre les deux extrêmes, sont à leur tour pleines de renseignements; beaucoup d'entre elles constituent des nids ou foyers, séparés les uns des autres par des distances considérables; quelques-unes par exemple se rencontreront dans les Alpes suisses et dans les Montagnes Rocheuses des Etats-Unis, pour rester inconnues partout ailleurs; on ne peut donc leur refuser une origine commune, puisqu'elles sont identiques; et cependant, il y a un

siècle à peine, les botanistes européens étaient parfaitement en droit de les donner comme espèces autochtones des Alpes, car dans les Montagnes Rocheuses, on ne les a trouvées que plus tard. Il y a plus encore: on connaît, dans une vallée de la Suisse, une plante alpine qui ne se trouve que là dans le monde entier, sauf... au Kamptschatka! N'est-elle pas *presque* endémique, celle-là? et pourtant, il faut qu'elle ait une origine arctique... et moi, n'ai-je pas retrouvé, ici-même, tout près du Pôle, la *Campanula excisa* de la Vallée de Saas, et deux *Androsace* connues seulement dans les Alpes suisses, autrement dit trois espèces qu'il faudra rayer du tableau des espèces endémiques?

“Et puis, n'est-ce pas un fait curieux que, dans les Alpes, les plantes dites autochtones, loin d'être plus fortes et plus résistantes que les immigrées d'origine reconnue arctique, soient plus faibles en effet? ne devraient-elles pas être plus fortes, comme produit direct du terrain? et cette faiblesse elle-même, n'est-elle pas en faveur de ma thèse? n'est-il pas vraisemblable que dans le voyage de retour les plus faibles aient péri? le voyage d'aller, elles ont pu le faire, à grand'peine; le retour a été impossible.

“J'irai même plus loin, je prétends que lors de la grande émigration venant du nord, des espèces ont été incapables même de faire le voyage d'aller, qu'elles ont succombé en route, se sont perdues totalement au Pôle comme dans les Alpes! elles n'existent plus, nulle part, elles ont existé! c'est une conséquence de la loi des probabilités... et après tout, cette loi ne constitue-t-elle pas à elle seule un argument de valeur?... Etant donnée l'émigration polaire, lente, pénible, difficile, étant donnée plus tard la marche de retour plus difficile encore, il faut que parmi les espèces en marche un certain nombre se soient égarées en route, disjointes, il faut que certaines aient péri ou n'aient fait qu'une partie du trajet, il faut que d'autres n'aient pas pu accomplir le voyage de retour, il faut enfin que quelques-unes, peut-être même beaucoup, aient été anéanties au sud comme au nord... des espèces disparues, mortes, fossiles enfin!”

Wolcott s'arrêta, promenant ses regards autour de lui, comme pour provoquer des questions, et prêt à fournir de nouvelles explications.

“Excusez-moi, lieutenant,” dit Austin, “votre discours m'a vivement intéressé, et si je puis prétendre à une opinion quelconque, je déclare votre théorie excellente; mais il y a un point qui me trouble... si toutes ces plantes que vous appelez autochtones ou endémiques, et qui concernent les montagnes de l'Asie, de l'Europe, de l'Amérique, enfin trois continents entiers, si tout cela a dû appartenir à la flore arctique, ne serait-ce pas exiger des régions boréales, qui auraient fourni ces espèces en nombre si considérable, une richesse inouïe, beaucoup plus grande que nous en serions raisonnablement en droit de leur attribuer?”

“Bravo, Austin!” s'écria Wolcott, “voilà qui me fait plaisir! mon garçon, tu iras loin, tu sais réfléchir! Eh bien! ton objection est sérieuse! moi aussi, je me la suis posée plusieurs fois; mais en fait, elle n'a pas la valeur qu'on serait tenté de lui reconnaître au premier abord: le nombre des espèces alpines endémiques, purement endémiques, que l'on connaît dans l'hémisphère boréal tout entier, est en somme très restreint; je ne cite pas de chiffres, car la mémoire me fait ici défaut; disons 300 ou 400 espèces, au maximum; la flore alpine en général, reconnue comme d'origine arctique, est bien plus riche, et dépasse un millier d'espèces. Or, il ne faut pas perdre de vue le fait qu'avant l'émigration glaciaire, toute cette flore arctique, héritière directe de la flore pliocène éminemment riche, couvrait d'immenses espaces, s'étendait en une vaste ceinture autour du pôle tout entier, et que le nombre des espèces devait y être bien supérieur à ce que nous voyons maintenant; et ces quelques centaines de numéros à ajouter à la flore actuelle, ce ne serait rien que de très modeste; probablement en faudrait-il bien plus encore pour reconstituer la richesse primitive du Nord.”

“Il me semble,” dis-je à mon tour, “mon cher Wolcott, que vous faites trop bon marché de la théorie qui voudrait faire dériver ces plantes autochtones de la flore primitive du pays même. Après tout, à la fin de l'époque pliocène, les Alpes existaient, étaient soulevées, plus hautes même peut-être qu'elles le sont maintenant; elles devaient avoir

déjà leur flore, qui descendant à la plaine au fur et à mesure de l'extension des glaciers, sera remontée plus tard vers les cimes, et, elle aussi, aura été retrouver sa patrie.”

“Oui, Todd, vous avez raison; c'est là le point faible, et je suis tout prêt à reconnaître à cette théorie une part au moins de vérité, mais une part seulement, dans ce sens qu'il y aurait eu, à un certain moment et dans les régions où les glaces arrivant du nord venaient à se confondre avec celles qui descendaient des hautes montagnes, une rencontre, un mélange de deux flores, qui plus tard seraient remontées ensemble vers les sommets. Mais il m'est difficile de me représenter que cette flore primitive des Alpes, avant l'époque glaciaire, et dont la parenté avec la flore polaire devait être nulle ou en tout cas se perdre dans la nuit des temps, n'ait pas revêtu déjà alors sa physionomie propre, différente de la physionomie arctique, et qui nous permettrait de distinguer du coup les formes immigrées des espèces autochtones; peut-être faudrait-il chercher plutôt ces formes de la flore alpine pliocène, dans les espèces actuellement montagnardes, et non positivement alpines, et qui en effet revêtent des caractères spéciaux?”



Eugène Penard à 91 ans

Petite chronologie des idées en géographie botanique

Précurseurs

Alors que l'étude de la botanique descriptive semble remonter si haut dans l'histoire de l'humanité qu'elle se perd dans la nuit des temps, il ne paraît guère possible de considérer que l'étude de la distribution des végétaux a commencé avant le XVIII^e siècle. Il est plus que probable que quelqu'un a réalisé avant cette époque que le globe n'était pas uniformément recouvert de la même végétation partout, mais personne avant **TOURNEFORT** n'a tenté de décrire les relations multiples qui unissent le règne végétal avec les paysages et les climats. On considère communément que c'est lui qui a reconnu le premier les zonations latitudinale et altitudinale du globe et leurs relations réciproques. D'une manière exagérément formelle, il serait possible de dater la première étude de géographie botanique en tant que telle, du jour où **ANDREAS HEDENBERG**, élève de **LINNÉ** a déposé sa thèse intitulée: "Dissertatio botanica, sistens Stationes Plantarum, quam..." le 3 avril 1754. En fait, ce n'est qu'à l'aube du XIX^e siècle que le sujet a été véritablement abordé et c'est probablement **C. L. WILLDENOW** (1765-1812) qui a su le premier dans son "Grundriss der Kräuterkunde zu Vorlesungen entworfen" (1792), fournir une description claire des relations entre dissémination et répartition, introduisant le concept d'association de plantes et montrant les limites caractéristiques de certaines espèces et les affinités remarquables de plantes pourtant réparties sur des continents différents.

Voyageurs

Une grande variété d'auteurs se sont exprimés sur le sujet de la géographie des plantes et certains furent, comme **DE CANDOLLE**, de purs théoriciens "en chambre"; le plus souvent, cependant, et c'est bien logique, ce sont les grands voyageurs qui ont été amenés à traiter ce sujet. On peut donc considérer que la géographie botanique a souvent progressé grâce à l'expérience et au coup d'œil acquis par certains grands explorateurs au cours de leur voyages. Ainsi **A. DE HUMBOLDT** (1769-1859), à la suite de son voyage en Amérique du Sud avec **A. BONPLAND**, a donné l'une des premières descriptions scientifiques de la végétation équatoriale. Il a su montrer la composition différente des flores tropicales et tempérées. C'est également lui qui a le premier souligné la valeur des lignes isothermes en géographie botanique. En outre la monumentale publication de son "Voyage aux régions équinoxiales...", celle de ses "Ansichten der Natur", (1808) ou même celle de "Kosmos" (1845-1862) ont certainement contribué à répandre et à généraliser l'idée de sociétés de plantes et d'associations.

Autre voyageur, **R. BROWN** (1773-1858), le naturaliste de l'expédition anglaise commandée par le capitaine Flinders envoyé explorer les côtes de l'Australie, réalisa qu'au plus un dixième des espèces australiennes qu'il voyait se rencontreraient également dans d'autres parties du monde et à la suite d'une série de comparaisons minutieuses, il en déduisit que la flore australienne est plus proche de celles de l'Inde et de l'Afrique du Sud que de celle de l'Amérique du Sud. C'est probablement là le premier cas de raisonnement en termes de flores continentales. Les

travaux de R. BROWN sur les affinités et les distributions géographiques des genres et des espèces sont les fondements mêmes de la géographie botanique. Disciple de HUMBOLDT, J. F. SCHOUW (1789-1852), comparant ses notes de voyage en Norvège, en Italie et en France, entreprit de formuler les lois et principes qui régissent la répartition des plantes. Son ouvrage "Grundtræk til en almindelig Plan-tegeographie" (1822) fixe une bonne part des concepts et de la terminologie qui est encore d'usage actuellement en phytogéographie. Il semble avoir attaché une importance toute particulière aux facteurs externes dans son explication de la répartition des plantes et comme la plupart de ses contemporains, il s'attache tout spécialement à la description du rôle prépondérant joué dans ce domaine par la température. Il est le premier à décrire le rôle de l'humidité relative des sols mais ne retiendra pas celui de la nature chimique du sol. Ce n'est, en effet qu'avec l'"Essai de Phytostatique" (1849) de J. THURMANN que l'importance de la géologie sous-jacente et le principe clairement exposé de l'édaphisme feront leur apparition. La facilité relative avec laquelle l'appareillage du temps permettait les mesures de température et d'humidité de l'air est responsable de l'apparition dans le monde scientifique des premières délimitations de zones vitales, généralement représentées de manière cartographique. L'un des premiers et des plus connus de ces cartographes des zones de la vie fût F. J. F. MEYEN (1804-1840) qui discerna ainsi le caractère similaire des régions de montagne dans plusieurs parties du globe. Sa conception prédarwinienne de l'espèce l'empêcha cependant de parvenir à expliquer pourquoi ces régions équipotentiels sont peuplées de plantes notablement différentes et l'incita à formuler une théorie erronée de la génération spontanée: "Grundriss der Phytogeographie" (1836).

Floristes

De nombreux floristes, en plus de listes énumératives de plantes pour une région donnée, ont livré le fruit de leurs réflexions sur la répartition et la dérivation probable des plantes qu'ils avaient à étudier. Ce sont autant de contributions à la géographie botanique et certaines furent très importantes. J. D. HOOKER (1817-1911) qui eut dans sa jeunesse l'occasion de parcourir une bonne partie de l'hémisphère austral donne déjà dans sa "Flora antarctica" (1844-1847) en plus de ses rapports d'exploration et de ses descriptions d'espèces nouvelles, de brillantes discussions sur la répartition des végétaux de l'hémisphère austral. Son immense connaissance floristique de presque toutes les parties du monde, acquise au fil de voyages ultérieurs en Inde, Syrie, Palestine, dans l'Atlas et aux Etats-Unis, lui permit de faire des observations sur l'uniformité des flores des îles antarctiques, la similitude des espèces dans les hautes montagnes du Chili, de l'Australie, de la Tasmanie et de la Nouvelle-Zélande ainsi que de concevoir le principe de l'endémisme. Deux de ses publications peuvent être rapprochées aussi bien par leur date de parution que par l'idéologie scientifique qui les sous-tend des travaux de A. L. P. P. DE CANDOLLE pour la première et de C. R. DARWIN pour la seconde. L'essai de J. D. HOOKER sur la flore de Nouvelle-Zélande date, en effet, de 1853-1855; il précède de deux ans la "Géographie Botanique Raisonnée" de A. L. P. P. DE CANDOLLE (1855), alors que son essai sur la flore de la Tasmanie date de 1860, c'est-à-dire qu'il est presque contemporain de l'"Origine des espèces" de C. R. DARWIN. Les différences de conception entre ces deux œuvres marquent

bien le début de l'époque évolutionniste et darwinienne en géographie botanique; aussi bien, J. D. HOOKER n'était-il pas le correspondant et le familier de DARWIN, celui qui avec A. GRAY, lui a fourni à foison les observations, les conseils et les renseignements d'ordre botanique dont il a fait usage dans sa célèbre théorie?

Evolutionnistes

A. L. P. P. DE CANDOLLE (1806-1893) fut donc le dernier des grands phytogéographes prédarwinniens et sa "Géographie Botanique Raisonnée" marque à la fois la fin d'une époque et la fin d'une manière de raisonner. Il attachait, lui aussi, une importance primordiale aux facteurs thermiques pour expliquer la répartition des plantes, mais il distinguait entre les températures minimales requises par une espèce et les températures maximales qu'elle était capable de supporter, déterminant ainsi son aire de répartition théorique. Il a tenté ensuite de comparer ces calculs avec la réalité observable dans différentes familles. C'est d'ailleurs pour avoir pratiqué sa méthode au niveau de la famille, plutôt qu'à celui du genre, qu'il ne put tirer tout l'enseignement possible de ses travaux. C'est du moins la critique que lui a adressée DARWIN. Lorsque DE CANDOLLE examine l'origine possible des espèces, il en arrive à considérer pour un grand nombre de raisons, que l'origine de la plupart des espèces contemporaines est d'une grande antiquité géologique et que leur création a probablement été successive. Passant ainsi à un cheveu de la thèse darwinienne, DE CANDOLLE manque de peu la théorie évolutive.

Après la publication de l'"Origine des espèces" en 1859, le monde scientifique est d'abord comme frappé de stupeur. Certains éclatent en vociférations injurieuses, la plupart revoient leurs conceptions. En géographie botanique, le darwinisme est une période de réflexion. Cette nouvelle conception évolutive de l'espèce ajoute une variable de plus, celle de l'espèce elle-même, aux paramètres déjà nombreux dont il faut tenir compte pour expliquer les répartitions. A. GRISEBACH (1814-1879), surtout floriste, semble avoir presque immédiatement raisonné en termes évolutifs et darwiniens. Il propose, dans sa "Vegetation der Erde" (1872), 54-60 formes de végétation classées en fonction des principales régions climatiques du globe. Il conçoit les organismes dans leur mutabilité et les caractérise selon leur capacité de réponse aux divers facteurs de leur habitat. A. ENGLER (1844-1930) a marqué la géographie botanique de sa forte personnalité comme il en a marqué la botanique systématique descriptive. Son "Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt" (1879-1882) est l'une des pierres angulaires de la géographie floristique. Ses conceptions sont résumées en 36 thèses présentées en tête de l'ouvrage. ENGLER donnait beaucoup de poids, dans ses explications des répartitions modernes à l'histoire géologique du globe. Il se réfère presque constamment à la végétation de l'ère tertiaire, par exemple, ou au rôle des glaciations. O. DRUDE (1852-1933) regroupe les flores du monde en 20, plus tard en 35 royaumes floraux dans son ouvrage "Handbuch der Pflanzengeographie" (1890). Ses conceptions souvent engleriennes, rejoignent parfois celles de Grisebach, par exemple quand il évoque le rôle joué dans la répartition des plantes par l'interaction entre la géographie physique et la climatologie d'une région.

Physiologistes et écologistes

Le dernier quart du XIX^e siècle vit apparaître une sorte nouvelle de réflexion sur les rapports que les plantes entretiennent avec leur milieu. Le darwinisme

n'ayant pas été après tout l'explication définitive de tous les problèmes de géographie botanique, une école nouvelle voit le jour, qui pourrait porter le nom d'école physiologique ou écologique. Elle conçoit et décrit la plante comme une somme de fonctions vivantes ou comme le bilan d'un échange avec le milieu ambiant. Selon la même idée, une prairie étant la somme des individus qui la composent est donc une somme de bilans individuels avec le milieu. BONNIER, G. E. M. & C. FLAHAULT dans leurs "Observations sur les modifications des végétaux suivant les conditions physiques du milieu" (1878) formulent les bases de ces conceptions nouvelles qui vont prendre de l'essor avec les travaux de VOLKENS en 1887 sur les déserts d'Arabie et d'Égypte, ceux de SCHENCK en 1886 sur les biotopes aquatiques pour culminer en 1895 avec l'essai de J. E. B. WARMING (1841-1924): "Plantensamfund" dans lequel il examine une à une les formations végétales et les facteurs physico-chimiques de leur habitat. Il arrive à la conclusion que chaque espèce doit être en harmonie, tant pour ses fonctionnements internes que pour ses relations externes, avec l'environnement dans lequel elle vit. Elle serait déplacée ou éliminée si les conditions du milieu devaient changer au point de rendre une adaptation impossible. La formulation de telles conceptions est en fait l'acte constitutif de l'écologie moderne. Elles furent reprises, élargies et exposées avec plus de rigueur encore dans les travaux de A. F. W. SCHIMPER (1856-1901) comme "Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage" (1898) et ceux de C. SCHRÖTER (1855-1939) comme "Genetische Pflanzengeographie" (1913). SCHRÖTER et ses disciples sont en outre à l'origine du développement d'une véritable sociologie des plantes appliquée entre autres aux marais de la Suisse ou aux prairies alpines.

A la fin du XIX^e siècle, les auteurs qui cherchent encore à traiter la géographie botanique dans son ensemble se font plus rares. On se spécialise, choisissant un hémisphère ou un continent plutôt qu'un autre, voire un massif, un pays ou un biotope en particulier. Encore cette tendance n'est-elle pas absolue et l'on pourrait citer au moins une exception notable: L. CROIZAT auteur d'un "Manual of Phytogeography" (1952) et d'une "Panbiogeography" (1958), c'est-à-dire d'un texte traitant de l'ensemble de la biosphère dans toutes ses dimensions.

Dans le cadre de cette brève récapitulation et pour retomber sur Eugène Penard et notre sujet, nous nous limiterons au cas particulier des Alpes.

Spécialistes des Alpes

Les premières observations phytogéographiques dans les Alpes remontent peut-être à J. J. SCHEUCHZER (1672-1733) qui est en tout cas le fondateur de la géographie physique alpine. Les Alpes apparaissent bien sûr dans presque tous les grands ouvrages de phytogéographie et l'on tente d'expliquer dans leur cas comme dans celui d'autres massifs montagneux, les raisons de l'étonnante similitude de leur flore avec celle des régions polaires ou les causes des parentés florales qu'elles présentent avec d'autres montagnes. C. FORBES (1846) et DARWIN ont décrit ces particularités et les ont attribuées au changement des conditions climatiques pendant les glaciations. R. VON WETTSTEIN (1892) a tenté d'apercevoir les modifications successives de la végétation pendant cette époque, en se fondant sur l'évidence qu'on peut retirer de l'examen des fossiles. Au moment où Eugène

Penard aborde le sujet, les questions auxquelles les spécialistes tentent de répondre peuvent être regroupées de la manière suivante (M. C. JEROSCH, 1903):

1. Quels étaient les rapports du stock ancien "tertiaire" de la flore alpine avec les flores tertiaires des autres parties du monde?
2. Quelle est l'origine des éléments "nordiques" de la flore alpine?
3. Quel est l'âge de la flore "endémique" alpine?
4. Existe-t-il dans la flore alpine des éléments "méridionaux" et permettent-ils de postuler une période xérotrophe?

L'hypothèse d'Eugène Penard se range dans le troisième groupe et déborde partiellement sur les groupes 1 et 2. Sur ce sujet les opinions des meilleurs spécialistes divergent: les espèces propres aux hautes montagnes de l'Europe et aux Alpes, en particulier, sont-elles pré- ou postglaciaires? En clair, étaient-elles déjà existantes avant les glaciations ou non? En termes évolutifs, la question se pose de la manière suivante et légèrement différente: le temps qui s'est écoulé depuis les glaciations a-t-il été suffisamment long pour permettre des phénomènes de spéciation conduisant à l'apparition des espèces endémiques alpines que nous connaissons aujourd'hui ou cette durée a-t-elle été trop courte pour permettre un tel phénomène? Dans ce dernier cas, l'origine des espèces endémiques alpines devrait être recherchée à l'époque qui a précédé les glaciations.

O. HEER (1885) tout comme A. SCHULZ (1894) est d'avis qu'une bonne partie de la flore alpine indigène était déjà formée et en place au début des glaciations. R. CHODAT (1894), A. KERNER VON MÄRILAUN (1888), P. VOGLER (1901), A. POKORNY (1869) et J. BRIQUET (1899, 1901), avec des divergences entre eux et quelques nuances, sont également favorables à la théorie de l'origine préglaciaire de la flore endémique alpine. Leurs explications sont très diverses pour rendre compte de la persistance de cette flore malgré des circonstances adverses: vastes migrations d'espèces, refuges glaciaires, "nunataks"... C. VON NÄGELI & A. PETER, les monographes du genre *Hieracium* (1885-1889) considèrent possibles de légères variations pendant les glaciations ou depuis, mais selon eux, la majeure partie des espèces, sous-espèces et même des variétés du genre qu'ils ont étudié est d'origine préglaciaire.

H. CHRIST offre la particularité de s'exprimer différemment en 1866 et en 1882. Dans sa première formulation, il considère que c'est pendant les glaciations que s'est formée la flore alpine à proprement parler et qu'elle s'est répartie en fonction de l'emprise changeante des glaces sur toutes les régions périphériques des Alpes. Sous leur deuxième forme, les raisonnements de H. CHRIST diffèrent nettement puisqu'il attribue une origine franchement postglaciaire à la flore endémique des Alpes. Il est d'ailleurs le premier à poser une question qu'Eugène Penard reprendra assez brillamment: si la végétation endémique haut-alpine existait déjà aux temps des grandes glaciations, pourquoi n'est-elle pas présente aujourd'hui aussi bien dans le Nord que dans les Alpes? O. DRUDE (1890) tout comme A. KERNER VON MÄRILAUN n'envisage au plus que des évolutions de formes après les glaciations, ce qui fait de CHRIST le champion le plus décidé de l'évolution spécifique postglaciaire. Seul ENGLER (1879) qui attache dans toutes ses explications de l'évolution des couvertures végétales une importance primordiale aux glaciations, se range partiellement à ses côtés en attribuant une origine postglaciaire

à certaines espèces comme les Gentianes, Potentilles, Campanules, Valérianes, Phyteuma et Sempervivum.

R. VON WETTSTEIN (1898) se rapproche de la position d'Engler. Il considère toute la flore endémique alpine comme issue du tertiaire récent mais d'un autre côté, il voit des éléments plus récents se former à partir de ce vieux stock; non seulement des variétés mineures mais des formes qu'il convient de traiter au rang spécifique. Il compte au nombre de ces espèces "jeunes" toutes celles dont la répartition actuelle reflète encore exactement les conditions de leur création, car selon lui, il est évident que si ces formes avaient existé avant les glaciations, leur répartition actuelle ne serait pas du tout si facile à interpréter. Cet argument qui veut faire des répartitions actuelles un critère incontestable de l'élucidation des phénomènes reculés de migration ou d'évolution est également repris par E. PENARD.

E. PENARD avec son hypothèse se range donc dans le camp des partisans de l'origine préglaciaire de la flore endémique alpine. Comme VON WETTSTEIN, il voit le stock primitif de la flore alpine provenir du tertiaire récent. Il ne fait cependant appel à aucune évolution à partir de ce stock, considérant que la simple statistique peut rendre compte de son appauvrissement au fil de ses tribulations. Comme ENGLER (1866), il voit dans l'évolution de la couverture de glace le seul facteur de la répartition et de l'appauvrissement du stock de départ. Il répond, de manière statistique une nouvelle fois, à la question de CHRIST (1882): pourquoi la flore endémique alpine est-elle absente du Nord? Parce que le stock primitif appauvri dans un premier temps par l'invasion des glaces a été encore appauvri lors de sa longue migration de retour vers le Nord. Pour PENARD donc: origine préglaciaire de la flore endémique alpine, répartition modulée par les glaces, aucune spéciation évolutive depuis la fin du tertiaire, appauvrissement constant du stock tertiaire dû aux longues migrations et aux circonstances adverses, aussi bien à l'installation des glaces qu'à leur disparition. De ces divers facteurs découleraient, selon lui, la rareté relative des espèces endémiques alpines, leur répartition actuelle et leur absence des régions nordiques. L'hypothèse de E. PENARD, cette thèse de l'atrésie statistique non évolutive d'un stock primitif lui est propre. Elle est originale et plausible. La question, à ce jour, n'a du reste pas trouvé de solution péremptoire. Ajoutons donc E. PENARD au nombre des théoriciens de la floristique alpine même s'il avait l'habitude assez déroutante de publier ses thèses dans des romans d'aventure!

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BONNIER, G. E. M. & C. FLAHAULT (1878). Observations sur les modifications des végétaux suivant les conditions physiques du milieu. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, sér. 6, 7: 93-125.
- BRIQUET, J. (1899). Les colonies végétales xérothermiques des Alpes lémaniennes. *Bull. Murith. Soc. Valais. Sci. Nat.* 28: 125-212.
- (1901). Recherches sur la flore des montagnes de la Corse et ses origines. *Annuaire Conserv. Jard. Bot. Genève* 5: 12-119.
- CANDOLLE, A. L. P. P. de (1855). *Géographie botanique raisonnée ou exposition des faits principaux et des lois concernant la distribution géographique des plantes de l'époque actuelle*. V. Masson-J. Kessmann, Paris-Genève, 2 vol.
- CHODAT, R. (1894). Remarques de géographie botanique relative aux plantes récoltées dans les vallées de Bagnes et de la Viège, et au Simplon. *Bull. Soc. Bot. France* 41: CCLXXVIII-CCCX.

- CHRIST, H. (1866). Über die Verbreitung der Pflanzen der alpinen Region der Europäischen Alpenkette. *Neue Denkschr. Allg. Schweiz. Gesammten Naturwiss.* 22: 1-84.
- (1882). *Das Pflanzenleben der Schweiz*. Ed. 2. Zürich.
- DARWIN, C. R. (1859). *On the origin of species by means of natural selection; or, the preservation of favored races in the struggle for life*. J. Murray, London.
- DOTTRENS, E. (1954). Eugène Penard, Président d'honneur de la Société suisse de zoologie (1855-1954). *Rev. Suisse Zool.* 61: 3-8.
- DRUDE, O. (1890). *Handbuch der Pflanzengeographie*. J. Engelhorn, Stuttgart.
- [DUPERREX, A.] (1976). Discours présidentiel prononcé par M. Aloys Duperrex lors de la cérémonie du centenaire de la Société botanique de Genève. *Saussurea* 7: 7-14.
- ENGLER, A. (1879-1882). *Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere der Florengebiete seit der Tertiärperiode*. W. Engelmann, Leipzig. 2 vol.
- EWAN, J. (1948). Botanical explorers of Colorado – VII. Eugène Penard. *Trail and Timberline* 354: 84-87.
- FORBES, E. (1846). On the connexion between the distribution of the existing fauna and flora of the british isles, with the geological changes which have affected their area, especially during the epoch of the northern drift. *Mem. Geol. Surey Great Britain* 1: 336-434.
- GOOD, R. (1955). *Plant geography. A century of progress in the natural sciences 1853-1953*. California Academy of Sciences, San Francisco: 747-765.
- GRISEBACH, A. (1872). *Die Vegetation der Erde nach ihrer klimatischen Anordnung. Ein Abriss der vergleichenden Geographie der Pflanzen*. W. Engelmann, Leipzig. 2 vol.
- GUYENOT, E. (1954). Eugène Penard, 1855-1954. *Arch. Sci.* 7: 33-37.
- [Hedenberg, A.] (1754). *Dissertatio Botanica, sistens Stationes Plantarum, quam... sub Praesidio... Caroli Linnaei... publice ventilendam sistit Andreas Hedenberg... die III. Aprilis anni MDCCLIV,...* L. M. Höjer, Upsaliae.
- HEER, O. (1855). Über die nivale Flora der Schweiz. *Neue Denkschr. Allg. Schweiz. Ges. Gesammten Naturwiss.* 29: 1-114.
- HOOKE, J. D. (1844-1847). *The Botany of the Antarctic Voyage of H. M. discovery ships Erebus and Terror in the years 1839-1843,...* I. *Flora Antarctica*. Reeve, London.
- (1853-1855). *The Botany of the Antarctic Voyage of H. M. discovery ships Erebus and Terror in the years 1839-1843,...* II. *Flora Novae Zelandiae*. Reeve, London.
- (1860). *The Botany of the Antarctic Voyage of H. M. discovery ships Erebus and Terror in the years 1839-1843,...* III. *Flora Tasmaniae*. Reeve, London.
- HUMBOLDT, F. A. VON (1845-1862). *Kosmos. Entwurf einer physischen Weltbeschreibung*. Stuttgart & Tübingen. 5 vol.
- (1808). *Ansichten der Natur,...* Tübingen.
- & A. J. A. BONPLAND (1805-1837). *Voyage aux Régions Equinoxiales du Nouveau Continent, fait en 1799-1804,...* Paris.
- JEROSCH, M. C. (1903). *Geschichte und Herkunft der Schweizerischen Alpenflora, eine Übersicht über den gegenwärtigen Stand der Frage*. W. Engelmann, Leipzig.
- KERNER VON MÄRILAUN, A. (1888). Studien über die Flora der Diluvialzeit in den östlichen Alpen. *Sitzungber. Kaiserl. Akad. Wiss. Math.-Naturwiss. Cl. Abt. 1*, 97: 7-39.
- MEYEN, F. J. F. (1836). *Grundriss der Pflanzengeographie mit ausführlichen Untersuchungen über das Vaterland, den Anbau und den Nutzen der Vorzüglichsten Kulturpflanzen, welche den Wohlstand der Völker begründen*. Haude & Spener, Berlin.
- NÄGELI, C. VON & A. PETER (1885-1889). *Die Hieracien Mittel-Europas*. R. Oldenburg, München. 2 vol.
- PENARD, E. (1888). *Recherches sur le Ceratium macroceros*. Université de Genève. Thèse. Genève.

- PENARD, E. (1908). *Trois années dans les glaces*. A. Jullien, Genève.
- PENCK, A. & E. BRUCKNER (1901-1909). *Die Alpen im Eiszeitalter*. C. H. Tauchnitz, Leipzig. 3 vol.
- POKORNY, A. (1869). Über den Ursprung der Alpenpflanzen. *Jahrb. Alpen-Vereins* 5: 237-249.
- REEDS, H. S. (1942). *A short history of the plant sciences. A new series of plant science books* 7. Chronica Botanica Co., Waltham.
- SCHENK, H. (1886). *Die Biologie der Wassergewächse*. M. Cohen, Bonn.
- SCHIMPER, A. F. W. (1898). *Pflanzen-Geographie auf physiologischer Grundlage*. G. Fischer, Jena.
- SCHOEUW, J. F. (1822). *Grundtræk til en almindelig Plantegeographie*. H. Schultz, Kjøbenhavn.
- SCHRÖTER, C. (1913). Genetische Pflanzengeographie. In Korschelt, E. & al., eds. (1912-1915), *Handwörterbuch der Naturwissenschaften* 4: 907-942. G. Fischer, Jena.
- SCHULZ, A. (1894). *Grundzüge einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt Mitteleuropas seit dem Ausgang der Tertiärzeit*. G. Fischer, Jena.
- THÜRSMANN, J. (1849). *Essai de phytostatique, appliqué à la chaîne du Jura et aux contrées voisines, ou étude de la dispersion des plantes vasculaires envisagée principalement quant à l'influence des roches sous-jacentes*. Jent & Gassmann, Berne, 2 vol.
- Verhandlung der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft. 90. Jahres-Versammlung vom 28. bis 31 Juli 1907 in Freiburg. H. R. Sauerländer & Co., Aarau.
- VOGLER, P. (1901). Über die Verbreitungsmittel der schweizerischen Alpenpflanzen. *Flora Allg. Bot. Z.* 89: 1-137.
- VOLKENS, G. (1887). *Die Flora der Aegyptisch-Arabischen Wüste auf Grundlage anatomisch-physiologischer Forschung dargestellt*. Bornträger, Berlin.
- VULF, E. V. (1932). Vvedenie v istoriceskyju geografiju rastenij. *Trudy Prikl. Bot. Selek. Prilož.* 52.
- WARMING, J. E. B. (1895). *Plantensamfund*,... P. F. Philipsen, Kjøbenhavn.
- (1896). *Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. Eine Einführung in die Kenntnis der Pflanzenvereine*. Deutsche... Ausgabe von E. Knoblauch,... Borntraeger, Berlin.
- WEIBEL, R. (1956). Eugène Penard (16 septembre 1855–5 janvier 1954). *Trav. Soc. Bot. Genève* 3: 41.
- WETTSTEIN, R. VON (1892). Über die fossile Flora der Höttinger Breccie. *Denkschr. Kaiserl. Akad. Wiss. Math.-Naturwiss. Kl.* 59: 479-524.
- (1998). *Grundzüge der geographisch-morphologischen Methode der Pflanzensystematik*. G. Fischer, Jena.
- WILLDENOW, C. L. (1798). *Grundriss der Kräuterkunde zu Vorlesungen entworfen*. Haude & Sperner, Berlin.