

LE GENRE ARUM

APERÇU SYSTÉMATIQUE AVEC CONSIDÉRATIONS SPÉCIALES SUR LES
RELATIONS PHYLOGÉNÉTIQUES DES FORMES

PAR

DR JOH. HURRY

PROFESSEUR AU GYMNASIUM IMPÉRIAL ET ROYAL DE WERDENAU (1910).

(Suite).

2. — Phylogénie du genre ARUM

a) Démonstration d'une complication croissante de l'inflorescence ; développement ultérieur.

Les membres les plus répandus d'un groupe donné sont les plus compliqués comme structure.

Une forme primitive unique pourvue d'une aire de dispersion étendue suffit comme point de départ.

Trois foyers de développements (Europe méridionale, région du Caucase et Arménie, Syrie et sud de l'Asie mineure).

b) Age des espèces isolées, terminé par les circonstances géologiques des lieux d'habitat et au moyen de la complication progressive des parties de l'inflorescence (voir plus haut).

a) Une forme donnée n'est constante que dans des conditions constantes. C'est par des expériences que l'on peut décider dans quelles limites un caractère des formes est variable dans des conditions variables. Les relations de changements de toutes les parties d'un organisme, laissées jusqu'ici dans l'ombre, s'appellent (d'après Pfeiffer) des corrélations. Par des interventions artificielles, l'on peut aboutir à des changements remarquables¹. La condition de possibilité d'un

¹ Klebs, *Wirkung der Entwicklungsänderungen bei Pflanzen*, Jena, 1903. — Les résultats des études des monstruosités dans le monde végétal (Göbel, Fischer, Christl, etc.) sont aussi très intéressants et montrent que toutes les possibilités de développement ne sont nullement épuisées par le développement normal ; ils nous renseignent sur les propriétés généralement latentes, qui sont

développement de nouvelles espèces et formes issues de types plus anciens est inhérente à la plante même. Nous avons déjà dit que la plante est un être très sensible, qu'elle possède la faculté de changer, de transformer sa structure et ses organes, conformément à un but, qu'elle est plastique. Toute plante possède assurément cette faculté d'adaptation qui n'est sans doute pas répartie pour chacune dans la même mesure et la même perfection ; nous seuls paraissions impuissants à saisir ces rapports subtils entre la forme et le milieu ambiant. La plante a d'abord acquis cette faculté latente, et si peu pressentie, la plupart du temps, que nous nous étions de son apparition soudaine (mutation ; voir plus haut). Ce n'est qu'ainsi que nous comprenons que chaque plante marque ses limites relativement à l'intensité des facteurs extérieurs, et nous ne nous étions plus que, dans la règle, les plus anciens types phylogénétiques (espèces, formes) tiennent ferme à leur forme ; les moins plastiques sont donc les très anciennes espèces, ce qui était aussi le cas de celles qui n'existent plus. Une autre circonstance que nous devons admettre, c'est que les transformations ne peuvent pas être soudaines, sinon la plante est vouée à l'anéantissement pour n'avoir pas trouvé le temps de s'organiser en conséquence, à moins que ces transformations n'aient eu lieu encore dans le domaine du possible, donc du connu, hérité peut-être des époques premières ; il existe, en effet, des plantes tellement tenaces qu'elles survivent sans préjudice aux extrêmes les plus considérables ; mais ce cas paraît être celui d'une infime minorité. La constance de ces plantes est aussi une nécessité absolue : les transformations doivent se continuer toujours, mais lentement. Naturellement, chaque genre présente sa marche spéciale de formation, mais toujours les impulsions déjà acquises se trouvent réalisées en lui. Il est donc compréhensible que les plantes expriment cette adaptation de façons diverses, que les membres les plus jeunes y soient portés plus diversement que les membres plus âgés, qui, peut-être, se développent tous uniquement dans une direction. Finalement les nouvelles dispositions occasionnées par des changements de conditions des lieux d'habitat ne seront pas toutes pareillement parfaites et conformes au but, et la lutte pour l'existence se fait généralement succomber, tandis que les adaptations victorieuses et par effort individuel de développement de ces caractères hérités, à supposer que ces nouvelles conditions, cause première de leur origine, continuent à subsister.

Si donc nous en venons maintenant aux circonstances de notre genre¹, nous devons essayer de comprendre le développement des soudainement mises en activité et, certes souvent de façons diverses. Nous distinguons ici aussi deux formes : formation progressive et formation atavique. La capacité de réaction de la plante sur les conditions de milieu et de nutrition est spécifique, et se développe dans ce cas sans que l'on puisse reconnaître une utilité quelconque de la nouvelle production, qui paraît même souvent contraire au but (*A. longispalum*, quelques formes d'*A. comphalloides*).

(Comparez aussi :

Welstein, *der Neulamarismus*, Leipzig, 1902.

Engler, dans « *Wissenschaft, Ergbn. des Int. Bot. Kong. Wien, 1905* »

¹ Pour l'histoire du genre, comparez les déductions d'Engler, dans *Engler u. Prantl, d. nat. Pflg.* (Leipzig, 1889) II Bd., *Araceae*.

espèces et des formes, d'abord dans le temps actuel, et ensuite dans les époques antérieures. Pour cela, nous partirons des rameaux les plus jeunes de l'arbre généalogique, au point de vue historique, des variétés, formes, sous-formes, races, etc. La variabilité de certains caractères, l'apparition des formes de transition, la subordination, directe ou indirecte aux conditions d'habitat, ont déjà été traitées au commencement.

Il conviendrait de remarquer que ce qui suit est un simple essai d'obtenir d'un type ancestral la formation, sur une base morphologique, de plantes actuellement vivantes et de leurs espèces les plus affines, cela en tenant compte des transformations géologiques dans les différentes parties de l'aire de dispersion du genre. L'on pourrait m'objecter, en raison surtout des lacunes relatives à la connaissance des conditions géologiques, que j'aborde là un domaine bien hypothétique; mais, malgré tout, j'espère avoir fait, par cet exposé, un pas en avant pour une connaissance plus exacte des conditions de parenté dans les espèces d'*Arum* existant actuellement.

« La mutation et le croisement font comprendre la diversité du monde des organismes, mais non la complication croissante de l'organisation que nous constatons comme progrès dans le développement. Ce progrès est en relation indéniable avec l'adaptation successive à de nouvelles fonctions et conditions de vie...¹⁾ »

« Si l'on admet qu'il existe une adaptation fonctionnelle, la gradation du développement des organes se comprend d'une manière générale, elle laisse de côté les organes non influencés. La faculté de l'individu de se transformer pour un certain but par une adaptation directe dans certaines limites, doit être considérée comme prouvée ». (Cela nous fournit aussi les moyens de nous expliquer la nouvelle formation et la distribution des formes dans leurs aires : tous les facteurs dits « extérieurs » sont largement distribués sur la terre, d'une manière déterminée; une considération théorique doit donc déjà conduire à la supposition que les formes de plantes qui sont sous l'influence de leur lieu d'habitat, révèlent, dans leur développement, une amplitude d'organisation analogue. « Les espèces d'origine récente sont le plus souvent en rapport très clairs avec les facteurs extérieurs, sous l'influence desquels elles ont pris naissance, pour autant qu'elles apparaissent dans des aires qui se touchent mutuellement, et qu'elles sont reliées à la limite des aires par des formes de transition non hybrides »).

Et cela nous fait toucher du doigt la manière dont nous aurons, dans la suite, à juger les formes isolées.

En ce qui concerne les espèces, races et groupes de formes du genre *Arum*, nous pouvons penser qu'ils ont été substitués surtout à une forme ancestrale dont le territoire de dispersion a été très morcelé par les changements de composition du sol, de sorte que des foyers de dispersion se produisirent immédiatement; qu'en outre, les époques

¹ Welstein, *Die gegenwärtige Aufgabe der bot. Systematik*, Vorles. v.

² 27. Okt. 1892; *Über direkte Anpassung*, Vortrag am 28. Mai 1902 zu Wien.

³ 27. Okt. 1892; *Über direkte Anpassung*, Vortrag am 28. Mai 1902 zu Wien.

glaciaires principalement eurent une influence directe sur la marche du développement ou bien l'annulèrent par la suppression des formes intermédiaires. Finalement, des changements de formes, sans doute tout à fait locaux, ont eu lieu pour des espèces isolées, par une conservation due souvent au hasard dans des lieux qui ne montrent peut-être que partiellement ou même plus du tout les conditions originaires; des variétés qui, dans différentes parties du grand centre initial de dispersion sont issues de la même espèce largement répandue, avec des dissimilitudes minimales et qui paraissent en abondance comme endémismes secondaires, sont mises en violent contraste avec les endémismes dits anciens, qui se sont conservés intacts. Si nous commençons par les espèces les plus répandues, ce sont, en Europe: *A. maculatum*; en Asie Mineure et en Syrie: *A. elandatum* et *A. Dioscoridis*. Or, de même que les pays respectifs ont leur propre histoire, de même aussi ces espèces se sont développées diversement hors de la forme typique. Si nous considérons qu'en Asie Mineure, en Syrie et en Palestine, les périodes glaciaires ont été bien loin d'avoir sur l'ensemble du tapis végétal la même influence que dans le reste des pays méditerranéens, mais, que, d'autre part, dans toute la région méditerranéenne, il y a des circonstances indéniables qui devaient y régner dès la période glaciaire, nous voyons que l'Orient est sûrement la partie de l'ancien grand territoire de dispersion de notre genre, dans lequel ses membres pouvaient sans contrainte poursuivre leur développement et se maintenir, en même temps que toute une série d'espèces d'autres genres.

Le monde végétal ambiant à une grande influence sur la conservation et l'extension des espèces d'*Arum*: la prépondérance de la forêt sur les terrains cultivés sur les terrains incultes, sont autant de causes déterminant l'étendue et la limitation de l'aire de dispersion de nos espèces. Dans l'Asie Mineure et plus au sud, il se pourrait que les conditions aient changé fort peu dans les montagnes et à l'intérieur, et peut-être pas du tout sur le littoral (depuis la fin de la période tertiaire), ou bien des conditions semblables se sont reproduites depuis la période glaciaire. La liaison avec la région basse n'a sans doute été interrompue que partiellement et après le retrait des glaciers: les précédents éléments floraux, à peine amoindris, se sont réintroduits, tandis qu'en Europe ils étaient fortement déclinés.

Déjà ces faits parleraient au point de vue phylogénétique en faveur du grand âge des espèces orientales, par rapport à *A. maculatum*.

Or, comme la période glaciaire a aussi exercé une influence beaucoup moindre en Palestine (et partiellement aussi en Syrie) que plus au nord, les éléments floraux ont pu s'y maintenir en toute sécurité et continuer à s'y développer selon les dispositions individuelles, pendant toute la durée de ces dépressions climatiques, si mystérieuse pour la flore européenne pré-glaciaire. Il se peut donc qu'il s'y soit trouvé un ancien reliction du genre *Arum*, un descendant peu différent de la forme type. Et de fait c'est ce que présente l'*A. Palashinum* par son inflorescence, de structure beaucoup plus simple que chez les autres membres de ce groupe d'espèces, preuve de son grand âge.

C'est-à-dire que, bien que dans son ensemble le genre présente une grande fixité qui se manifeste surtout chez

A palest. →
Asie Mineure

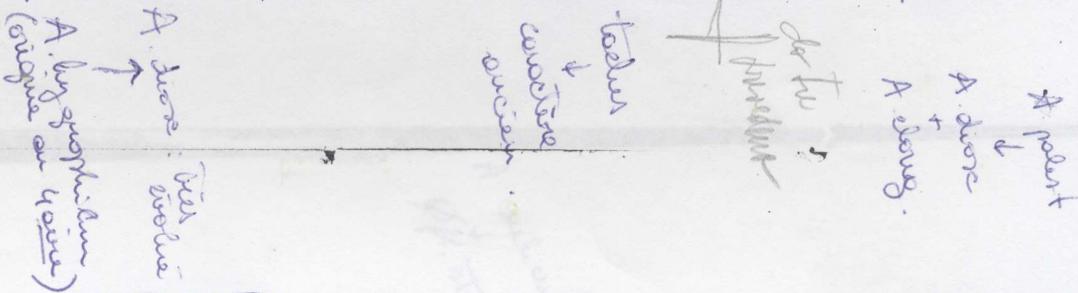
origine orientale

Europe:
A. mac.
A. eland + Syria
A. eland + Europe

Les caractères de l'inflorescence, on peut cependant constater une continuation de modification, qui trouve son expression d'un côté dans la complication de l'appareil des fleurs neutres, de l'autre dans l'affaiblissement de la coloration de la spathe aux tons blanchâtres et verdâtres. Le coloris devient manifestement superflu. L'appareil nectarière le remplaçant dans sa tâche.

Tandis que nous ne trouvons dans *A. palaestinum* qu'un ou tout au plus deux verticilles de fleurs neutres inférieures, de forme rigide et courte, nous voyons dans *A. Dioscoridis* aussi bien que dans *A. elongatum* leur nombre considérablement augmenté : ils deviennent plus étalés, plus longs, et ferment l'espace du tube au-dessous d'eux beaucoup mieux que dans *A. Palaestinum*. Dans les nombreuses formes de *A. Dioscoridis* (voir à cette espèce), nous pouvons nous représenter de la manière la plus simple le passage successif du coloris pourpre uniforme de la spathe à des taches et des points limités, qui finalement devait trouver sa solution dans une coloration verte uniforme. Quelles circonstances ont donné lieu à ces changements, quel but spécial ont ces taches, ou même en ont-elles un ? Ce sont des questions que nous n'aborderons pas pour le moment. Quand on cultive *A. nigrum*, les formes décrites sous le nom d'*A. variatum* apparaissent avec un dessin coloré de la surface intérieure de la spathe qui rappelle vivement *A. Dioscoridis*. De même les formes de *A. maculatum*, qui possèdent une spathe maculée, font supposer un processus de même ordre, de fort ancienne origine, aboutissant à la réduction du coloris pourpre unique en taches isolées. Or, je considère les formes tachetées de *A. maculatum* comme formes directement ataviques, qui, une fois mises en culture, voyagèrent de château en château, et de jardin en jardin dans les cloîtres, pour finir par se répandre sauvages aujourd'hui dans toute l'Allemagne, donc aussi dans des contrées qu'aujourd'hui elles n'auraient jamais vues. *A. maculatum* Mill. sans macules et *A. thibicum* sont par conséquent comme les anneaux de jonction, distingués par leur spathe uniformément blanchâtre et verdâtre.

D'après le principe « que les espèces les plus susceptibles de modification sont les plus récentes », *A. Dioscoridis* doit bien être considéré comme le dernier, le plus jeune membre de la série évolutive que nous désignons par ce même nom. *A. hygrophilum* s'est démembré beaucoup plus tôt et a suivi en propre un mouvement évolutif contribuant à en faire une véritable plante de montagne. Ici nous voyons un second mode de développement : un coloris pourpre uniforme passant à des tons verdâtres et finalement blanchâtres, indiqués même déjà dans *A. palaestinum* (voir à cette espèce) : le coloris pourpre se retire du champ central vers les bords de la spathe, surtout à l'entrée supérieure du tube, et se maintient finalement comme ourlet de bordure ; il disparaît aussi parfois complètement, surtout une fois la fructification achevée ou quand l'inflorescence reste plus longtemps ouverte. Un rétrécissement de la spathe, un grand nombre de fleurs neutres longues et effilées, constituent autant d'autres signes marquant de son évolution progressive. Des formes qui ressemblent aux formes intermédiaires de *A. palaestinum* à *A. Dioscoridis* établissent la liaison avec *A. elongatum* dans l'espace et dans le temps. Comme *A. hygrophilum* apparaît cependant beaucoup plus obstinément en culture que *A.*



Dioscoridis, je crois pouvoir admettre fermement que par son développement historique, il est plus ancien que *A. Dioscoridis*, plus récemment que *A. palaestinum* et *A. elongatum*. Une liaison plus étroite avec ceux-là manque cependant, et le motif pourrait bien en être une ancienne interruption de relation avec la forme type ; la culture y a aussi beaucoup contribué. Les montagnes de Syrie et principalement le Liban et l'Anti-Liban ne restèrent finalement pas non plus exempts de catastrophes aux époques post-tertiaire et glaciaire, car on a découvert des traces de glaciers dans le Liban¹ ; cependant la Palestine et le pays plat de Syrie restèrent certainement sans grand changement et les précédentes conditions de végétation y continuèrent ; la mer y exerça, en même temps que la latitude méridionale, une influence modératrice. Toujours est-il que ces conditions nous fournissent les moyens de nous expliquer la genèse de *A. hygrophilum*. Encore aujourd'hui, cette espèce croît en cette région dans le voisinage de la neige des hautes montagnes ; d'une forme type méditerranéenne il s'est donc strictement formé peu à peu une plante montagnarde endurent, qui avec l'extinction de la période glaciaire a suivi les neiges dans leur retraite vers les hautes montagnes, pendant qu'une épaisse ceinture de latiflits et de buissons, provenant peut-être d'une autre période humide et fraîche, interrompait toute relation avec la région inférieure. Ce n'est que par l'installation des conditions de climat actuelles et surtout par le déboisement des montagnes que l'espèce a pu de nouveau émerger du côté de la vallée. De nouveau sans doute, chaque période glaciaire subséquente doit avoir repoussé bien loin vers la vallée la plante de montagne ainsi nouvellement formée, puisqu'on la trouve aujourd'hui même sur la côte, tandis que son véritable territoire de dispersion est la région montagnarde et subalpine.

Le membre le plus jeune de la série de *A. Dioscoridis* est l'espèce de ce même nom, soit à cause de son abondance de formes, soit en raison de la complication progressive de l'appareil des fleurs neutres et de la perte graduelle du coloris vert de la spathe.

Un autre signe distinctif de la progression évolutive est la séparation graduelle d'une région stiptée et d'une masse au spidice, accompagnée généralement d'un raccourcissement de la masse et d'un allongement de la tige de la masse.

Nous trouvons déjà ce trait indiqué dans *A. palaestinum*, mais il est encore plus marqué dans *A. Dioscoridis*. Ainsi, nous trouvons dans la *A. variatum* en même temps l'impression des trois modes de progression évolutive :

1. Decoloration complète de la spathe coïncidant avec la disparition des macules.
2. Complication de l'appareil des fleurs neutres par l'augmentation de leurs verticilles supérieurs.
3. Délimitation assez nette entre la masse et l'axe, en ce que la masse est considérablement plus épaisse à la base qu'au sommet.

C'est ainsi que la série évolutive de *A. Dioscoridis* nous met le plus distinctement devant les yeux la marche successive de transformation et de perfectionnement de notre genre depuis la forme type pré-gla-

¹ Comparez à ce sujet l'annotation de la page 335.

cairie. Il a suivi deux chemins : le premier a conduit, de la forme ancestrale (ou espèce type), à travers des formes qui ont dû ressembler beaucoup à *A. palestinum*, à *A. hygrophilum*; l'autre a conduit, passant par *A. palestinum*, directement à *A. Bioscoridis*; le dernier membre de ce processus est la *A. viridulum*.

Si nous comparons *A. elongatum*, si riche en formes d'après la compilation de son organisation, avec *A. palestinum*, nous voyons dans les formes typiques, nommées généralement *A. conophalloides* dans la littérature, une large concordance avec la dernière espèce : le spadice long et épais, fusiforme, pourpre très foncé, la grande spathe pourpre-noir, les fleurs neutres d'un violet noir, rigides et épaisses, tout le port de la plante, surtout quand elle croît dans les lieux favorables, tous ces traits prouvent une intime parenté des deux espèces. Mais les mutations spéciales que la région d'habitat de *A. elongatum* a dû produire depuis la fin de la période tertiaire jusqu'à l'époque actuelle n'ont naturellement pas été sans marquer leur influence sur la plante; mais elle s'est transformée, probablement déjà très tôt (certainement dès avant la période glaciaire), en véritable plante de montagne : comme toutes les autres espèces du genre *Arum* habitant les hautes montagnes (p. ex. *A. hygrophilum* et d'autres), elle a une spathe plus étroite; de plus elle possède plusieurs verticilles de fleurs neutres supérieures; enfin nous y constatons aussi une délimitation plus ou moins complète de l'axe et de la masse. Nous montrerons plus loin comment elle est arrivée dans la région d'habitat de la série de *A. Bioscoridis* (au Liban et autres endroits).

Mais sous le nom d'*A. elongatum* sont réunies une masse de formes, perceptibles sans doute en beaucoup de cas pour le seul spécialiste; elles peuvent être envisagées en une série de continuité comme celles de *A. Bioscoridis*. Les membres initiaux possèdent les caractères indiqués plus haut, les membres terminaux ont une spathe verdâtre ou même blanchâtre et un spadice tirant sur le brun ou sur le jaune; le coloris pourpre de la spathe se retire du champ central vers les bords, donc exactement comme dans *A. hygrophilum* et *A. Bioscoridis*; au spadice, elle se décolore toujours plus et passe finalement au jaune; ce dernier cas ne se produit pas dans la série de *A. Bioscoridis* et c'est une des raisons qui m'ont engagé à séparer *A. elongatum* de cette série évolutive et à le placer en tête d'une série spéciale. Les derniers membres de la série de *A. elongatum* seraient à peu près ceux connus dans la littérature sous le nom d'*A. nisszens* Stapf, formes que j'ai groupées ensemble sous *A. nisszens*, de même que quelques-unes du groupe de formes *f. Engleri*.

Cette série de formes trouve sa continuation dans *A. Welsteinii*; cette espèce n'est connue sans doute jusqu'ici que de Crète et, là même, dans une aire très restreinte; cependant son apparition, si différente de *A. elongatum*, s'explique par les transformations géologiques dans l'île, dont il sera parlé plus en détail plus loin. Qu'elle soit proche parente de *A. elongatum*, c'est ce que prouvent entr'autres les caractères l'inflorescence, spécialement le spadice fusiforme, dont la masse n'est que peu distincte de l'axe. Mais quel progrès dans le développement! Non seulement la spathe un peu lavée de pourpre ou entièrement vert-jaunâtre, ainsi que le spadice jaunâtre ou brunâtre, témoignent d'un grand perfectionnement et d'une vaste transformation, mais

surtout le nombre très augmenté des fleurs neutres supérieures, qui ressemblent tout à fait à celles de *A. italicum*, accusent ce degré de perfectionnement. C'est au point que *A. Welsteinii* fut identifié avec *A. italicum*, mais dans la plupart des cas, il fut joint à *A. creticum*; il a de commun avec cette espèce, outre l'existence et l'allongée, la parait être le principal motif — la spathe blanchâtre et allongée, la forme en fuseau et la nuance jaunâtre du spadice. Mais *A. creticum* se distingue de cette espèce comme de toutes les espèces d'*Arum* en général par les fleurs neutres supérieures complètement rabougries et rares, et qui peuvent même manquer. A mon sens, ce détail typique pourrait être envisagé comme un caractère plus régressif si une autre circonstance ne venait s'y ajouter. En effet, aussi longtemps que je n'avais pas vu d'échantillons bien conservés de cette espèce, je l'avais prise, à cause de son apparence particulière, pour une plante tout à fait pas favorisée, condamnée à bientôt disparaître, si sa conservation n'était pas favorisée par des conditions d'habitat spécialement avantageuses, ce qui parait bien être vraiment le cas. Mais lorsque je vis les premiers échantillons bien conservés (dans l'Herbier Boissier), je changeai immédiatement d'opinion. La spathe de ces plantes n'était que très peu enroulée au fond, donc sans tube proprement dit, à peu près comme dans le *Calla*; naturellement les fleurs neutres n'ont alors aucun but et sont transformées en étamines, par quoi leur nombre est très augmenté. La question se pose, si l'inflorescence ouverte est plus propre au but que celle des autres espèces. Pour cela il faudrait connaître exactement le processus de pollinisation de l'espèce. Apparemment c'est une régression, mais nous voyons combien l'espèce reste pourtant luxuriante, comme elle fructifie abondamment, et il y aurait lieu d'examiner si cette transition peut s'expliquer par les conditions particulières de l'habitat; cette question reste ouverte.

Quand on compare ces formes de *A. creticum* sans fleurs neutres avec les *A. palestinum*, *Bioscoridis*, *elongatum* et autres, on serait tenté de ne pas compter *A. creticum* dans le genre *Arum*; là intervenant alors ces formes qui présentent du moins encore des fleurs neutres rabougries, et rattachent l'espèce à la série des *Orientalis*. Nous voyons donc ici une double marche évolutive : espèce type *A. elongatum-A. Welsteinii*, et espèce type *A. elongatum-A. creticum*. Naturellement, *A. elongatum* de l'Herbe présente est issu aussi, d'abord dans le cours de la période glaciaire, puis dans les époques suivantes, d'une plante mère pré-glaciaire; par conséquent il ne faut pas dire que par le rapprochement des séries les unes des autres dans les plates actuellement existantes, comme par ex. celles ci-dessus, les derniers membres des séries dérivent directement d'espèces aujourd'hui existantes, mais (p. ex. *A. elongatum*, par son degré préliminaire) aboutissent aux formations d'espèces plus tardives; il n'est donc qu'un objet de comparaison. C'est ce que nous admettons dans la suite pour toutes les formations de séries.

Mais *A. elongatum* offre encore comme degré préliminaire une troisième série évolutive la plus importante par la grande extension de ses espèces; elle conduit par *A. orientale* à *A. albanicum*. Je la désigne comme série de *A. orientale* parce que le nom "orientale" employé en général tout à fait à tort, est très connu dans la littérature. Cette série d'évolution conduit d'une part aux plantes à spathe blanches, en

ce que la coloration pourpre se retire insensiblement jusqu'au bord (*A. orientale*, mais déjà aussi *A. elongatum*) pour disparaître enfin tout à fait (*A. elongatum* f. *vinosens* — *A. orientale* — *A. albispathum*), d'autre part à une séparation nette de la masse et de l'axe, qui devient peu à peu toujours plus long et plus élargi, de sorte qu'enfin la race claviforme typique naît de la race fusiforme, comme on le voit p. ex. dans *A. italicum*. En même temps il se produit une augmentation des fleurs neutres supérieures, un élargissement de la spathe (tout au moins pour les exemplaires vallicoles) si bien que cette dernière adopte finalement la large forme ovoïde de *A. italicum*. Il nous manque cependant l'étalement graduel de la coloration pourpre de la masse dans les plantes de l'Asie Mineure, puisque *A. orientale* possède encore une masse d'un pourpre sombre, rarement nuancée en plus clair, tandis que dans *A. albispathum* le spathe entier est déjà jaune. Si nous y ajoutons maintenant *A. Weststeini*, dont l'appendice est en général encore quelque peu teinté de rouge ou presque maculé, cette série sera aussi sans lacune : *A. elongatum* — *A. orientale* et *A. albispathum* — *A. Weststeini* — *A. albispathum*. L'*A. orientale* et *A. elongatum* sont des races de l'espèce-mère préglaciaire devenues des espèces.

Bien qu'au premier coup d'œil l'espèce *A. maculatum* ne montre aucune relations étroites avec *A. orientale*, il en existe pourtant, non pas il est vrai comme formes intermédiaires, comme p. ex. entre les espèces de la série "orientale", mais comme des types restés isolés et conservés par des circonstances spéciales, types résultant de la continuité de développement d'une ou plusieurs espèces-mères aboutissant aux espèces est *A. nigram*, relique endémique du nord-ouest des deux espèces *A. palastinum* et *A. italicum*, tous les deux ensemble et portant aucun des deux. Mais déjà les formes décrites précédemment sous le nom d'*A. Pellieri* se rapprochent davantage de *A. italicum*. Mis en culture, la coloration pourpre uniforme de la spathe et de la masse se résout, comme il a déjà été dit, en grosses macules; de tel individu on voit une certaine ressemblance avec des formes isolées de *A. Dioscoridis*. Comme ici des interventions soudaines ont agi d'une manière analogue, un changement de climat et d'autres facteurs géologiques ont pu occasionner jadis une dégradation du coloris uniforme de la spathe dans la plante type; c'est ce qui est visible aujourd'hui dans toute la région méditerranéenne, qui a été visitée par des fluctuations de climat. *A. byzantinum* conduit encore plus près de *A. italicum*, mais nous voyons, comme cela s'est déjà passé pour *A. nigram*, qu'une circonstance importante vient s'ajouter: c'est à dire que tous deux cherchent à effacer leur caractère méditerranéen et que, en s'élevant au-dessus de la zone du climat de la mer, donc surtout dans les montagnes, ils se rapprochent habituellement beaucoup de la race *A. maculatum* Mill. Cela s'explique principalement par le rétrécissement de la spathe et la perte de sa couleur verte; mais le tube devient plus long et plus étroit. En connexion avec ces faits, l'axe de la masse semble aussi s'être allongé de façon sensible, pour élever au-dessus de l'ouverture du tube la masse qui devient naturellement beaucoup plus courte. Avec cela nous voici arrivés à *A. maculatum* Mill. Mais *A. nigram* aboutit aussi à *A. italicum*, et d'autre part cette race devient *A. maculatum* Mill.

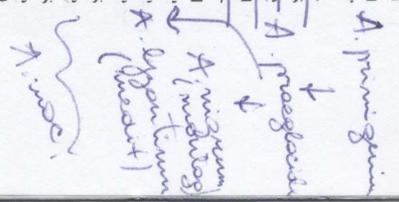
vers le nord et dans les montagnes. Cela s'explique tout naturellement de la manière suivante :

Nous pouvons conclure avec assez de certitude que cette race provient d'une espèce ancestrale qui, née plus tôt ou plus tard dans la période tertiaire, était répandue dans tout le territoire méditerranéen de cette période terrestre; nous la nommons *A. primitivum*. Par son organisation, cette plante devait se rapprocher beaucoup de *A. palastinum*. Avec le plissement des montagnes et la formation de leurs régions, cette espèce s'est transformée peu à peu en deux races de différence sans doute très minime, dont l'une habitait les contrées à climat maritime, l'autre les montagnes et le pays intérieur. Il est probable qu'elles ne se différencieraient surtout que par leur port, un peu comme *A. italicum* et *A. maculatum* Mill. (mais par leur inflorescence comme ces deux races!). Les périodes glaciaires ont supprimé presque complètement cette espèce. Sa conservation ne fut rendue possible que par des conditions particulièrement favorables dans quelques stations (ravins des vallées, pentes rocheuses ensoleillées, etc.); ces plantes ne purent que fort peu se répandre hors de ces stations dans les temps glaciaires intermédiaires, ou bien chaque phase glaciaire successive empêcha la plupart des avant-postes. Mais les temps glaciaires n'eurent pas seulement pour résultat cette immense restriction de la dispersion, ils influencèrent aussi à un haut degré l'espèce de ces deux races précédant les temps glaciaires, et nommée de ce chef *A. praeglaciale*. Ainsi naquit d'elle *A. nigram*; dans les postes plus avancés vers le nord, se développa le groupe de formes de *A. byzantinum* et de la race méditerranéenne *A. Nickeltii*, qui s'étaient maintenues dans des contrées particulièrement humides et chaudes, au sud-est et à l'est, et enfin *A. maculatum* et ses deux races. Ce sont donc de nouvelles tendances indiquées plus haut dans le développement que nous voyons se poursuivre aussi dans la série — *A. primitivum* — *A. praeglaciale* — *A. nigram* — *A. byzantinum* — *A. maculatum* Mill. et *A. nigram* — *A. Nickeltii* — *A. italicum*.

Perte graduelle de la couleur verte de la spathe, augmentation considérable des fleurs neutres, et séparation du spathe en axe et masse. La panachure dans *A. maculatum* est atavique. Il est compréhensible que la nature ne se soit pas limitée à ce seul mode de développement, et nous voyons toute une série d'essais d'évolution particulière qui durent être ensuite abandonnés, soit parce qu'ils étaient désavantageux, soit par suite de perturbations; les conditions locales doivent aussi avoir exercé leur influence. Nous voyons ainsi une concordance de développement surprenante en Asie comme en Europe, là dans *A. elongatum* (f. *desfontainum*), ici dans *A. nigram* (f. *longispallum*). Tous deux sont des plantes de montagne, tous deux présentent une entière abondance de formes et de contenus des parties de l'inflorescence, pour tous deux l'énorme disproportion, dans les formes désignées, entre le spathe et la spathe est caractéristique; mais le spathe de la plante asiatique est fusiforme, celui de la plante européenne est claviforme. Ici aussi interviennent des formes dérivées, isolées, d'autres espèces et races. Non seulement *A. italicum* lui-même révèle certaines relations avec la forme *longispallum* dans quelques-unes de ses manifestations morphologiques, sans doute rares et pour la plupart localisées (p. ex. celle décrite précédemment comme *A. Her-*

Série

Série



seguiniana) mais les formes de *P.A. Nickelsii* présentent aussi un degré intermédiaire entre le spadice fusiforme et le claviforme qui a été décrit comme "conique-digité"; chez le dernier, le spadice ne le cède que peu en longueur à la spathe.

Par ces deux espèces, qui ne possèdent à l'époque actuelle qu'une aire très restreinte à l'ouest du territoire méditerranéen comme formes de relictues, *P.A. maculatum* est relié encore plus étroitement aux deux autres séries évolutives. L'une d'elles, *P.A. cypriacum*, ressemble tellement à *P.A. palestinum*, qu'on peut facilement la confondre avec ce dernier par un examen superficiel. Elle forme par les caractères de son inflorescence un degré intermédiaire entre *P.A. palestinum* et *P.A. pichum*, car le spadice forme peu à peu une masse cylindrique, comme le montre déjà *P.A. pichum*. J'essaierai plus loin d'expliquer sa présence isolée dans la région de Barka.

Par le manque ou le rabougrissement des fleurs neutres inférieures, *P.A. pichum* se distingue des autres espèces d'*Arum*; mais pour le reste la plante ressemble entièrement à *P.A. nigrum* des régions plus basses (comme près de Mostar), et en représente donc le type le plus ancien, si nous faisons abstraction de la forme de la feuille qui ressemble plutôt à celle de *P.A. palestinum*. Involontairement nous la comparons avec *P.A. creticum*, mais l'absence de fleurs neutres inférieures n'indique certainement pas un caractère progressif; il s'agirait plutôt d'un cas de régression, puisque la structure de l'inflorescence ne s'écarte pas de celle des *A. palestinum* ou *A. nigrum* dans les points essentiels.

La proximité de *P.A. cypriacum* nous oblige formellement à considérer les deux espèces comme très proches parentes; elles forment comme deux stades de la série évolutive de *P.A. maculatum*, qui, d'une part, devrait prendre place au commencement de cette série (donc *P.A. cypriacum* juste avant *P.A. praefluacide*, et *P.A. pichum* juste avant *P.A. nigrum*), d'autre part amènerait la série des *Dioscoridis* en relation directe avec la série de *P.A. maculatum*, par leur concordance remarquable avec *P.A. palaestinum*.

b). — Extraordinairement difficile est la question d'âge des espèces et des groupes de formes isolés; nous sommes ici à bien des égards sur un terrain purement hypothétique. Cette question touche de très près aux questions concernant l'origine de la flore actuelle du sud de l'Europe en général, et à celles concernant les transformations géologiques dans la région méditerranéenne en particulier. Comme la citation des opinions qui prévalent aujourd'hui à ce sujet dépasserait de beaucoup le cadre de ce travail, nous nous contenterons des quelques notes suivantes¹:

¹ J'ai en spécialement à ma disposition en fait d'ouvrages et travaux scientifiques: Neunmayer, *Erdschichte*, I et II Bd (Leipzig 1886); Toulia, *Lehrbuch der Geologie*, 2^{me} édit. (Wien 1906); Suess, *Abhitz der Erde*, Bd I-III et suiv. (Wien, Prag, Leipzig 1883-1901); Penck, *Morphologie der Erdoberfläche*, 2 Bd (Stuttgart 1894); A. Philippson, *Beiträge zur Kenntnis der geol. Inselwelt*, 1901; F. Toulia, *Der gegenw. Stand d. geol. Erforschung des Balkanhalbinsel*

Pendant le miocène, l'Europe méridionale doit avoir possédé une flore sub-tropicale passablement uniforme, consistant en espèces analogues ou apparentées; à cette flore en succéda une persistante, du caractère de la flore méditerranéenne actuelle, qui en se propageant vers l'intérieur a dû céder le pas à une flore tempérée ayant dans les feuillus. Avec le soulèvement des montagnes (en grande partie dans le cours du néogène), le climat changea, et avec lui aussi le tapis végétal; il se forma finalement une flore de hautes montagnes. Les principaux types des nombreuses familles de plantes ont peut-être existé déjà très tôt dans la période tertiaire; mais déjà la formation des espèces avait aussi beaucoup prospéré, et nous pouvons admettre que vers le milieu de la période tertiaire il en existait un grand nombre, si non pas encore toutes.

D'une ou de plusieurs de ces formes ancestrales sont issues les espèces et formes actuelles. Seulement il est très difficile de préciser le moment où l'une ou l'autre série évolutive s'est ramifiée.

Pour notre genre, nous n'avons besoin de présupposer qu'une espèce ancestrale, ce que nous avons démontré plus haut; cet "*Arum primitivum*", comme nous voulons le nommer, avait été certainement répandu dans toute la région de la Méditerranée pendant la période tertiaire. Avec les transformations qui eurent lieu dans le climat et la configuration du sol vers la fin de cette même période, cet *Arum* primitif a dû de même se modifier quelque peu, et nous nommerons cette plante nouvellement adoptée "*A. praefluacide*"; d'après l'état de son organisation, elle devait certainement prendre place auprès de *P.A. palaestinum*. Or, pendant que cette espèce et ses plus proches parentes habitent surtout la Syrie et l'Asie Mineure, *P.A. cypriacum* et *P.A. pichum* apparaissent plus à l'occident de la rive méditerranéenne dans une aire restreinte; l'on peut alors se demander si elles n'arrivèrent là que plus tard, ou si ces régions sont des parties de l'ancienne aire générale de la dispersion¹. Les principaux foyers de formation pendant

¹ *u. des Orients* (X. Geol. Kongress, Wien 1903), et *Zusammenst. d. neuesten geol. Literatur über die Balkanhalbinsel*, etc. (Naturw. Orientverein, Wien 1906); Engler, *Entw. d. Pflanzengeogr. in den letzten 100 Jahren* (Berlin 1899) et *Versuch einer Entwicklungs-geschichte der Pflanzenwelt seit der Tertiärp.* (2 Teile in I Bd. Leipzig 1897-82); *Wissenschaftliche Ergebnisse des Intern. Bot. Kongress, Wien 1905* (Lena, 1906), résumés ensuite brièvement au Congrès; *Schulz Grundzüge einer Entwicklungs-gesch. d. Pflanzenwelt* (Mitteler. seit d. Ausg. d. Tertiärs (Lena, 1894).

¹ Beaucoup d'espèces, qui existent disséminées aujourd'hui dans la région méditerranéenne, étaient certainement beaucoup plus abondantes pendant la période tertiaire et avaient une aire beaucoup plus vaste que maintenant; nous pouvons aussi nous représenter que les ancêtres des espèces aujourd'hui restreintes existaient dans ce temps là (Engler, Congrès). En analysant l'histoire de la flore d'une région, les questions d'aires relatives aux espèces qui s'y rencontrent jouent un rôle indispensable dans la théorie reconstructive. Les migrations les plus récentes se reconnaîtront à la forme de leurs lignes aérées et à la limitation proportionnelle de leur développement cinétique, tandis que dans les stations à reliques des périodes anciennes sujettes à de nombreuses fluctuations climatiques, la dissémination est davantage laissée au hasard, de sorte que c'est grâce à des circonstances particulièrement heureuses, dépendant de conditions spéciales chimiques et écologiques, que certaines espèces remarquables ou rares doivent leur maintien dans ces stations particulières. A cela s'ajoute, pour la plante qui

la période tertiaire étaient situés en Asie et en Europe très au sud (Schulz, Grundz. p. 141 et 142). Sans restriction on admet une patrie orientale, en tant qu'on veut expliquer par des migrations la présence de *P. pictum* sur son territoire actuel, car, premièrement, la plupart des membres du genre sont actuellement répandus à l'est, d'autre part leur grande faculté d'adaptation en est la preuve. — Si nous suivons maintenant en abrégé l'histoire des Baléares¹, de la Corse² et de la Sardaigne, nous constatons les transformations suivantes sur la base des recherches faites jusqu'ici : à l'époque crétacée, ces îles se trouvaient faire partie intégrante d'un grand continent du sud comprenant le nord de l'Afrique, prolongé jusqu'à la Palestine, la Syrie et la Mésopotamie, et touchant à l'Asie Mineure qui s'étendait en forme d'une langue dans la direction N.-W. jusque dans la plaine pamnonienne ; c'est justement dans cette aire de dispersion que se trouvent actuellement les stations de presque tous les membres plus anciens du genre. Déjà dans l'éocène moyen les îles sont séparées du continent africain par un large bras de mer, qui persista jusqu'au pliocène. L'émigration n'aurait donc pu avoir lieu qu'à cette époque ; elle pouvait venir du continent africain, ou directement du territoire oriental méditerranéen, la patrie de *P. A. palaeisimum* la moins atteinte par les changements climatiques. Là, son espèce-mère, *P. A. praeglaeciale*, s'était maintenue dans le nord de l'Afrique jusqu'au pliocène. Or, lorsque pendant le pliocène ce pays fut réuni à l'Italie méridionale, aux Baléares, à la Corse et à la Sardaigne, a pu facilement retourner dans les parties de territoire perdues auparavant. Lorsque cette même séparation, qui existait avant le pliocène, se produisit une seconde fois, les individus croissant dans les îles devinrent ainsi isolés furent séparés du pays intérieur ; mais c'est précisément leur qualité d'insulaires qui favorisa leur conservation. Les périodes glaciaires exercèrent sur eux la même influence que sur les races de *P. A. praeglaeciale* qui s'étaient maintenues dans les Balkans, mais la mer diminua beaucoup l'effet des dépressions climatiques, de sorte que le perfectionnement serait à peu près resté stationnaire, avec

en est l'objet, une certaine adaptation spéciale à de nouvelles conditions d'habitat, qui est en connexion avec la durée de la période écoulée dans l'intervalle (Drude, Congrès 1905, p. 119).

¹ L'histoire des Baléares est plus compliquée qu'on ne le croyait il y a encore peu de temps... Mais ce qui est le plus probable, c'est que toutes les Baléares ont en la même histoire depuis le miocène. Les ruptures des anciennes montagnes eurent lieu déjà avant cette période, et sur une grande étendue apparaissent les dépôts miocènes de la mer dans les parties les plus basses des îles ; ensuite vint le retrait de la mer. Les dépôts pliocènes de la mer manquent ; il se fit au lieu de cela des formations intérieures, dont l'étude plus précise permet de supposer avec plus de certitude que les conditions continentales de cette époque réunissaient ces îles au continent du sud. À l'époque diluviale, les mêmes conditions que celles actuelles régnaient déjà approximativement ; on peut le prouver surtout en ce qui concerne Majorque, dont les côtes présentent des dépôts marins diluviens. On ne peut pas encore déterminer l'âge géologique de ces dépôts, mais ils doivent appartenir à une époque interglaciaire, car ils contiennent des espèces subtropicales conchiliennes (*Strombus babonius*) qui manquent aujourd'hui à la Méditerranée. (Communic. manuscrites du Dr Hörmes).

² Briquet a trouvé que les montagnes de la Corse sont beaucoup plus anciennes que les Alpes.

un degré d'organisation comme chez *P. A. nigrum* ; le climat insulaire lui-même a pu en fin de compte avoir pour résultat le développement actuel de *P. A. pictum*. Le littoral du nord de l'Afrique fut cependant peu atteint par cette influence des temps glaciaires, comme nous pouvons le voir par le degré d'organisation de *P. A. cyrenaticum*. En partie grâce au voisinage du désert, en partie grâce aux monts de l'Atlas, il fut peut-être garanti de l'anciennissement dû aux éléments floraux étrangers qui dans le nord avaient amené la fin si brusque de tant d'espèces de l'époque pré-glaciaire. Mais *P. A. praeglaeciale* aurait aussi pu disparaître complètement dans l'ouest : alors les *A. cyrenaticum* et *A. pictum*, ou plutôt leurs ancêtres, ne devraient être arrivés dans la région méditerranéenne occidentale qu'à l'époque pliocène ; si cela avait vraiment été le cas, l'espèce ancestrale aurait dû parcourir le chemin colossal depuis la Palestine (ou l'Égypte) jusqu'aux Baléares, dans l'intervalle de temps compris entre le pliocène inférieur et la fin de celui-ci, ou pour mieux dire, l'époque où les Baléares furent de nouveau isolées (voir l'annot. 2 p. 342). Pendant cette période il y eut certainement le long de ce parcours déjà de notables différences de climat et de sol, qui peuvent avoir en toute leur influence sur l'espèce type migratrice et peuvent avoir occasionné un développement dans le même sens que nous pouvons le constater fermement aujourd'hui dans les types asiatiques ; d'après cela, *P. A. pictum* devrait être spécialement l'espèce la plus parvenue du genre *Arum*, puisqu'elle se serait développée le plus loin de la patrie, dans des conditions entièrement transformées de climat et de terrain. Il serait digne de remarque que l'espèce ne se fit pas maintenir aussi en Sicile et au sud de l'Italie ; s'il n'est pas inadmissible qu'elle ait accompli le voyage par l'Asie Mineure, les Balkans, la Dalmatie, l'Italie et la Corse, pour arriver ensuite jusqu'au nord-ouest de l'Afrique, le fait n'en reste pas moins très improbable (comparez aussi les annot. 1 et 2 p. 342). Cette interprétation a un grand attrait, parce que nous rencontrons des parents de l'espèce dans la péninsule des Balkans (p. ex. au Montlengro, en Dalmatie, en Herzégovine¹) ; leur présence en ces lieux s'explique pourtant beaucoup plus naturellement par l'existence de l'espèce type sur cette étroite longue de terre crétacée de l'Asie Mineure, qui, bien que séparée pendant l'éocène, fut de nouveau largement reliée à l'ouest de l'Asie dans l'oligocène, et, allant toujours en s'agrandissant, demeura jusqu'au temps actuel. Là justement se développent les unes après les autres des conditions climatiques qui favorisèrent la conservation des formes les plus anciennes. Cependant les montagnes rendirent extraordinairement difficiles les migrations dont nous avons parlé plus haut.

L'explication la plus simple et la plus naturelle est donc celle-ci : *P. A. pictum* croît encore aujourd'hui sur le sol que le genre avait généralement habité depuis sa formation. Son prédécesseur — car *P. A. pictum* aussi a déjà accompli une marche en avant considérable — était

¹ Une migration à travers l'Espagne et la France me paraît moins vraisemblable qu'à travers la Corse et la Sardaigne, surtout parce qu'à l'époque pliocène la mer a laissé derrière elle des dépôts étendus dans tous les environs de l'Italie, et qu'à l'époque pontique elle n'était probablement pas très éloignée des côtes actuelles, bien que nous ne connaissions pas de dépôts marins de cette époque (Hörmes, in litt.).

l'autre par des chaînons de transition. Hoernes¹ a récemment traité en détail les transformations géologiques dans cette région. Les conditions climatiques paraissent concorder complètement avec celles de l'Asie Mineure, du moins dans les régions montagnarde et alpine, et elles doivent avoir subi les mêmes fluctuations et changements (comparez p. 137 et 138 de la partie systématique). Là, comme dans l'intérieur de l'Asie Mineure, l'espèce type de la région abyssale fut, en partie, complètement détruite par les temps glaciaires, en partie conduite à perfectionner amplement. Mais la race alpine accompagna toutes les migrations de la formation complète de la plante à laquelle elle appartenait, aussi bien dans la direction verticale que dans la direction horizontale. La période suivante, plus sèche, aménagea les éléments hygrophiles jusqu'à une haute altitude dans les montagnes; les régions supérieures et les profonds ravins des vallées restèrent seuls intacts. Ce n'est que lorsque le climat redevenit plus humide dans la période post-glaciaire que les migrations des vallées commencèrent; mais elles furent partout empêchées ou même arrêtées par l'extension considérable des forêts.

L'Asie Mineure, dans sa configuration actuelle, entre la mer Égée et la mer Noire, n'a été détachée qu'assez tard du sud-est de l'Europe. L'époque tertiaire moyenne était une période continentale depuis les îles Ionniennes jusqu'au sud de l'Asie Mineure; la mer n'y existait pas encore; à sa place existaient de nombreux lacs d'eau douce dans la terre ferme de l'Égée. Soudainement, l'intérieur de l'Égée ne constituait pas à lui seul la terre ferme; celle-ci s'étendait aussi au sud de la Crète, de Rhodes et des côtes actuelles de l'Asie Mineure, et ne s'étendait probablement que beaucoup plus tard. Aujourd'hui encore la région égéenne est partagée en deux bassins par la bande des Cyclades; le bassin méridional ne communique pas dans toute sa largeur avec ses pleines mers Méditerranée, car la Crète se tient en travers avec ses larges plages, ainsi que d'autres îles de ses deux côtés, de sorte que quelques canaux seulement conduisent dans ce bassin, qui est très profond au milieu; le fond de la mer est encore plus profond au sud de la Crète, dans la pleine mer. Ce bassin sud de l'Égée est un bassin d'effondrement tout récent; la masse territoriale d'autrefois entre la Crète, les Cyclades, l'Asie Mineure et la Morée ne s'effondra qu'après la fin de la période tertiaire, probablement déjà dans l'époque préhistorique. L'île montagnarde de la Crète, aujourd'hui pauvre en eaux, possédait encore à l'époque diluviale un important système hydrographique et fluvial, et faisait partie d'une masse territoriale beaucoup plus grande. Le soulèvement de l'île eut lieu dans le néogène; le miocène marin (plus récent) de cette île montre une grande analogie avec les faits survenus au nord de l'Afrique. Avec l'irruption de la mer se produisirent en même temps des éruptions qui commencèrent à l'époque pliocène (Kos) et s'atteignirent leur point culminant qu'à l'époque post-tertiaire. L'influence qu'elles ont pu avoir sur le tapis végétal nous est révélée par la petite île de Santorin qui, richement boisée encore à l'époque historique, est aujourd'hui complètement

¹ Bildung des Bosphorus u. der Dardanellen, Sitz. Ber. d. k. A. d. Wiss. in Wien (Juni 1909).

dévastée. Là où aujourd'hui les profondeurs de la mer atteignent 1000 brasses et plus, une mer à eu autrefois ses rivages, un dos de pays a séparé l'océan d'un lac intérieur. Des chaînes de montagne, qu'on ne peut plus reconnaître sur le relief du fond de la mer, même avec la sonde, élevaient autrefois leurs sommets bien au-dessus du niveau actuel de la mer; et combien plus élevée encore a dû être cette chaîne qui, grâce à des irrptions accompagnées d'éruptions de pierres volcaniques, élève aujourd'hui au-dessus de la mer ses pointes isolées, dissimulées en forme de motte sous le nom de Cyclades! La région au nord des Cyclades est aussi une région volcanique, mais plus ancienne que celle du sud; commençant déjà au Bosphore, les masses éruptives tertiaires englobent une partie des bords des Dardanelles et acquièrent leur plus grande extension dans les îles et sur la côte de l'Asie Mineure, au nord de la mer Égée¹. Le bassin du nord et sa réunion avec le bassin pontique ne prirent naissance qu'au commencement et au milieu du diluvium.

Il y a encore dans l'île de Crète et dans les hautes montagnes de Lycie des restes de cette chaîne de montagnes qui séparait la région des lacs du Levant de la Méditerranée, soit l'extrémité sud-est des Alpes Dinariques. On peut admettre que la partie médiane effondrée, qui séparait une fois le pays égéenne pliocène de la Méditerranée, possédait le même caractère que les terrains rompus conservés en Crète et en Asie Mineure, et qui atteignirent des hauteurs considérables.²

Or, dans les hautes montagnes de la Crète croit une espèce qui, par sa couleur et son aspect s'éloigne beaucoup de l'*A. orientale* type, une relique dont les événements géologiques mentionnés peuvent seuls expliquer la genèse dans la station actuelle. Que le climat fut à ce moment beaucoup plus humide et plus chaud à l'est que plus tard, cela se conçoit en particulier pour l'Égée; la forme type, par conséquent, s'y trouvait exceptionnellement bien et pouvait s'y maintenir. Cependant les hautes montagnes s'engagèrent la forme type à s'élever de la région basse sur les hauteurs, comme elle le faisait aussi en Asie Mineure. Mais tandis que sur sol asiatique la formation d'une race de haute montagne se complétait normalement, vu qu'il y avait du temps et de la place en suffisance, surtout pendant les périodes défavorables du quaternaire, il ne semble pas en avoir été de même en Crète. La position isolée de cette île, ses conditions climatiques spéciales, les

¹ Le groupe d'îles Pascha-Lima n'est pas volcanique; c'est une partie d'un archipel éocène (de même Gallipoli, Imbros, Lemnos). Les îles Strati sont tout à fait volcaniques. Paros, plateau éocène; Antiparos, partie d'une montagne plissée (époque crétacée-éocène); Leucos, Ithaque, appartenant à l'éocène. A Lemnos, éruptions dans la période tertiaire.

² L'île de Crète, qui montre des formations d'eau douce pliocènes, analogues à celles de Rhode et de Lycie, appartenant donc encore, au début de l'époque pliocène, au continent égéenne qui s'effondra dans la mer, morceau par morceau, pendant l'époque pliocène. Son isolement doit avoir eu lieu vers la fin de l'époque pliocène.

A l'époque diluviale, la Crète et Chypre étaient en tout cas déjà des îles (Hoernes, in litt.). A l'époque pontique, Chypre était encore reliée à l'Asie Mineure.

³ Égée: maintenant jusqu'à l'oligocène; plus tard seulement déplacements des dépôts de tertiaire récent.

influences de l'époque glaciaire, que l'on peut constater même dans le district séparé de l'Égée, et surtout le changement soudain de climat produit par l'effondrement de l'énorme montagne au nord de l'île, sont les causes du développement tout-à-fait extrême (p. 452 et 332) de l'*A. creticum*. Tandis que les proches parents dans la région basse continuaient à se développer et se déployaient en plusieurs espèces et subdivisions dans la plus grande luxuriance et richesse de formes, dans cette même région et les régions voisines le chemin de retour était coupé à l'*A. creticum*; la grandeur de l'île et son extension en longueur favorisèrent la conservation de l'espèce, qui s'était éteinte dans les régions voisines, si tant est qu'elle y eût jamais existé. La marche normale de formation eût conduit à des formes analogues, telles que dans l'*A. elongatum*. Mais aussi la race vallicole de la forme type passa encore par des périodes diverses. A l'ouest, cette dernière s'éleva également dans la montagne et y forma une race montagnarde qui continua à se développer à sa manière (voir plus loin à l'*A. nigram*). La partie nord de l'Égée doit être restée plus longtemps terre ferme, même à une époque où, au sud, la mer travaillait déjà à l'érosion des blocs d'arbres qui avaient subsisté (Nemayer).

Pendant ces perturbations dans la région de l'Égée, les époques glaciaires envahissaient l'Europe, non pas soudainement et avec véhémence, mais préparées des longtemps et allant peu à peu en augmentant toujours davantage. Les animaux du nord trouvés au sud de la France, en Italie, en Sicile, à Rhodé, etc., proviennent qu'un abaissement de la température avait aussi en lieu au sud de l'Europe. L'eau de la Méditerranée s'est refroidie sous l'influence des glaces. L'époque des glaciers d'hyviers n'a pas été marquée par un climat froid seulement, mais avant tout par un climat très humide. Dans les contrées méridionales régnait sans doute un climat beaucoup plus humide que de nos jours; en particulier il faut l'admettre pour celles de l'Égée qui offraient déjà une tout autre configuration par suite des lacs intérieurs et des fleuves. Il est vrai que la mer pénétrait pas à pas toujours plus au nord. L'éruption des flots de la Méditerranée dans le bassin de la mer Noire s'accomplit peut-être déjà avant la fin de l'âge des glaces. Toutefois, s'accomplit peut-être déjà avant la première époque glaciaire, la formation des îles était bien loin d'avoir progressé comme après la dernière de ces époques. Les fréquents tremblements de terre dans toute la région de l'Égée font bien supposer qu'il se produit encore à l'heure qu'il est des éruptions dans le profondes (Hoernes, Bild d. Bosph., etc., p. 30); sur l'isthme de Corinthe, les renversements se laissent poursuivre depuis le pliocène inférieur jusqu'aux temps actuels; des phénomènes de soulèvement y déterminèrent la transformation de la faune comme de la flore. Au temps de la plus grande formation de glaciers dans les montagnes, ce sont les régions méridionales de l'Europe orientale, donc la région inférieure de la péninsule des Balkans à l'est, celle de l'Égée et celle de l'ouest de l'Asie Mineure, qui offrent un refuge sûr à la flore pontique, laquelle s'étendait, dans le pliocène supérieur, depuis Vienne jusqu'à l'est au-delà du Caucase. Le climat humide et pourtant tempéré de ces régions lui convenait admirablement, et nous voyons bientôt la flore méditerranéenne proprement dite refoulée dans des terrains étroits, des bandes littorales et même dans les montagnes. Dans les îles déjà séparées, l'ancien tapis

végétal était naturellement resté, mais perdit certainement un grand nombre d'unités; les espèces subtropicales principalement, nombreuses auparavant, furent bientôt détruites ou modifiées. Que la forme type du genre *Artemisia* ait aussi dû y subir une transformation considérable, c'est ce que nous prouve l'*A. creticum*, qui montre aussi comment elle a pu se perfectionner¹. Refoulée loin dans les montagnes avec la flore méditerranéenne², elle put se maintenir à cause de son endurance, mais elle se modifia, principalement dans les montagnes, d'autant plus que l'influence des périodes humides et fraîches devait s'y faire sentir plus que dans la région inférieure.

Mais la meilleure preuve de la justesse de cette assertion nous est fournie par l'extension actuelle des nombreuses formes de l'*A. Vitkehi*. A côté de formes de couleur pourpre apparaissent, dans une distribution certainement fortuite — parce que la conservation était fortuite — tous les chaînons de transition, jusqu'à ceux qui tiennent de très près à l'*A. italicum*; les formes de Grèce et de Turquie, de cette dernière espèce, y aboutissent complètement, si l'on fait abstraction de quelques petits caractères, surtout les dimensions des parties de l'inflorescence. Le suppose que par les changements intermittents dans le climat de la période glaciaire, qui ne se faisaient naturellement pas sentir si fortement dans la région des îles (lactuelle) qu'au nord de cette même région, il se développa peu à peu, issues de l'espèce type, des variétés, des formes constantes, et finalement, à mesure que le morcellement progressait, des formes locales, qui plus ou moins parcellées les unes aux autres, combèrent, dans leur ensemble, la grande lacune entre le groupe *A. orientale* et le groupe *A. maculatum*. Ce sont aussi des îles qui sont incomparablement plus favorables à la conservation de ces types de transition, que le continent où pullulent les éléments étrangers. Lorsque le climat se réchauffa, après les époques glaciaires, tout en devenant toujours plus sec, la flore méditerranéenne, la formation des maquis en première ligne, reprirent tous leurs droits, et comme elles fournissent des conditions d'existence favorables aux espèces d'*Artemisia*, celles-ci s'y réintégrèrent. Nous n'avons pas besoin de supposer pour toute la durée de cette évolution successive, une continuité de continent dans l'Égée; des conditions de végétation semblables ou très ressemblantes, produisirent aussi une modification équivalente de la forme type; ainsi s'expliquent la présence de l'*A. Vitkehi* et de *A. italicum* en Grèce et d'autres îles de l'Égée, aussi bien qu'en Syrie, qui fut pendant longtemps reliée par Chypre avec l'Égée².

Donc, lorsqu'il se produisit dans les régions voisines, dans une époque interglaciaire, des conditions favorables pour la flore méditerranéenne, la dernière forme nouvellement développée de l'*A. Vitkehi* (à spathe presque blanche), parce que la mieux adaptée, pénétra aussi

¹ Il se peut aussi que ce déplacement n'ait eu lieu que dans la période chaude qui a succédé aux temps glaciaires; l'effet en reste cependant le même.

² Il faudrait admettre aussi pour l'Égée, à l'âge des glaces, une variation répétée dans le climat: le climat humide et frais devait correspondre aux temps glaciaires. Dans les périodes intermédiaires, le climat n'était peut-être pas très différent de celui de nos jours; il devait être plutôt plus chaud. Il faut aussi noter qu'à l'époque glaciaire, surtout au commencement, la mer était beaucoup plus haute qu'aujourd'hui (Hoernes, in litt.).

avec elle dans l'intérieur du pays, mais fut toujours repoussée à nouveau; quand elle pouvait se maintenir quelque part, cela dépendait, en premier lieu, de circonstances locales. Ainsi s'expliquerait la dispersion particulière de ce groupe de formes dans les temps actuels. (Comparez I, p. 134-135 (192)-(23))

C'est un fait que ces irrupitions dans la région de l'Archipel étaient en connexion avec des accidents de soulèvement dans la région de l'Asie Mineure (formation de rivages jusqu'à plus de 2.200 m. du côté du Taurus de Cilicie jusqu'à la mer). L'Asie Mineure n'a que peu de cratères (et tous éteints) qui, tous éloignés du littoral, sont situés profondément dans l'intérieur du pays. La Cilicie est un grand bassin miocène; dans le miocène, les avant-collines du Taurus (montagnes de plateau avec paysage du Karst), ainsi que le Taurus lui-même, se dressaient; cependant l'Anti-Taurus est une très ancienne chaîne de plissement. Près de Smyrne, Pergame, Magnésie, etc., les dépôts d'eau douce néo-tertiaires (pliocène) de ces bassins qui existaient encore beaucoup plus tard dans l'Égée, occupaient de grandes régions (comme dans les bas-fonds de la Lyconie).

Les anciennes espèces adaptées immigrèrent alors dans les replis des montagnes; mais, comme dans le miocène supérieur, une large mer séparait encore l'Égypte de l'Asie Mineure, de sorte que la côte sud de cette dernière était reculée loin vers le nord et l'est, ce fut d'abord l'Anti-Taurus qui se peupla peu à peu. Dans le pliocène seulement, la mer disparut; la terre ferme s'étend à l'est et à l'ouest, ainsi qu'au sud; le Chypre et Rhodes en font partie, de même que toute l'Égée. La forme type n'avait donc pu arriver dans le sud de l'Asie Mineure que par le nord en traversant les montagnes, ou par le sud venant de Syrie (Adan), ou d'Égypte. De grands lacs d'eau douce à l'ouest et dans l'intérieur de l'Asie Mineure¹ venaient encore mettre des bornes à l'extension ou la rendre difficile. A tout cela vinrent encore s'ajouter les effets de « l'époque glaciaire », qui se faisaient aussi sentir sur soi asiatique. Pendant qu'ils occasionnaient dans l'ouest, par conséquent dans l'Égée, une augmentation considérable de l'humidité et, de ce fait, un climat plus que pontique², ils provoquaient, dans les montagnes, la séparation de la flore par lignes horizontales, dont la supérieure se développait une vraie flore de haute montagne. Ce développement se poursuivait tout doucement; les récoltes de l'Asie Mineure en sont justement la preuve, en ce qu'on connaît les formes même oligocènes et miocènes, provenant du miocène supérieur, qui, dans le sud, atteignent jusqu'au pliocène. Cela prouve aussi que le nord se modifia beaucoup plus tôt que le sud; les montagnes, la distribution de la mer, sans négliger aussi le voisinage du Caucase et des hautes montagnes de la Perse, en sont sans doute les causes³.

1 Près de Smyrne, Pergame, Magnésie, Phocée, dans la région supérieure de la Méandre, on trouve des dépôts pliocènes d'eau douce en grande quantité.

2 La région pontique actuelle se distingue par un « climat du Canal » dont le mois le plus froid indique $+20$ à $+180$ (C.); l'été est chaud et riche en pluie (le mois le plus chaud accuse 290 à 280 C.), la sécheresse tombe sur le semestre d'hiver. Buissons, forêts, surtout forêts de conifères y dominent.

(D'après Köppen: *Versuch einer Klassifikation der Klimate*, Leipzig 1901).

3 « Malgré ses sommets gigantesques, le Thibet fut épargné d'une forte glaciation pendant la « période glaciaire ». Bien que ce pays ne puisse donc

Finallement de nouvelles espèces acquirent des anciennes qui s'étaient élevées dans les montagnes ou qui avaient été soulevées dans le mouvement général du développement tectonique; lorsque, par suite de la diminution générale de la chaleur, il fut possible à ces nouvelles espèces de descendre dans la région basse, tandis que le séjour dans les régions élevées leur était devenu impossible, elles descendirent, mais furent toujours soulevées de nouveau à chaque surrection des montagnes dans lesquelles elles étaient nées ou s'étaient introduites plus tard (ceci se voit dans le sud; c'est ainsi que l'*A. elongatum*, qui s'était développé dans l'intervalle et était devenu une plante montagnarde typique, passa par-dessus l'Anti-Taurus jusqu'au Taurus, donc dans les montagnes de l'ouest). La conséquence de ces oscillations de haut en bas fut une transformation considérable, ou plutôt une nouvelle formation des formes types, qui continua encore de progresser lorsque le plissement des montagnes eut atteint un certain terme. Toujours est-il que les glaciers, aussi bien ceux du Caucase que ceux des hautes chaînes de l'Asie Mineure, ne paraissent pas avoir possédé un développement aussi considérable, en proportion de la grandeur et de la hauteur de l'ensemble des montagnes, que celui que nous constatons dans les Alpes. Il s'en suit qu'un temps de la plus forte glaciation, les éléments floraux montagnards et subalpins pouvaient parfaitement bien se maintenir aussi dans les stations abyssales, ce qui n'était pas le cas dans les Alpes. A cela s'ajoute encore l'étendue de toute la complexe montagneuse, qui sans contredit pouvait fournir plus de localités que les Alpes pour la conservation de la flore pliocène.

Le second degré (miocène supérieur) méditerranéen pénètre le long des Karpathes dans la Galicie, et de là, par la Podolie, la Bukovine et la Moldavie, dans la Russie méridionale jusqu'à la mer d'Azow; cependant, nulle part la côte sud de la mer Noire n'est atteinte; ce bassin et celui de la mer Egée n'existaient pas encore à ce moment, ils n'ont pris naissance que beaucoup plus tard par rupture. Le degré sarmaté est caractérisé par l'extension extrême de l'ancienne mer intérieure à eau saumâtre (dépôts même dans le nord de l'Égée); elle reconstruit une grande partie du sud de la Russie, l'autre de la mer Noire et la partie la plus septentrionale de l'Égée, et s'étendait jusqu'au lac Aral.

ancunement être comparé à l'ancienne Scandinavie ou au Groënland actuel, il a pourtant plus souffert pendant la « période glaciaire » que par exemple la Perse, où Tielze ne trouva, même dans les montagnes de l'Elburz, aucune trace de glaciers, ou la Chine, où les glaciers manquaient aussi; car, encore à notre époque, il n'est pas douteux qu'il existe des glaciers au Thibet, et il y a des preuves que ces glaciers ont été plus longs à une époque reculée des temps quarternaires. Au Thibet, « la période glaciaire » est donc pour résultat l'agrandissement et le prolongement des glaciers, exactement comme dans l'Himalaya, l'Indon-Konsh et le Tienhschin. Sans contredit, ils existent et subsistent encore une grande période de recul. Nous ne pouvons pas parler précisément d'une période glaciaire au Thibet; les dépressions y étaient, comme en Europe, plus fréquentes qu'aujourd'hui dans cette période; il serait donc plus juste de désigner ces temps-là comme période pluviale». (Dr Sven Hedin, *Die wassersch. Ergebnisse meiner Reisen in Thibet 1906-8*, in *Peterm. Mitt.*, 56, Jahrg. 1910, 2. Heft, 1 H.)

1 Peut-être aussi l'*A. hygrophilum* dans les montagnes syriennes; pourtant le cas contraire est aussi possible!

Dans le Caucase, les formations sarmatiques s'étendent jusqu'à plus de 2.000 mètres. Après une période de fort recul de cette mer intérieure survint une nouvelle poussée en avant de cette même mer, sans pour- tant qu'elle atteignit sa précédente extension. Pendant le pliocène inférieur, la surface liquide dans le Pont commença à s'abaisser. La mer intérieure miocène fait place à quelques grands lacs dont l'eau s'écoula considérablement grâce à l'influence des fleuves qui y ont leur embouchure; à cette catégorie appartenait la mer Noire et la mer Caspienne. Pendant le pliocène inférieur, la mer intérieure pontique s'abaisse à son niveau le plus profond; les fleuves creusent de profondes vallées dans le paysage pontique.

Par la mer intérieure miocène, les pays du Caucase et les pays des Karpathes furent séparés; lorsque cette mer fut remplacée par les lacs précités et que ceux-ci s'abaissèrent considérablement à leur tour, ce mur de séparation fut écarté et les éléments floraux purent s'installer dans les territoires abandonnés par les eaux. L'*Asium* se trouva parmi eux et forma une race de vallée, dont la région de dispersion s'étendit à l'ouest à peu près jusqu'aux Karpathes, au nord certainement aussi loin que la Russie Centrale, et à l'est jusqu'aux limites actuelles du genre; les territoires d'installation de l'ouest et de l'est étaient reliés par-dessus l'Égée. La race monticole avait à peu près le degré d'organisa- tion de l'*V. elongatum*, la race vallicole celui de l'*V. nigrum* des montagnes alpinennes, mais avec un spadicé fistiforme.

Dans le pliocène supérieur commença l'affaiblissement de l'Égée; la Méditerranée y pénétra depuis le sud et remplit le bassin pontique d'eau salée (déjà au début du diluvium). La mer Caspienne, qui à l'époque sarmatique avait été reliée avec la mer Noire et ensuite isolée par l'affaiblissement du niveau de la mer, se trouve de nouveau en communication avec la mer Noire au commencement du diluvium. A l'épo- que pliocène, la forme type qui était déjà en train de se démembrer en races, avait aussi été dominée dans la région du Caucase; cette réunion temporaire des deux mers amena il est vrai une séparation des parties du nord de celles du sud; mais après le retrait de la mer, les anciennes conditions se renouvelèrent. Au début de la première période glaciaire, qui fut loin d'exercer au Caucase et en Asie Mineure la même influence destructive que dans l'ouest et surtout dans les Alpes, la flore s'est lentement retirée des positions supérieures et les côtes. La race occupée de plus en plus les endroits profonds et les côtes. La race monticole fit ainsi son apparition dans les paysages montagneux du sud-est russe, même dans la plaine au temps de la plus forte glaciation, en même temps que la forêt feuillue qui certainement prit possession de tout le sud et le centre de la Russie, et forma ainsi une ceinture de verdure allant des Karpathes, qui avaient aussi des glaciers (de même que les Alpes Transylvaniques), jusque bien au loin vers l'est. La race vallicole se retira sur les déclivités des collines humides, chaudes et ensoleillées, et sur les côtes; elle ne put résister aux changements de l'époque glaciaire, au pied des hautes chaînes de montagnes, que dans les endroits particulièrement favorables. Ces changements sont fondés sur les variations de climat qui amenaient tantôt une période très frai- che mais humide, tantôt une période plus sèche et chaude. Sous leur influence, la race monticole se développa finalement en espèce propre; grâce à une adaptation toujours plus grande aux conditions de station,

la race vallicole s'éloigna de même tellement de l'espèce type, qu'elle ne peut plus compter comme race au point de vue de la géographie botanique par rapport à la race monticole d'autrefois. Les formes de transition paraissent avoir été anéanties pendant l'époque glaciaire; en une très faible mesure seulement, des formes isolées de l'*V. elongatum* et de l'*V. orientale* rappellent les formes transitionnelles; elles ne sont pas liées à une certaine limite de climat dans leur apparition, comme celles de l'*V. maculatum* Mill., mais elles se rencontrent disséminées tout à fait irrégulièrement dans le territoire de dispersion, et ne sont reconnaissables que pour le chercheur spécialiste. — Dans l'angle sud-est de la mer Noire et dans l'angle sud-ouest de la mer Caspienne, particu- lièrement humides et chauds, se développa peu à peu dans une période très favorable une espèce océanique spéciale, l'*V. albispathum*, issue de la race vallicole qui y était répandue.

Lorsque les conditions des temps préglaciaires se renouvelèrent, nous voyons 3 espèces se partager la région, de telle façon que l'*V. albispathum* occupe les bords des côtes sus-mentionnées, l'*V. elongatum* la montagne et l'*V. orientale* le pays intérieur. Mais tandis que l'*V. albispathum*, dans la dernière période humide et chaude, put pénétrer plus avant avec le hêtre, jusqu'aux côtes nord et sud de la mer Noire, la chose ne fut plus si facilement possible aux deux autres espèces; il est vrai que la forêt feuillue s'éleva haut dans la montagne; mais d'une part les hautes chaînes elles-mêmes forment de puissantes barrières, d'autre part les anciennes stations sont perdues pas à pas par la prédo- minance de la steppe et des cultures. La forêt et la steppe doivent avoir lutté longtemps pour l'existence; cependant la forêt dut finale- ment abandonner la plaine et les collines, sauf quelques petits restes. Ces restes de forêts sont aussi les stations de l'*V. orientale*; la présence de l'*V. elongatum* dans la région basse et en Crimée s'explique par la conservation spéciale datant de l'époque glaciaire, après cessation de laquelle l'espèce se réinstalla dans la montagne. L'*V. orientale* conserva ses stations au pied du Caucase et dans les ravins des vallées en Asie Mineure pendant toute la durée de l'époque glaciaire; mais une aug- mentation d'extension en remontant la vallée lui était impossible, à cause de la forêt de conifères, et du côté du bas de la vallée la forêt elle-même avait à lutter pour son existence. Les cultures et la steppe morcelaient aussi le territoire de dispersion dans le sud-ouest de la Russie; l'*V. orientale* pénétra bien avec le hêtre encore une fois plus avant vers l'ouest pendant la dernière période humide et fraîche, mais ni l'un ni l'autre ne purent traverser les Karpathes d'une part et la plaine sablonneuse polonaise-prussienne d'autre part. Les stations du sud-ouest de la Russie sont donc presque complètement isolées des stations orientales; les quelques trouvaillles extrêmement pauvres en Bessarabie et dans le sud de la Russie en sont les jalons transitionnels.

Dans le pliocène moyen, d'une part la côte de Syrie (avec la Palés- tine) s'avancait loin vers l'ouest, d'autre part ce pays était relié par Chypre avec l'Asie Mineure et le continent de l'Égée. Dans la même proportion s'étendait aussi la région de dispersion de l'espèce type, qui eut à subir très peu de modifications des circonstances précédentes, ou, par le fait que ces modifications se produisaient extraordinairement lentement, eut le temps suffisant pour se transformer d'une manière conforme, plus loin vers l'est. Mais cette transformation était très res-

treinte, et jusqu'à l'époque glaciaire l'espèce type devait à peine avoir atteint le degré d'organisation de *A. palæstinum*. Il en fut cependant autrement lorsque le littoral se retira de nouveau vers l'est et que les montagnes commencent à exercer leur influence sur le climat, surtout aux temps glaciaires, qui se signalèrent pour le moins dans cette région par un climat plus humide. Pendant longtemps l'Arménie fut séparée de l'Asie Mineure par un bras de mer, par un bras de mer qui reliait le bassin panonique avec l'Océan Indien; lorsque ce bras d'eau, évidemment assez large (on n'est cependant encore aucunement fixé sur son débit et sa largeur), disparut probablement pendant le miocène, et qu'en suite, pendant le pliocène, de nouvelles terres surgirent pour l'installation florale par le déplacement des côtes, la forme type modifiée commença sa migration vers le nord. Et comme elle rencontra des conditions de végétation spécialement favorables (terrain humide et profond), elle devint extrêmement luxuriante, et continua de se modifier d'une manière analogue à *A. nigrum* quand on le transplante dans une bonne terre de jardin. Le coloris pourpre se transforma finalement en grosses taches et éclaboussures, et une nuance vert-clair apparut comme couleur de fond de la spathe; la maculation se localisa aussi peu à peu vers l'extrémité du tube. Selon toute probabilité, ces changements se produisirent très rapidement, et en connexion avec le degré de progression vers le nord. La Mésopotamie aussi, qui avait de même été laissée découverte par la mer, fut rapidement peuplée. Et nous finissons par y trouver une espèce nouvelle, *A. Dioscoridis*, largement répandue, pendant que la forme type se transformait au sud en *A. palæstinum*. Ces événements doivent s'être passés encore avant la séparation de l'île de Chypre, mais plus tard pourtant que l'époque des irrptions dans le sud de l'Égée, car dans les îles de la côte ouest de l'Asie Mineure *A. palæstinum* manque et *A. Dioscoridis* est rare. Dans Chypre, *A. Dioscoridis* est pourtant une plante répandue. Je crois pouvoir admettre que Chypre ne fut séparée du continent qu'assez tard (voir l'opinion contraire à l'annot., p. 347), car l'accord est surprenant au point de vue géologique et floristique.

L'opinion que les *A. palæstinum* et *Dioscoridis* doivent être considérées comme espèces propres et non comme races, est justifiée par le fait que la première de ces plantes est beaucoup plus ancienne que la dernière, au point de vue historique du développement, comme aussi et surtout d'après son organisation. Par le transfert dans un bon sol, il serait peut-être possible d'obtenir des formes maculées (malheureusement je n'ai pas pu en faire l'essai), mais l'appareil des fleurs neutres subira difficilement une complication¹. Les formes intermédiaires qui existent à la limite de l'aire de dispersion doivent bien être indiquées comme formes de transition dans la série évolutive, mais non pas dans le même sens que chez *A. maculatum*, où les formes de transition sont en rapport étroit avec les conditions actuelles de climat et de sous-sol, lesquelles conduisent du milieu de l'Europe centrale au milieu méditerranéen. Elles se rattachent étroitement à *A. palæstinum* par de leur degré d'organisation.

La présence de *A. hygrophilum* dans Chypre prouve sans laisser de

¹ Comparez aussi les indications concernant *A. pictum*, p. 159.

doute une continuité précoce de cette île avec le continent de l'Asie Mineure et de Syrie. Cependant cette espèce manque dans la région méridionale du Tauros, tandis que *A. elongatum*, très fréquent dans cette même région, croît dans sa forme typique dans les montagnes de Syrie, mais pas dans Chypre. C'est la preuve la plus sûre du grand âge de *A. elongatum* vis-à-vis de *A. hygrophilum*. Cela ne peut s'expliquer que comme suit: aussi bien en Syrie qu'en Asie Mineure, l'espèce mère préglaciaire forma deux races, dont l'une peupla la zone littorale et la région basse, et l'autre la montagne. Cette race montagnarde se transforma finalement ici comme là en *A. elongatum*; mais auparavant — et cela a dû avoir lieu encore avant la séparation de l'île de Chypre — une forme avait continué de se développer sous l'influence des époques glaciaires, pour aboutir en fin de compte à une espèce indépendante, *A. hygrophilum*, qui se propagea ensuite jusqu'à Chypre. Beck a essayé de décrire l'histoire du développement de la flore des Balkans (dans Engler et Prude, *Vegetation der Erde*, IV. Bd.; *Die Veget. der Ulyp. Länder*, : 10. 77) ? La péninsule des Balkans possédait au nord, le néogène une véritable flore méditerranéenne qui s'étendait au nord, jusqu'à la mer Panonienne et qui, grâce au doux climat océanique de l'Europe occidentale, s'était répandue dans toute l'Europe méridionale et au loin vers l'est par le nord de l'Afrique; à cette flore s'ajoutaient de nombreux types subtropicaux qui possédaient également autrefois une aire de dispersion plus vaste qu'aujourd'hui. Avec la diminution graduelle de la chaleur vers la fin de l'époque tertiaire, il existait sûrement déjà, dans les régions alpines, les trois zones de végétation qui sont aussi nettement séparées de nos jours; plusieurs types autochtones et plusieurs types nouveaux qui avaient réussi, de différentes manières, à s'introduire dans ce territoire, donnèrent naissance à de nombreuses espèces nouvelles qui s'élevèrent dans la montagne. Les types subtropicaux de cette flore eurent suffisamment de temps pour se transformer conformément aux conditions climatiques et pour prendre pied dans les nouvelles stations, quand ils ne rencontraient pas d'empêchement². De la forme type restée dans les Balkans (peut-être *A. pictum*), une nouvelle espèce s'est développée aussi peu à peu, et même sûrement de nouvelles races, vers la fin de l'époque tertiaire; car nous voyons dans l'Asie Mineure et en Syrie des espèces, qui se rapprochent encore plus de la forme type que *A. maculatum*, et que l'on trouve jusque dans les plus hautes montagnes, et rien ne nous empêche d'admettre cette hypothèse pour la péninsule des Balkans à cette époque-là, puisqu'elle se trouve justifiée de nos jours. Jusqu'à quel point ces nouvelles races s'éloignaient-elles de la forme type? On ne peut naturellement pas le préciser, mais le développement

¹ Le même processus dans la genèse s'applique tout naturellement aux plantes de cette espèce existantes en Anatolie (et dans la suite on trouvera sans doute ces mêmes plantes aussi dans beaucoup d'autres régions de l'Asie Mineure). Des conditions semblables ou analogues créèrent des espèces semblables.

² Comparez aussi Adamovic « Kongress ».

³ Les espèces qui avaient réussi, de différentes façons, à pénétrer dans les régions du sud non séparées par la mer, pouvaient, dans chacune d'elles, varier ou s'hybrider et donner lieu ainsi à des types qui remplaçaient les précédents. (Engler, *Entw.*)

progressif n'a pas dû être bien remarquable; nous pouvons le supposer quand nous examinons les formes de *A. nigrum* et de *A. byzantinum*, aujourd'hui endémiques dans les Balkans. Elles ont derrière elles une histoire très mouvementée, et pourtant le développement progressif n'est pas réellement considérable. Ce sont toujours les tons pourpres qui dominent, et le spadicé permet toujours au système ancien de reconnaître une parenté intime avec la série de *A. orientale*. Combien plus ces races de l'époque préglaciaire ont-elles dû ressembler à la forme type!

Cependant, avant de parler de l'influence de l'époque glaciaire sur la flore des Balkans, réfléchissons aux changements qui se sont accomplis dans la Dalmatie occidentale. Encore dans les temps reculés du pliocène, la côte orientale de l'Adriatique s'étendait bien plus loin vers l'ouest qu'aujourd'hui. La réunion de la Dalmatie avec l'Italie méridionale fut rompue, car non seulement leurs parties basses, mais encore des chaînes de montagnes entières s'affaissèrent sous l'eau jusqu'à leurs sommets, qui forment maintenant une chaîne d'îles parallèle aux montagnes qui, dès lors, assigne à la flore des Balkans son développement particulier. Toujours est-il que cette réunion, tout au moins celle des îles avec la péninsule des Balkans, dura passablement longtemps. La faune des mammifères diluviens de l'île Lesina et d'autres îles prouve la liaison de ces îles avec l'Italie ferme jusqu'au diluvium; de même, la réunion avec l'Italie semble s'être rompue assez tard. On n'a pas encore pu établir si, pendant l'époque quaternaire, l'Europe et l'Afrique étaient réunies par la terre ferme; pourtant l'on peut certifier que l'extrémité méridionale des Apennins a subi des bouleversements géographiques pendant beaucoup d'anciennes phases de l'époque glaciaire; mais ceux-ci trouvent beaucoup moins l'affaïssement d'un pays existant autrefois, tandis que nous avons à faire en Calabre et en Sicile avec des soulèvements quaternaires importants (Penk, Kongress).

La limite des neiges était particulièrement basse partout sur la côte occidentale des trois presqu'îles de l'Europe méridionale. Dans les Balkans, on n'a pu établir que deux glaciations, mais on en suppose une troisième. Des traces d'anciens glaciers se trouvent en Bosnie et dans le Montenegro. Dans les Bouches de Cattaro, la limite des neiges se trouvait à 1400 m., à l'époque glaciaire; l'Orgen même était glacé (Penk), ainsi que le Rhila. Il existe strictement des dépôts de l'époque glaciaire dans toutes les parties des Balkans. Ces restes témoignent que la péninsule des Balkans a été fortement influencée par cette époque. On doit toujours considérer la zone méditerranéenne comme étant la zone des forêts de l'époque glaciaire, car le temps de la plus grande expansion des glaciers ne se caractérisait pas seulement par un climat très humide. Il en est ainsi, tout au moins, pour le littoral et la région intérieure de la zone méditerranéenne.

Mais ces conditions ne se rapportent sûrement pas seulement à une partie de l'époque glaciaire, la première période, car la masse des condensations était importante aussi pendant le temps de la plus grande expansion des glaces¹. A l'ouest, un minimum éventuel

¹ Schult. Entwgsch. — Un développement puissant des glaciers demande aussi de fortes condensations. En général, on doit admettre pour l'époque

d'humidité fut compensé par l'influence de l'océan. L'Italie était encore plus favorablement située, étant baignée par la mer dans toute sa longueur; pourtant, les mers intérieures ne produisent pas une action modératrice autant que l'océan. Sous le rapport de l'humidité, c'est encore la péninsule des Balkans qui était la plus mal située, puisqu'elle est restée au continent par son côté le plus large et se trouve ainsi exposée à l'influence du nord, au point de vue du climat et de la géographie botanique. Il est donc possible que la péninsule des Balkans, tout au moins la partie nord-ouest et le centre, possédât en définitive un climat de plus en plus sec à chaque époque glaciaire. Là, les plantes avaient peut-être même plus à souffrir de la sécheresse que du froid. Ce n'est que dans les lieux particulièrement humides que les espèces sensibles ont pu subsister¹.

D'après son organisation, *A. nigrum* est sans aucun doute le plus ancien des types du genre qui existent dans les Balkans, et nous pouvons conclure par analogie (p. ex. par les *A. pictum*, *A. palustre*) qu'il en est de même pour le territoire. Cette espèce se présente elle-même d'abord sous deux formes, ayant rapport entre elles par des transitions successives; une forme vallicole luxuriante et une forme alpicole presque naine. Les stations de la région basse sont aussi habitées généralement par *A. italicum*. Ces habitats représentent donc des foyers de formation du littoral, régions de reliques d'anciennes périodes chaudes et humides, puis principalement des époques glaciaires. Ils en sont réduits maintenant au continent. Les caractères organiques sont très fortement cette espèce du groupe des *A. orientale*, et nous devons admettre que l'espèce, après un long développement progressif partant de l'espèce type, ne s'est développée que tard, mais déjà strictement à l'époque diluviale, car les conditions climatiques de l'époque préglaciaire n'auraient pas produit les mêmes conséquences.

Il me semble que l'espèce type de l'époque préglaciaire, qui devait certainement présenter déjà les deux formes pour la région haute et la région basse, se réingia sur quelques points particulièrement favorables, ou plus au sud, au moment de la plus grande glaciation (peut-être dans le territoire même); et avec le retour des anciennes conditions, elle réintégra de nouveau les anciens habitats. Naturellement, l'expansion était très grande en comparaison du petit nombre des habitats actuels. Surtout dans les vallées, l'espèce issue de l'époque préglaciaire doit avoir été répandue largement, et dans la suite elle atteignit aussi l'angle septentrional de l'Adriatique. Ce fait peut s'être répété bien des fois jusqu'à ce qu'enfin, à la suite de la dernière période fraîche, il n'y eût plus que des reliques.

Les plantes désignées par Schott sous le nom de *A. Pelleri* proviennent que cette espèce à une tendance à se rapprocher des formes à spathe blanches, comme le montrent les plus jeunes spécimens de la région.

Dans de nombreux endroits, la forme des hautes montagnes apparaît

glaciaire un climat non seulement froid, mais aussi humide. On doit plutôt croire, pendant les époques interglaciaires, à une diminution des condensations, qui peut conduire jusqu'au développement d'un climat de steppes. On peut admettre les mêmes circonstances pour les Balkans que pour les Alpes méridionales ou les Karpathes (Hoernes, in litt.).

¹ Voir Schult. Entwgsch., annot. précédente.



Fig. VII. — Carte de la série évolutive de *Varnum maculatum*

dans la formation de la flore du karst, dont le pays d'origine est le nord-ouest de la péninsule des Balkans; cette forme, peu influencée par l'époque glaciaire, et déjà développée auparavant, habitait la région montagneuse des Alpes orientales pendant la dernière période interglaciaire¹. Cette forme alpicole se développa sur des points isolés, où elle put subsister jusqu'au-delà de l'époque glaciaire, en des formes que nous pouvons presque désigner comme étant contraires au but; ce sont les formes désignées autrefois sous le nom d'*A. longispidulum*, qui trouvent leurs parvilles en Asie Mineure sous la forme *dehnutum* de *V. A. elongatum*.

1 A cette époque-là, il se développa des formes qui se sont maintenues jusqu'à présent, mais dont nous ne connaissons pas les plus proches parents. Ces formes leurs différences, on reconnaît distinctement leur origine commune. Ces formes qui ont apparu souvent comme endémiques secondaires dans différentes parties des Alpes et qui, avec de minimes variations, provenaient de la même espèce largement répandue, sont en opposition dans leur forme constante et inchangeable avec les anciennes espèces saxicoles endémiques (Engler, Kongress). Toutes les dernières appartient l'*A. nigrum* et aux premières l'*A. byzantinum*. Toutes les espèces provenant de reliques endémiques appartiennent certainement aux types originaires des Balkans, qui s'y sont répandus depuis l'époque tertiaire. Non seulement les espèces endémiques, mais aussi certains autres types méditerranéens

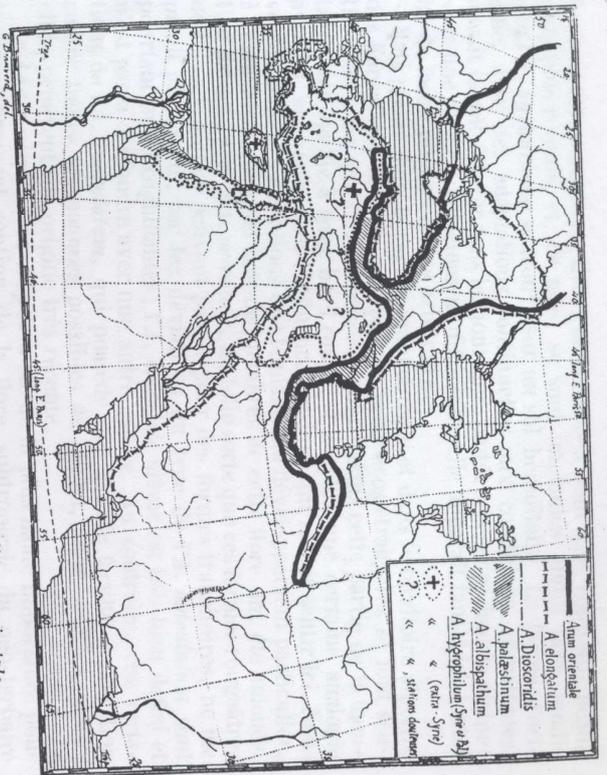


Fig. VIII. — Carte de la série évolutive de *Varnum orientale* et de celle de *Varnum Dioscoridis*.

Un caractère particulier de la flore illyrienne de la haute montagne est le manque d'expansion quelque peu importante dans les montagnes orientales de la péninsule des Balkans. La région des hautes montagnes en Illyrie est sous le rapport de la flore bien séparée de celle de la Serbie et de la Bulgarie. Probablement que l'influence du sous-sol joue ici un rôle important. Par contre, l'étage planitiaire présente un nouveau représentant de l'espèce sur une assez grande étendue, l'*Arum byzantinum* est de même le spécimen le plus rapproché de la

doivent être regardés comme des reliques de l'époque tertiaire dans les Balkans. Parmi ces types on comprend aussi certaines plantes dont l'expansion géographique actuelle est remarquable, car elles n'habitent qu'isolément des territoires séparés. A ces plantes appartiennent d'abord tous les types qui sont communs aux Balkans et à l'Italie septentrionale. La présence d'autres plantes en Serbie donc au centre de la péninsule balkanique, pourrait bien être d'origine plus récente; la plupart d'entre elles, depuis l'époque post-glaciaire, et avec l'accroissement graduel de la chaleur, se sont avancées peu à peu vers le nord pour atteindre enfin les frontières actuelles. (Adamovic, Die mediterran Elementen der serbischen Flora, *Englers Bot. Jahrb.*, XXII, 1898).

1 Comparez à ce sujet les travaux d'Adamovic dans *Oest. Bot. Zeitschrift*, 1892 n. 93, puis dans *Englers Bot. Jahrb.*, 1898 n. 99, et dans *Bot. Centralblatt* 1899; Ascherson, dans *Oest. Bot. Zeitschrift*, 1855, et dans *Verhandl. d. bot. Vereins Brandenburg*, IX, 1867; Baldacci, *Le Bocche di Cattaro...* (Bologna, 1886). Informations bibliographiques plus précises dans Beek, *Veget. d. illyr. Länder*.

chaîne A (forme praeglaciale) — *A. nigra* — *A. italicum* ou *A. maculatum* Mill. Là encore il y a aussi des formes robustes et des formes chélives ; les formes robustes croissent dans des portions de pays sous un climat qui présente une grande analogie avec le climat méditerranéen. La quantité de plantes méditerranéennes en Serbie est proportionnellement beaucoup plus grande qu'en Bosnie ; *A. italicum* y est même largement répandu (formes de transition¹).

Je m'explique la formation de *A. byzantinum* de la manière suivante : la forme d'origine a dû se réfugier dans la région basse et se modifier fortement sous un climat alors strictement frais et humide ; naturellement, elle représente une plante strictement limitée au pays intérieur (sans côtes), et semble souvent être confondue avec les formes méditerranéennes de *A. Nichevii*, qui offrent une certaine analogie avec elle. La délimitation est aussi difficile, car les régions habitées par ces formes se trouvent être les mêmes dans bien des cas, de sorte que les deux groupes de formes peuvent être représentés à la fois dans un territoire restreint. Cela s'explique par des migrations ultérieures (postglaciaires). Bien que le nord-est des Balkans fut réuni presque jusqu'à nos jours à l'Asie Mineure par le Bosphore², *A. byzantinum* manque sur la côte occidentale de l'Asie Mineure ainsi que dans les îles de la mer Egée. Il y est remplacé par *A. orientale*.

La végétation méditerranéenne se tient assez loin en arrière de la limite des Karpathes. Des spécimens un peu analogues se trouvent d'abord le long de l'Als, de la Ceserna et de la Tenagos (ici, formes de transition de *A. italicum*) ; de là, les rapprochements avec le territoire méditerranéen deviennent plus nombreux. Dans les Alpes Transsylvaniennes, on a reconnu deux époques glaciaires, qui ont laissé des preuves de leurs effets. Sous leur influence, mais encore plus que pendant les époques interglaciaires, il se forma une colonie particulière de plantes, nommée flore dazique, parce qu'elle s'établit de préférence dans la zone dazique (d'après Adamovitch). Bien que l'élément dazique soit répandu jusque dans la haute montagne, un représentant typique de cette flore, *A. byzantinum*, ne se trouve que dans les régions basses, tout-à-fait comme l'élément pontique, qui déjà disparaît ici dans la région des forêts feuillues. Cette espèce est plutôt poussée vers le nord-est. Les conditions climatiques ne montrent dans la région basse et même ici que peu d'analogie avec le climat méditerranéen ; toute l'attitude de la plante en est une preuve évidente. Cette espèce a pris sa marche particulière de développement ; la dissémination actuelle n'est due certainement qu'à un effet de la dernière époque glaciaire, et de plus a été grandement entravée par la culture. Issue aussi des mêmes ancêtres que *A. nigra*, à un moment quelconque de l'époque glaciaire, elle s'est développée ici comme plante strictement endémique ; suivant son habitat, nous en voyons apparaître souvent plusieurs formes dans les mêmes endroits. Il est caractéristique que dans son aire de dispersion, croissent aussi les types de transition entre *A. ita-*

1 A l'exception des interruptions de la mer Egée, il n'y a dans l'Asie Mineure occidentale aucune frontière géologique nettement définie du côté de la péninsule des Balkans ; par contre, on peut très bien suivre les formations géologiques ainsi que les conditions tectoniques de la Grèce et des îles dans la direction de l'Asie Mineure (Hornes, in litt.).

licum et *A. maculatum* Mill. ; mais ceux-ci sont sans contredit beaucoup plus récents, et, de plus, se sont implantés plutôt tard, tandis que *A. byzantinum* se trouve sur un sol héréditaire. La forme d'origine, avec des adaptations confinées aux conditions climatiques, devait tantôt s'élever dans la montagne, tantôt descendre dans la plaine ; sous une forme complètement différente, elle apparaît tantôt ici, tantôt là, de façon plus ou moins arbitraire.

Mais même dans la région montagneuse et dans le territoire alpestre des Karpathes, nous voyons que des influences étrangères se font sentir. C'est ainsi que *A. maculatum* montre cette partie de la montagne une spathe à large bord rouge, et de plus une certaine analogie avec *A. orientale*. C'est l'influence turrique qui se fait sentir ici. Nous voyons dans ces déviations une tendance au développement particulier, à l'endémisme, auquel tant de membres de cette flore ont été amenés. Une parenté avec *A. orientale*, de telle sorte que ces formes rougêtrées de *A. maculatum* peuvent passer pour des formes transitoires, ne me paraît pas exacte, car les déviations du type de *A. maculatum* sont pourtant trop insignifiantes ; *A. orientale* même est très bien défini et n'est pas à confondre avec une autre espèce. Au contraire, ces variations de *A. maculatum*, qui possède une grande faculté de réaction contre toutes les nuances possibles du climat, aussi subtiles soient-elles, prouvent son origine très récente.

La tectonique des Alpes a été de la plus haute importance pour le développement continu de la flore subtropicale du néo-tertiaire d'Europe. La surrection des Alpes commença peu à peu déjà à cette époque, lorsque la flore subtropicale (Engler admet même une flore tropicale³) régnait encore ; la dernière et la plus importante surrection des Alpes n'eut lieu pourtant qu'à la fin du dernier miocène ; dans les Apennins et dans les chaînes alpines de la Grèce, la continuation du mouvement se laisse même constater jusque dans le pliocène, et il en est de même pour le Caucase⁴. Comme pays insulaire étroit, d'une élévation remarquable au-dessus de la mer, et dont les côtes étaient probablement en pentes très rapides et exposées au ressac, les Alpes s'abaissèrent au sud directement vers la mer Adriatique, qui remplissait ce qui est aujourd'hui la plaine du Po.

Pendant le miocène supérieur, l'île des Alpes, baignée jusque-là par l'Océan, fut reliée avec l'est. L'Adriatique s'avancant loin du côté de l'est ; son emplacement actuel était pour la plus grande partie terre ferme, avec de petits lacs d'eau douce (il y en avait de pareils aussi en Dalmatie, au sud de la Bosnie et de l'Herzégovine). Cette route de migration fut naturellement aussitôt utilisée par les espèces orientales et plus tard (lorsque la mer Pannonienne se rétrécit)⁵ par les espèces du nord.

1 Engler, Kongress ; comparez aussi Beck v. Managetta, *Die Vegetationsverhältnisse der illyrischen Länder*, 4 Teil.

2 Les montagnes insulaires croates et slavesoniques s'étaient formées en même temps que la partie sud-est des Alpes.

3 En général, nous avons l'impression qu'un grand nombre des plantes méditerranéennes émigrèrent vers le sud, environ le long de la ligne formée par le nord de l'Afrique, la Sicile, la Grèce, la Crète et l'Asie Mineure, et que, à partir de cette ligne, la dissémination eut lieu vers le nord, à l'est, ou des plantes iso-

A partir de cette époque, nous devons absolument déplacer vers l'ouest et le nord-ouest une extension de l'aire de dispersion de beaucoup de formes types. Les montagnes y étaient alors en voie de surrection; un climat plus insulaire, avec moins d'extrêmes de température que plus tard, favorise la migration, qui s'arrêta finalement au pied des Alpes. A ce qu'il paraît, cette migration dura assez longtemps et s'effectua très lentement, malgré toutes les conditions favorables, de sorte que les époques glaciaires se manifestèrent déjà dans toute leur force, lorsque les formes types commencent d'émigrer dans le territoire italien et dans le pays des Alpes. Mais ici intervint encore un autre facteur.

Partant du caractère proprement tropical, la flore affec-ta, vers la fin du pliocène, le caractère des latitudes tempérées; dans l'Europe centrale, des associations de plantes très différentes apparaissent rapidement les unes après les autres; le territoire méditerranéen n'est pas transformé de la sorte. En comparaison de la grande étendue des mers tertiaires (surtout dans le miocène) et de la grande division de la masse des pays par les baies des mers et les lacs intérieurs, les différences climatiques n'étaient pas aussi considérables que dans le post-tertiaire et que maintenant. Les maquis toujours verts qui, maintenant, n'existent que sur la partie nord du territoire méditerranéen, s'étendaient, en tous cas, non seulement le long du versant méridional, des Alpes, mais aussi comme actuellement dans la Grèce méridionale, au loin jusque dans les vallées. Une flore des bois, du caractère de celle des Îles Borromées, de l'Isola di Garda et de Miranar, doit avoir été répandue longtemps au pied méridional des Alpes, à la place des formes arborescentes subméditerranéennes pauvrement représentées que nous y rencontrons aujourd'hui (Engler, Congrès). Avec la progression du soulèvement des Alpes, il se produisit des différences de climat qui se faisaient reconnaître dans la formation des régions. La flore sub-tropicale disparut jusqu'aux derniers vestiges, ou bien chercha à s'adapter aux conditions qui lui étaient faites; elle partagea, avec la végétation persistante, la région basse, qui s'élevait alors assez haut sur les pentes des montagnes; la région moyenne présente une flore tempérée, avec des bois feuillus; à la suite, vient enfin une flore de haute montagne. L'immigration, depuis l'est, le sud et le nord, augmenta d'une façon extraordinaire pendant le pliocène. Parmi les nouveaux arrivés se trouve aussi *A. nigrum*, naturellement pas dans son développement actuel, mais déjà bien voisin de ce que nous en connaissons, surtout des formes possédant des fleurs neutres inférieures. Sous l'influence d'un climat humide et chaud, qu'on peut presque qualifier de pontique, il semble s'être répandu assez rapidement vers le nord et l'est; c'est le

lées émigrèrent jusqu'à Steubringen, pour la plupart jusqu'en Balmatie ou en Isarie, puis de Sicile en passant par Naples, Rome, et d'autres plus loin vers le nord, d'autres encore de Tunis jusqu'en Ligurie en passant par la Sardaigne et la Corse, enfin à l'ouest, depuis l'Afrique septentrionale vers le sud de la France en passant par l'Espagne (Engler, Entwickl.).

1 Quand les conditions climatiques se trouvent modifiées dans une vaste région, de manière à être exactement appropriées pour l'existence de certaines plantes, celles-ci pénètrent de tous les côtés dans les régions voisines et remplacent les formes qui se retirent ou qui meurent. Dans une région à conditions

pliocène, la période du plus grand rétrécissement de la Méditerranée, qui lui en a fourni la plus grande latitude. Il put ainsi s'avancer depuis les Balkans jusqu'à la région des Alpes, probablement aussi plus loin vers le nord, peut-être au-delà des montagnes du Karst jusque dans la vallée du Danube, où il n'arriva pourtant que beaucoup plus tard; par le fait de cette migration, cette espèce arriva dans des régions qui, malgré toute la ressemblance des autres conditions, se différencient pourtant considérablement, au point de vue climatique, des foyers d'origine. Comme espèce relativement récente, *A. nigrum* a pu cependant s'adapter à la situation et prospérer aussi bien dans les maquis toujours verts que dans les bois feuillus des montagnes, et même arriver à des hauteurs considérables. Il en sortit finalement deux formes, une méditerranéenne et une continentale, voire monticole, qui, sans autre se fondirent l'une dans l'autre à la limite de leurs régions, comme nous le voyons aussi aujourd'hui. Dès lors il se fit de plus en plus un déplacement et un rétrécissement de ces aires, qui sont intimement dépendantes des changements de climat. Il va sans dire que chaque recul de glacier amène une poussée en avant et chaque avance un refoulement des lignes d'expansion de cette espèce.

L'expansion des deux races de *A. maculatum* dans les temps actuels soulève la question de savoir quand et comment cette expansion eut lieu. Comme nous savons, d'après ce qui a été dit dans la partie systématique, que les deux races se fondent l'une dans l'autre, que leur extension dépend de conditions climatiques déterminées, mais que toujours une race remplace l'autre dans la région voisine, nous donnons la priorité, en réponse à la question ci-dessus, à la race de *A. italicum*, assignée à la zone du littoral. Il semble d'abord que *A. italicum* aurait pu naître à ce lieu et place; mais cette supposition est immédiatement contredite par la présence de cette plante dans des îles et des territoires qui étaient immergés jusque dans le pliocène supérieur. La supposition que la race aurait pu s'introduire depuis les régions voisines, dans lesquelles elle était dérivée de la forme type, dans le cours de l'époque tertiaire, peut être facilement réfutée; un peuplement venant d'un voisinage immédiat a eu lieu, il est vrai, dans beaucoup de cas (plaine du Pô, Italie centrale, Espagne, France), mais on s'est alors contenté de développer? — Ce n'est pas vainement que nous avons insisté sur la capacité extraordinaire de résistance des membres du genre *Arum*; il se trouve toujours un lieu une anfractuosité de rocher, et autres, pour offrir aux espèces un lieu de refuge où elles ont pu se maintenir jusqu'à présent. Dans un centre de développement, nous rencontrons toujours à côté des espèces largement répandues, d'autres, d'une extension plus restreinte, qui se manifestent comme formes intermédiaires, comme membres de transition. La Palestine, la Syrie, l'Asie Mineure, pourraient être consi-

climatiques parcelles à celles qui doivent avoir régné autrefois dans la région méditerranéenne, des migrations pouvaient se produire dans toutes les directions. Un fait particulier est que la tendance à la variation dans une direction déterminée se produit plus distinctement aux limites de l'aire de dispersion qu'au centre de la région. Au point de vue géographique, les types de transition tiennent aussi le milieu entre la forme principale et les variétés. (Engler, Entw. — *Arisarum vulgare*.)

dérées comme centres de développement. En Palestine, l'*A. italicum* manque totalement; en Syrie et dans le sud de l'Asie Mineure, l'*A. Vihkeli* se rencontre très isolément, ainsi que dans les îles immédiatement voisines. Plus il avance vers le nord et l'ouest, plus l'*A. Vihkeli* devient fréquent, et finalement des formes paraissent qui ressemblent tellement à l'*A. italicum*, qu'on les réunissait précédemment avec cette dernière race (voir annot. p. 130). Dans la presqu'île des Balkans, toute une série d'autres espèces existe à côté de ces deux. Plus à l'ouest, on ne rencontre que les *A. italicum* et *marulatum* Mill. Il est vrai que l'*A. picinum* existe en Corse, en Sardaigne et aux Baléares, mais les îles ne peuvent en aucun cas être considérées comme centres de développement, car il ne se trouve pas une seule forme intermédiaire entre cette espèce et les deux races, ce qui est pourtant souvent le cas à l'est. Ce déficit éventuel ne s'explique pas, puisque l'ancêtre le plus reculé de toutes les espèces d'*Aron* a pu y subsister. Tout indique la région de l'Égée et les parties voisines des continents. Là se développent successivement les formes intermédiaires les plus diverses, dont le chaînon final se rapproche extrêmement de l'*A. italicum*, raison pour laquelle la série de formes de l'*A. Vihkeli* a été rattachée à l'*A. italicum* dans la partie systématique.

La question suivante se pose alors: « Quand commença la migration de l'ouest et du sud-ouest, et quand fut-elle terminée? ». — Elle a dû prendre fin lorsque les circonstances actuelles du continent eurent pris place, dans l'ouest et le centre du territoire méditerranéen.

Le district sud-atlantique de l'Espagne montre dans sa flore une si grande concordance avec celle du Maroc, qu'il y avait là certainement une communication avec Gibraltar, pendant que l'Andalousie était encore sous la mer. Le Maroc se rattache, au point de vue de la végétation, à l'Algérie, qui, à son tour, présente une analogie frappante du lapin végétal, au moins dans certains éléments de celui-ci, avec la Calabre et la Sicile¹, de sorte qu'ici aussi il a dû exister une fois une communication avec le continent; ou peut-être fut-elle créée temporairement, pour disparaître de nouveau sous l'eau (Penk, Finger)? L'Espagne septentrionale, séparée du sud par le « bassin de l'Aquitaine » était réunie au complexe continental franco-belgique et, d'autre part, reliée aussi directement avec la péninsule des Apennins.

Les premières transformations dans la région méditerranéenne s'accomplirent à l'ouest, là même où se trouvent les plus anciennes lignes de volcans. Les Canaries, la zone orientale de l'Espagne, les Baléares, la Corse, la Sardaigne et la Sicile sont volcaniques. De grandes transformations furent le résultat de l'activité volcanique; par des soulèvements sur la côte est de l'Espagne, le bassin de l'Aquitaine fut élevé; par contre il ne reste plus de l'ancienne communication avec l'Italie que des îles, pareilles aux piliers d'un pont². Ces événements n'ont pas dû se produire rapidement, mais d'une manière tout à fait progressive, et les affaissements paraissent avoir continué jusqu'au diluvium. Nous en trouvons le pendant, offert par les îles de la mer Égée, où les affaissements durèrent encore à l'heure actuelle. La mer fit encore de ses siennes, pour diminuer et isoler ce qui restait debout.

¹ Palacký, dans « Congrès »; ici aussi, renseignements manuscrits.

² Hoek, *Grundzüge der Pflanzengeographie*, Berlin, 1897.

Presque tous les géologues placent la rupture des communications entre l'Europe et l'Afrique dans la période glaciaire, surtout dans le premier tiers, et celle des communications dans la presqu'île balkanique avec l'Italie par la Dalmatie dans la période suivante de la même période¹.

Il n'y a absolument aucun motif de transporter le développement de l'*A. maculatum* avant la première époque glaciaire. Si les conditions de végétation deviennent mauvaises dans beaucoup d'endroits par l'accroissement des glaciers jusqu'au début de la première époque glaciaire, cela se produisit tout à fait insensiblement, et nous voyons combien les progrès du développement avaient été à vrai dire imperceptibles, même dans les centres asiatiques de développement sans doute moins influencés par la période glaciaire. « Ces espèces méridionales préglaciaires (l'*Aron preglaciale* leur appartient aussi visiblement) pouvaient se maintenir avec peine pendant des siècles encore, même si le climat d'alors ne leur convenait plus, comme des formes vouées à une lente extinction (*A. picinum*), et qui n'offraient un avantage numérique sur la période actuelle que parce qu'elles étaient alors plus rapprochées des anciennes périodes tertiaires que ne le sont les misérables reliques actuelles d'une végétation méridionale répandue loin vers le nord². Dans les endroits où aucunes formes répondant aux conditions modifiées ne pouvaient prendre pied, le type tout entier disparut. A la fin de la période tertiaire, les différences climatiques ne sont pas de grande importance, comparées aux conditions d'aujourd'hui; le climat n'était probablement pas beaucoup plus chaud que de nos jours (sauf une distribution plus égale de la chaleur au cours de l'année, par suite d'un climat moins continental³), la répartition de la terre et de l'eau n'était différente que sur quelques points. La transition ne s'accomplissait que lentement et peu à peu; une limite exacte par rapport aux

¹ Les îles Sansego, Lissa, Curzola, Meléda, Lagosta et Pelagosa « sont les restes d'un continent qui s'enfonça sous la surface de la mer par des irrupitions peut-être à l'époque pléistocène.... On fait aussi valoir les conditions zoo-géographiques actuelles comme arguments pour l'existence d'un continent adriatique pendant la période quaternaire, et dont la rupture doit être plus récente que l'extension des sables pléistocènes du sud de l'Istrie jusqu'à Lissa et Curzola en passant par Lausago.... Par contre Teilini est plutôt enclin à concéder qu'il y ait eu dans le miocène une réunion de terre ferme entre la Dalmatie et le Mt Gargano, passant transversalement par l'Adriatique; mais il croit que la rupture de ce pont territorial doit être placée déjà dans le pliocène. Un élargissement de la mer Adriatique jusqu'à l'étendue qu'elle possède actuellement doit sûrement n'avoir eu lieu que pendant le pléistocène (Suess: *Born und Bild Österreichs*, *Wien-Leipzig*, 1903, p. 580) ». Les conditions botanico-géographiques et les étroits rapports floristiques dans la région insulaire et sur les côtes voisines sont malheureusement loin d'avoir fait l'objet d'une étude intensive. J'essaierai prochainement de fournir une contribution à ce sujet dans un travail sur la flore du Mt Ossero. »

² Krasan, *Die Erdwärme als pflanzengeographischer Faktor*, Bot. Jahrb. II, Bd. (1882), p. 195 et suiv.

³ M. Frech a réuni toutes les données se rapportant à ce sujet d'une manière qui en donne une bonne vue d'ensemble, dans *Ueber die Mächtigkeit des europ. Islandsens u. das Klima der Interglacialzeiten*. Comp. aussi: H. Brockmann-Jerosch, *Das Alter des schweizer diluvialen Lösses* (Vierteljahrsschrift der Naturf. Ges. Zürich 1909).

temps glaciaires manque. Le mouvement de surrection des Alpes doit en tous cas avoir exercé une grande influence sur les changements climatiques. Une période transitoire, riche en neiges et en pluies, conduisit finalement à la première époque glaciaire. Pour la région des Alpes, on admet 4 à 5 extensions des glaciers (donc 4 à 5 époques glaciaires). Les plantes et les mollusques interglaciaires connus du locus répondent à un climat océanique typique, plutôt frais que chaud et sec, qui par une très grande humidité manque de forts extrêmes (brèches d'Holthngen, près Innsbruck, et autres). Des causes importantes peuvent être invoquées en faveur de l'uniformité du climat dans la période glaciaire quaternaire, comme aussi de celle de la chaleur dans la période confinéale. Au temps de la plus forte glaciation des Alpes, la limite des arbres descendit, même dans les endroits les plus favorables, bien au-dessous de 2000 m.; c'est ici seulement que commença la végétation forestière résistante aux gelées. On conçoit facilement refonduée dans la région supérieure de l'A. *maculatum* ait été profondément refonduée dans le étage planitiaire. Cette espèce a dû disparaître complètement de l'Europe centrale, où elle s'était certainement introduite; mais elle s'est maintenue dans l'ouest, l'est et le sud de l'Europe. Dans les parties orientales des Alpes et dans leurs avant-monts, surtout dans la Moravie méridionale, et dans la Basse-Autriche, en Hongrie et plus à l'est, l'espèce pouvait se maintenir; non seulement les conditions y étaient bonnes pour le développement d'une végétation sylvatique et d'une flore du Karst (voir plus bas), mais des végétaux réclamant beaucoup de chaleur pouvaient y prospérer: des plantes qui chevauchent actuellement sur la limite des flores méditerranéenne et du Karst et suscitent des difficultés quant à leur attribution à l'une plutôt qu'à l'autre de ces flores (Beck), l'*Arunum maculatum*, tel qu'il se présente au sud de la Styrie, en Croatie, en Carniole, au sud du Tyrol, se rattache très partiellement à cette catégorie de plantes. Dans la flore sylvatique de l'Europe centrale il est certainement un étranger, qui a survécu à la période glaciaire grâce à sa ténacité. Dans les époques interglaciaires, c'est en tout cas la flore subalpine et orientale, avec quelques types méditerranéens (*A. italicum*), qui se fraya le plus rapidement son chemin; les Alpes avaient été recouvertes de végétation jusqu'à leurs limites supérieures, et c'est surtout une flore rappelant la flore pontique qui y prit pied. La flore méditerranéenne ne s'y sentait pas non plus chez elle pendant les époques interglaciaires, la forêt de ces temps-là n'était pas une forêt toujours verte au pied méridional des Alpes (Penck, Kongress).

Dans les contrées au sud des Alpes intérieures alpines, le climat était certainement plus humide que maintenant. Mais l'A. *maculatum* pouvait justement y survivre impunément aux temps glaciaires; car c'était un climat analogue à celui qui avait régné autrefois dans sa patrie, lorsque l'espèce s'y était développée.

Ainsi les périodes humides et fraîches alternent régulièrement avec d'autres moins humides; outre les périodes les plus importantes de transformations, il y en a toujours en d'autres plus courtes. La dernière période glaciaire a aussi opéré profondément (limite des neiges au maximum 2000 mètres plus élevée qu'aujourd'hui); de nouveau suivent des déplacements considérables des horizons des lignes de végétation, qui, surtout celles des types thermophiles, deviennent de plus en plus

morcelées. Ensuite, c'est la lisière sud des Alpes qui offrit le plus d'espace pour la conservation des flores interglaciaires, principalement dans les Alpes carinthiennes-syriennes, à l'ouest de Graz, et aussi à la lisière sud des montagnes dans les Alpes provençales (Penck, Kongress). Ce serait un tort de considérer l'A. *maculatum* comme appartenant ou à la flore des forêts feuillues de l'Europe méditerranéenne (comme l'A. *italicum* Mill.) ou strictement à la flore méditerranéenne (comme l'A. *maculatum*); un coup d'œil sur la distribution actuelle de l'espèce nous en conviendrait immédiatement. Ce n'est que le maintien d'associations de plantes tout entières qui peut nous servir de mesure pour juger si les changements de climat se laissent établir d'une manière déterminée dans une région (comparez sur ce point les excellents travaux d'Engler, Schinz, Christl, et d'autres).

La conservation d'espèces isolées est un peu plus arbitraire; la raison en est surtout dans des causes locales¹. Certaines limites de l'humidité combinée à la chaleur sont, pour l'A. *maculatum*, la condition de sa conservation et de sa prospérité, et celle de la délimitation des races dont l'une, l'A. *italicum*, n'a été désignée méditerranéenne que parce que sa distribution actuelle se trouve principalement dans la région méditerranéenne. L'extension considérable de la région sylvatique, en première ligne des forêts de conifères, après la dernière période glaciaire, pendant la période fraîche, détermina d'abord les limites fermées de l'extension de l'A. *maculatum*. Déclivités rocheuses, exposées au soleil, terrain d'humus des forêts de plaines, ce sont là les lieux dans lesquels l'A. *maculatum* a pu se maintenir jusqu'à nos jours. Avec la disparition de la forêt feuillue, avec la progression de laquelle cette race avait aussi pénétré plus avant à l'époque post-glaciaire continentale, disparut aussi un morceau après l'autre de la région de dispersion non complètement morcelée de cette race.

La première époque glaciaire eut une grande influence sur les espèces d'*Arunum* de ce temps-là, en leur supprimant une série de localités, que même temps qu'elle les forçait d'autre part à se transformer autant que cela leur était possible; la transformation était en général minime, mais augmenta extraordinairement dans quelques parties de la région de dispersion, dans les Balkans, dans l'Égée et en Syrie, où des conditions climatiques spéciales se développent. Ainsi naquirent dans l'est les précurseurs de l'A. *maculatum*. Or, lorsqu'après la première période glaciaire toutes les ceintures de végétation furent poussées en avant vers le nord et dans les montagnes, des voies libres s'ouvrirent pour les membres du groupe de l'A. *Nickelii*, qui commencèrent leurs migrations². Ils se transformèrent ainsi petit à petit en A. *maculatum*. Par les voies indiquées plus haut, l'A. *maculatum* parvint ainsi jusque dans les Canaries, en Espagne et en France, au nord strictement jusque dans les Pyrénées. La dispersion actuelle corrobore pleinement cette opinion. — Il s'agit seulement de savoir si ces ponts de communication furent rompus après la 1^{re} ou de la 2^e "période glaciaire" ou peut-être pendant une autre encore ultérieure, question qui n'est pas encore résolue à l'heure actuelle au point de vue géologique (comparez aussi p. 356).

¹ Engler, Kongress.

² Voir l'annot. 3, Engler Entw., à la page 73.

Chaque phase glaciaire à son tour repoussa les limites de la région et morcela cette région. Dans le sud ou dans des positions particulièrement favorables de la région basse, les races purent se maintenir. Dans les phases plus chaudes de l'époque glaciaire, les plantes des contrées méridionales, et aussi l'*A. italicum*, purent avancer; à l'entrée d'une nouvelle période humide et plus fraîche, elle durent de nouveau se retirer; ici et là cependant une espèce ou une autre put se maintenir dans des endroits particulièrement favorables, sur les escarpements rocheux ou glaiseux, où elles étaient protégées contre l'envahissement des forêts. De tels foyers de formation vraiment littoraux se trouvent dans le nord de la Dalmatie, en Herzégovine, aussi en Albanie et dans le Montenegro; plus loin dans la vallée du Rhône, au sud de l'Espagne, etc.

La richesse en produits endémiques des territoires méditerranéens méridionaux s'explique par le développement presque ininterrompu de la végétation. Pendant que les époques glaciaires anéantissaient les formes-mères dans le nord, ces mêmes formes ou leurs remplaçantes se maintenaient dans le sud.

L'explication des lacunes post-glaciaires dans la région de distribution de l'*A. maculatum* Mill. constitue un chapitre à part, que je traiterai peut-être plus tard.

(Traduit de l'allemand par M^{lle} E. Rejmond, Herbarier Boissier¹).



CLEF DES DÉTERMINATIONS

1. Spadicee fusiforme, ou massue à peine distincte de l'axe court; fleurs neutres sessiles, assez épaisses et rigides. 2.
spadicee claviforme, massue distincte sur long axe. 7.
1. spadicee jaunâtre, spathe blanchâtre. Crète.
2. ¹⁾ fleurs neutres supérieures absentes ou rudimentaires. *Arum creticum* Boiss.
²⁾ fleurs neutres supérieures présentes ou rudimentaires. *Arum wetsteinii* Hruby. 3.
spadicee violet foncé, ne devient brunâtre qu'avec l'âge. 3.
2. ¹⁾ fleurs neutres supérieures nombreuses. 4.
spathe immaculée, uniformément violet-foncé ou de couleur verdâtre ou blanchâtre. 4.
spathe à macules plus ou moins grandes, souvent décolorées sur fond verdâtre ou rougeâtre. Côte sud de l'Asie Mineure, nord de la Syrie, Mésopotamie, Chypre. *A. Dioscoridis* Sibth. et Sm. 5.
3. fleurs neutres supérieures en verticilles peu nombreux (1-2), courts et épais. 5.
4. fleurs neutres supérieures en plusieurs verticilles (2-5), plus longs et plus minces. 5.
5. fleurs neutres inférieures rudimentaires ou peu développées; Baléares, Corse, Sardaigne, Espagne (?). *A. pictum* L. f.
6. fleurs neutres inférieures toujours distinctement développées. Palestine. *A. palaestinum* Boiss. 5.
6. spathe d'un violet pourpre, lavée de violet ou verdâtre; tube court. Massue beaucoup plus épaisse que l'axe. Montagnes de l'Asie Mineure, et du Caucase. *A. elongatum* Steven
7. spathe d'un pourpre violet; massue un peu plus épaisse que son axe, plusieurs fois plus longue que celui-ci, étroitement cylindrique. Afrique septentrionale (seulement Barka ?). *A. cyrenacum* Hruby
8. spathe blanchâtre, bordée de pourpre; tube presque la moitié aussi long que la spathe. Liban, Antiliban, Anatolie, Chypre; massue à peine plus épaisse que l'axe. *A. hygrophilum* Boiss. toute l'Asie Mineure ?? 8.
9. spathe jaune; spathe blanche, plus rarement avec une étroite bordure pourpre. (comparez aussi avec 11) 9.
10. spatice violet noir ou pourpre. 9.
11. massue cylindrique, beaucoup plus longue que son axe. S.-W. de l'Europe, nord de l'Afrique, Canaries, Açores, Madère, ouest-Balkans (est-Balkans ? Asie-Mineure ?); méditerranéenne¹. *A. italicum* Mill. massue très peu plus longue, la plupart du temps plus courte que son axe. Région du Caucase. *A. albispatum* Stev.
12. spatice d'un violet noir; spathe de même, ou avec champ central vert ou verdâtre; fleurs neutres rigides, d'un violet noir. Ouest des Balkans. *A. nigrum* Schott.
13. spatice pourpre ou seulement étendu de pourpre. 10.

¹ Au sud de l'Europe existent des formes de transition avec des caractères intermédiaires.

