

Euphorbia acanthothamnos Heldr. & Sart. : Recherches sur sa biologie et son écologie

Autor(en): **Economidou, E.**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Candollea : journal international de botanique systématique =
international journal of systematic botany**

Band (Jahr): **29 (1974)**

Heft 2

PDF erstellt am: **23.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-880143>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Euphorbia acanthothamnos Heldr. & Sart. Recherches sur sa biologie et son écologie

E. ECONOMIDOU

RÉSUMÉ

Après la description de l'espèce, et une discussion sur son nom grec ancien, l'auteur expose la distribution géographique et altitudinale complétée de nouvelles localités grecques de *Euphorbia acanthothamnos*. Par son habitat et sa place phytosociologique dans les différents étages bioclimatiques, il résulte que l'*E. acanthothamnos* est lié surtout à l'étage méditerranéen semi-aride ou climat thermo-méditerranéen, à l'exception de Crète où elle abonde aussi dans les groupements supra-forestiers. L'*E. acanthothamnos*, à floraison printanière, a deux types de rameaux, dolichoblastes et brachyblastes, et prend pendant tout l'été un aspect desséché et épineux. La formation d'un tubercule souterrain pendant son adolescence fait rapprocher cette euphorbe aux *E. thamnoides*, *E. ramanensis*, *E. bivonae* et *E. spinosa*, espèces vicariantes. Finalement il semble qu'il y a une correspondance avec la formation des tubercules et la vicariance chorologique de ces espèces.

SUMMARY

The species *Euphorbia acanthothamnos*, occurring mainly in Greece, is circumscribed. As to its distribution, some new localities are reported. To judge from its habitat and phytosociological characteristics, it is evident that the species is particularly related with the semi-arid Mediterranean climatic belt with the exception for Crete, where it is common also above the tree line. A subterranean tubercle occurs in this species as well as in four other vicarious *Euphorbia* species. The choro-ecological factors involved are discussed.

ZUSAMMENFASSUNG

Die vorwiegend in Griechenland verbreitete Art *Euphorbia acanthothamnos* wird beschrieben und ihre Verbreitung mit Angabe neuer Fundorte wird diskutiert. Nach ihrem Vorkommen und den phytosoziologischen Merkmalen gehört die Art in die halbtrockenen mediterranen Klimazone mit Ausnahme von Kreta, wo sie auch Oberhalb der Waldgrenze vorkommt. Die unterirdischen Knollen dieser Art werden mit denen 4 weiterer, vikariierender Arten der Gattung verglichen und im Zusammenhang mit den chorologisch-ökologischen Gegebenheiten diskutiert.

Euphorbia acanthothamnus Heldr. & Sart. ex Boiss. Diagn. Pl. Or. Nov., 3/4: 86. 1859 est une plante suffrutescente, glabre, haute de 20 à 60 cm environ, épineuse, et très rameuse. Rameaux courts, entremêlés, faussement dichotomiques, rigides, terminés par une paire d'épines formée de rayons endurés de l'inflorescence. Feuilles petites, glabres, elliptiques à elliptico-obovales, obtuses ou aiguës, entières, presque sessiles, caduques. Bractées de l'involucre obovales ressemblant aux feuilles caulinaires, bractées des involucelles cunéiformes-obovales, jaunes, plus petites que les feuilles caulinaires. Inflorescence cymeuse, composée de 3-4 rayons courts portant des cymes biparres dénudés après la floraison formant des épines aiguës, persistantes, bifurquées. Cyathium vert brièvement turbiné, peu poilu à l'intérieur, à lobes courts, tronqués, subdentés. Quatre glandes ovales, subpentagonales, jaunes-brunes, à écailles lacérées, blanches. Capsule 3-4 mm, sphérique, marquée de trois profonds sillons, garnie de verrues cylindriques, inégales. Graines de 2 mm ovales, glabres et brunes.

Euphorbia acanthothamnus appartient, selon Boissier (1879), à la sous-section *Galarraei* Boiss. de la section *Tithymalus* Boiss., alors que Smith & Tutin (1968) la rattacherait au sous-genre *Esula* Pers. de la section *Helioscopia* Dumort. Plusieurs auteurs considèrent que cette espèce est identique à *ἵπποφαές* (Hippophaes) de Dioscorides et à *ἵππόφρεως* (Hippophaeos) de Théophraste (Gennadios, 1959; Kavvadas, 1956; Atchley, 1938). D'après Fournier (1951) et après bien des controverses, le nom *ἵπποφαές* de Dioscorides a été attribué à *Euphorbia spinosa* "que les foulons adaptaient à leur aena pour obtenir une brosse utilisée à la façon du Cardère". Toutefois nous émettons une réserve à propos de l'hypothèse de Fournier. En effet *Euphorbia spinosa* est une espèce de la Méditerranée occidentale qui ne pousse pas en Grèce et en général dans la Méditerranée orientale, en Grèce, elle est remplacée par sa vicariante *E. acanthothamnus*; en outre la description de Dioscorides ne coïncide pas complètement avec celle de ces deux espèces.

Théophraste (*Περὶ φυτῶν ἱστορίας*, IX, XV, 6) comprend également sous ce nom le suc de *τιθύμαλλος* (tithymallus, c'est-à-dire celui d'une *Euphorbia* qui, en raison de sa répartition et de son abondance à Tégée et Cleitoria, devrait être identifiée à l'*E. biglandulosa* et non à l'*E. acanthothamnus*. Il semblerait cependant que l'*ἵππόφρεως* (hippophaeos) de Théophraste (*Περὶ φυτῶν ἱστορίας*, VI, V, 1) représente probablement l'*Euphorbia acanthothamnus*. Enfin dans l'Index de la traduction de Théophraste par A. Hort (1949) le nom *ἵππόφρεως* est donné aussi à l'*E. acanthothamnus*, mais sans citer des documents confirmatifs. Cette plante, répandue surtout dans la Grèce méridionale, est connue dans le peuple sous le nom de "koukouloaphana" en Péloponèse du Sud et de "Galatostivia" en Grèce Centrale et dans les îles (Gennadios, 1959).

1. Distribution géographique et altitudinale

L'*Euphorbia acanthothamnus*, localisée en Grèce et surtout en Grèce méridionale se retrouve, hors de ce pays et ses îles, en Bithynie (Boissier, 1859, 1879) et en Cyrénaïque d'après Gunningham & Walton (1954) (cf. Zohary, 1973). La

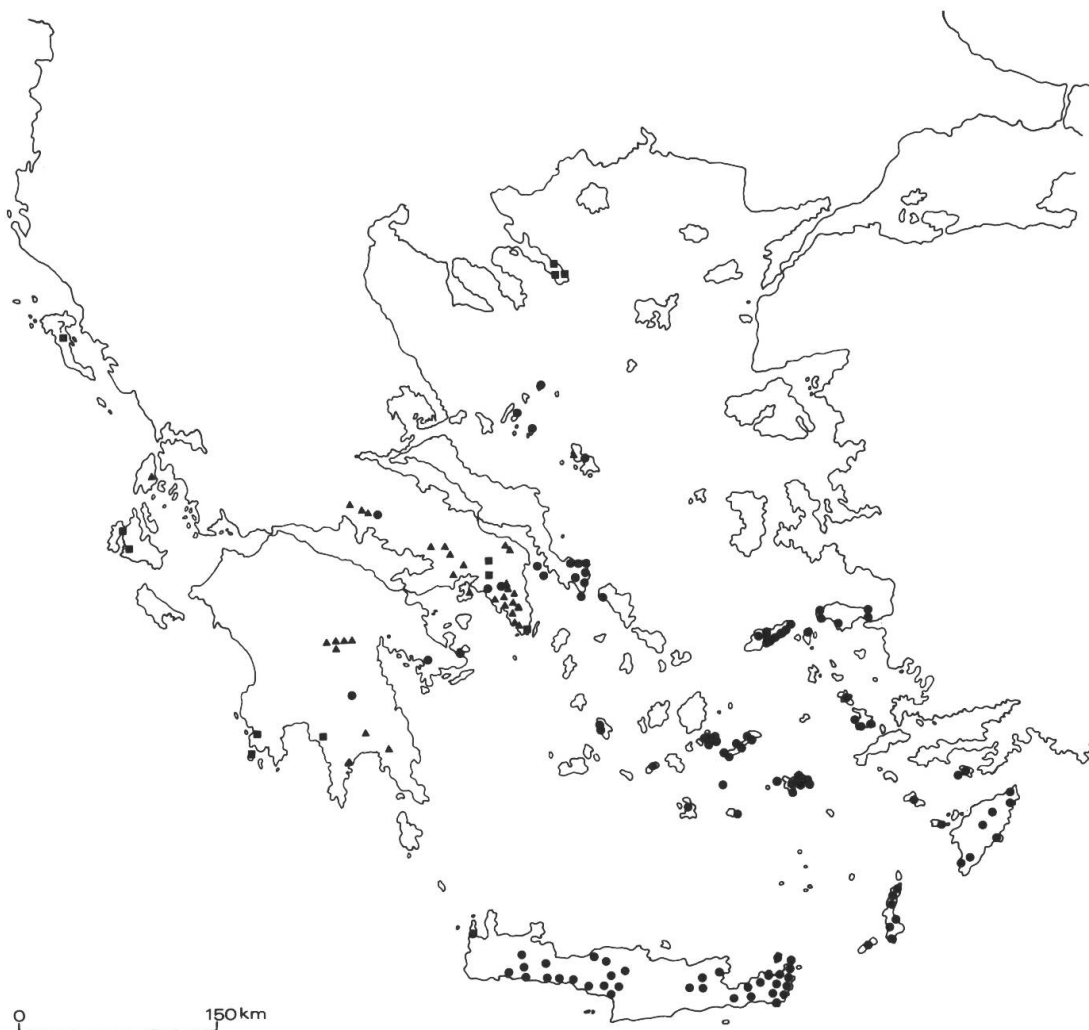


Fig. 1. — La répartition d'*Euphorbia acanthothamnus* en Grèce. Répartition d'après Runemark ●; observations récentes (Economidou, Yannitsaros) ▲; observations complémentaires d'après la bibliographie ■.

carte de la figure 1 donne sa répartition en Grèce. Pour les îles de la Mer Egée et la Crète, nous avons utilisé les travaux de Runemark (1969); pour la Grèce continentale et les îles Ionniennes, nous nous sommes servie des informations d'Halácsy (1904, 1908, 1912), de Knapp (1965) etc., mais également de nos observations personnelles comme aussi de celles de notre collègue, le D^r Yannitsaros. Ainsi la présence d'*Euphorbia acanthothamnus* est signalée pour la première fois dans les localités suivantes: près de Vlichos sur l'île de Leukas; à l'est d'Hag. Euthymia et entre Chryso et Delphi en Phokis; près de Kalamos, près de Daphni, à Vouliagmeni, à Vari, à Lombarda, entre Vari et Koropi, au Mont Olympe près d'Anavisos, au cap Kataphyli, à Alepouvouni, à Kesariani, à Kalopoula, à Asteri, à Hag. Varvara,

à Agrileza, à Kamariza (Tsoukatos, comm. or.), près de Mandra, entre Hag. Sotir et Oenoi, près de Karaouli, de Kineta et de Megara en Attique; près de Selinia sur l'île de Salamis; près de Tripolis, près de Krokès, près de Gytheion (Chararas, comm. or.) et près de Sykia en Péloponnèse; au nord-ouest de Linaria sur l'île de Skyros.

En ce qui concerne sa répartition altitudinale, la variabilité de l'*E. acanthothamnus* est intéressante à étudier. Alors qu'elle se développe en général dans la zone inférieure (0-600 m environ, parfois jusqu'à 1000 m), elle croît à des altitudes plus élevées dans les régions méridionales: montagnes de Rhodes, de Karpathos et surtout en Crète où elle atteint par exemple 2000 m sur le Mont Lassithi (Rechinger & Rechinger-Moser, 1951). Cette répartition altitudinale est assez intéressante puisque l'*Euphorbia acanthothamnus* ne semble pas être tellement eurytherme; on peut se demander donc, si le bioclimat qui règne dans ces régions montagneuses de la Crète n'est pas particulier et se rapprocherait de celui des régions inférieures de la Grèce continentale. Litav & Orshan (1971) ont exprimé aussi une hypothèse semblable pour ce bioclimat en raison de la présence du *Sarcopoterium spinosum* jusqu'à 1600 m sur le Mont Lekandia. Or, ces auteurs estiment que les conditions bioclimatiques des montagnes crétoises sont plus douces que celles qui règnent dans d'autres régions semblables des montagnes du Proche-Orient.

2. Habitat

a) Limites climatiques et topographiques

Pour la Grèce cette espèce est surtout répandue et très abondante dans l'étage semi-aride selon la classification de L. Emberger ou selon celle de Gaussen (Carte bioclimatique de la région méditerranéenne) dans le climat thermo-méditerranéen, où elle forme des groupements dominés par elle. Elle est moins abondante dans l'étage subhumide (climat méso-méditerranéen accentué de Gaussen), où elle peut être considérée comme une espèce compagne dans des autres types de végétation, par exemple dans des broussailles à chêne kermès. Enfin dans l'étage humide (climat méso-méditerranéen atténué de Gaussen), elle devient plus rare.

L'*Euphorbia acanthothamnus* se localise surtout sur des versants sud et est, le plus souvent près de la mer, sur de petits replats naturels des pentes rocheuses (fig. 2a et pl. I).

b) Substratum

Cette euphorbe vit principalement dans des stations arides, très rocheuses, sur des calcaires compacts et le plus souvent sur des marbres, surtout dans des fentes où sa racine pénètre très profondément (fig. 2b). Toutefois on peut la rencontrer parfois sur d'autres roches: sur des granites (île d'Ikaria) sur des tufs et des laves (île de Thira) et sur des conglomérats.

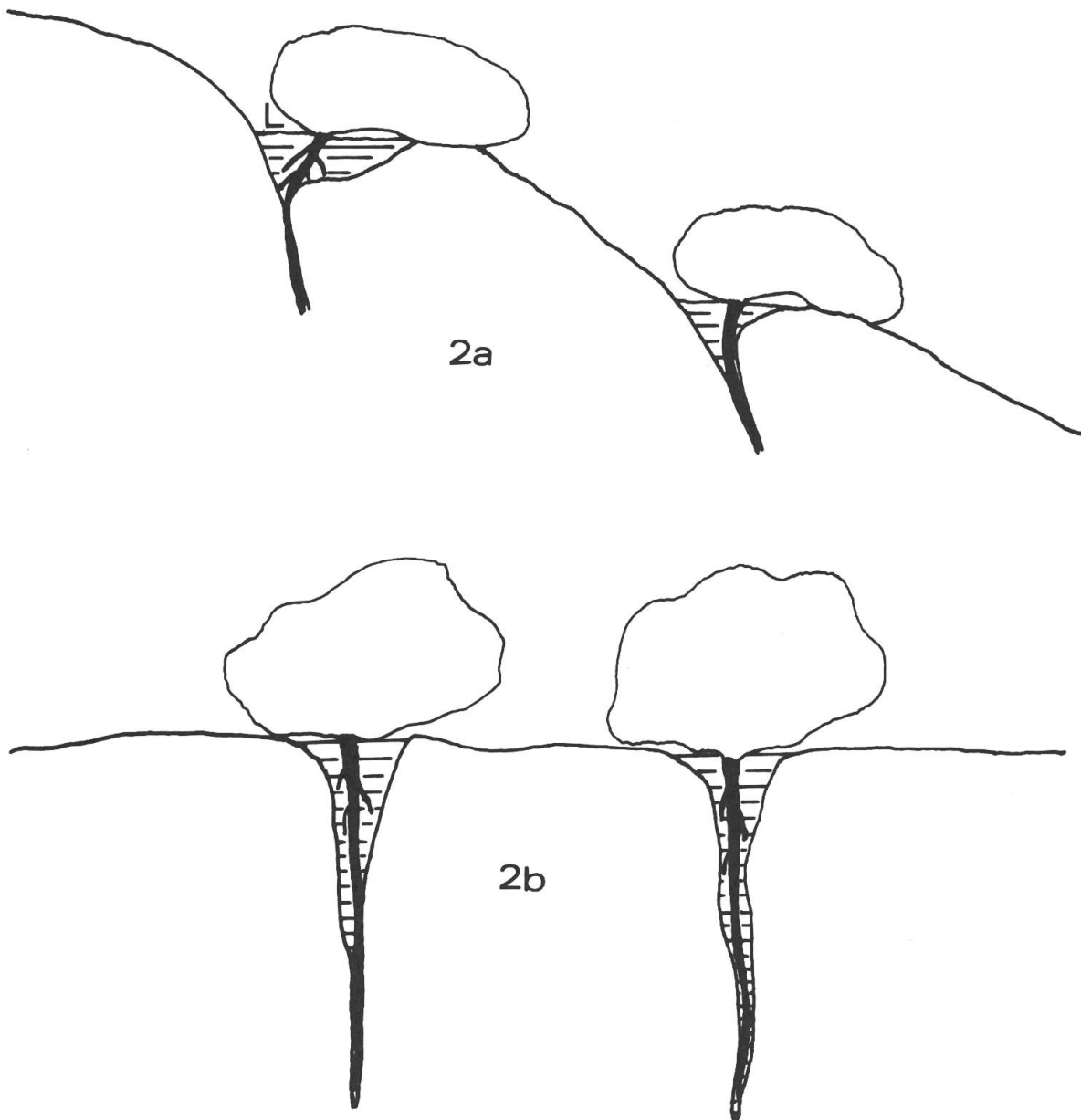


Fig. 2. – Micro-localisation d'*Euphorbia acanthothamnus* sur des pentes (2a) et sur des replats (2b).

3. Phytosociologie

Dans ce paragraphe on va rappeler, en se basant le plus souvent sur de pauvres et peu clairs documents bibliographiques, quelle est la place phytosociologique d'*Euphorbia acanthothamnus* dans les différents étages bioclimatiques de la Grèce.

Dans l'étage semi-aride, bien représenté en Grèce dans l'Attique, l'Eubée du Sud, les Cyclades et la Grèce littorale, *E. acanthothamnus* abonde et forme surtout des groupements très représentatifs dominés par elle (pl. I et II). C'est l'Euphorbietum acanthothamni des phytogéographes (Rechinger & Rechinger Moser, 1951; Rikli, 1943), nom qu'ils donnent à ces groupements sans faire de vraies études phytosociologiques. Il semble donc, que ce nom plutôt empirique se rapporte d'abord à la formation.

Parmi les espèces qui l'accompagnent on peut citer *Urginea maritima*, *Thymus capitatus*, *Olea oleaster*, *Hyparrhenia hirta*, *Stipa tortilis*, *Calycotome villosa*, *Brachypodium ramosum*, *Ballota acetabulosa*, *Phagnalon graecum*, *Sideritis romana*, *Helianthemum salicifolium*, etc. (Rechinger & Rechinger-Moser, 1951; Economidou, 1972). On observe souvent autour de ces groupements, ou à l'intérieur, un stade plus évolué dans la succession de la végétation avec *Juniperus phoenicea*. Debazac (1969) considère ces broussailles plus denses comme un faciès de l'Oleo-Ceratonion.

D'après Zohary & Orshan (1965), cette euphorbe entre aussi dans l'Hyparrhenieto-Thymetum et l'Anthylleto-Poterietum comme une espèce commune des Poterietalia spinosi. D'après notre avis ces associations appartiennent à Poterietalia spinosi intermedia dont elles dérivent par la dominance de certaines espèces. Toutefois les auteurs ne donnent pour aucune espèce dans leur liste la vraie place phytosociologique.

Dans l'étage subhumide, surtout représenté en Grèce continentale, au Dodécannèse et en Crète inférieure et moyenne, *Euphorbia acanthothamnus* est moins abondante et liée aux groupements à *Quercus coccifera*, caractérisés et plus souvent comme Quercetum cocciferae (Zohary & Orshan, 1965; Yannitsaros, com. orale).

Dans l'étage humide, surtout représenté en Grèce dans les Iles Ioniennes, elle est très rare et a été observée principalement dans de petites stations rocailleuses qui ont un mésoclimat nettement différent (Knapp, 1965).

Nous voudrions signaler également qu'à notre avis la présence d'*E. acanthothamnus* dans les bois à *Cupressus sempervirens* (Cupresseto-Aceretum orientalis de l'alliance Cupression sempervirentis et de la classe Aceretea orientalia) en Crète (Zohary & Orshan, 1965; Zohary, 1973) est comprise dans l'étage humide.

On peut parler plus précisément de la place phytosociologique d'*Euphorbia acanthothamnus* dans l'étage supra-forestier de la Crète. D'après Zaffran (1971), elle représente sur Leuka Ori une espèce caractéristique de l'alliance Euphorbieto-Verbascion (ordre Astragalo-Centauretalia, classe Berberideto-Asperuletea), dont les autres caractéristiques sont *Verbascum spinosum*, *Sedum tristriatum* et *Dactylis rigida*. D'après le même auteur, elle caractérise, avec *Astragalus creticus* var. *creticus*, *Daphne oleoides*, *Teucrium alpestre* et *Anthemis pusilla*, l'alliance Astragaleto-Anthemion, du même ordre et de la même classe qu'Euphorbieto-Verbascion, mais sur Psiloriti et Dikté.

4. Morphologie et Phénologie

Chez l'*E. acanthothamnus* il y a deux types de rameaux, les auxiblastes ou dolichoblastes (Orshan, 1964) et les brachyblastes. Les dolichoblastes commencent à s'allonger dans les derniers jours d'octobre à partir des brachyblastes temporaires développés pendant le printemps passé. En mars, ils atteignent une longueur de 2-3 cm. Pendant le mois d'avril leur croissance s'accélère et l'inflorescence se forme finalement à leur bout.

La plante porte des feuilles qui sont en général d'un seul type en ce qui concerne la forme et qui commencent à apparaître à la fin d'octobre. Elles restent pendant tout l'hiver, elles se multiplient au printemps et tombent graduellement à partir de la fin de mai jusqu'à la fin de juillet. Alors la plante a perdu totalement ses feuilles et prend un aspect desséché et épineux jusqu'à la saison prochaine. Il faut noter que les feuilles des brachyblastes ne sont pas absolument identiques à celles des dolichoblastes, elles sont un peu plus étroites et plus petites.

En ce qui concerne la germination, elle commence en mars, mais elle a son optimum au mois d'avril. C'est la même chose pour la floraison qui continue parfois jusqu'au mois de mai.

5. Croissance

La croissance d'*Euphorbia acanthothamnus* n'avait pas été étudiée en détail jusqu'ici. Cesca (1969) pendant ses recherches cytotaxinomiques sur différentes espèces d'*Euphorbia*, parmi lesquelles aussi *E. acanthothamnus*, signale qu'elle présente un rhizome napiforme caractéristique, sans étudier pourtant toute l'évolution du système racinaire pendant et après la formation de ce tubercule. Or, nous croyons qu'il est intéressant de l'analyser brièvement dans ce travail à partir d'observations successives réalisées sur le terrain.

L'espèce montre pendant les tous premiers stades de sa vie un petit renflement souterrain, oblong, ou arrondi, juste au-dessous de la surface du sol. Il provient surtout de la racine, mais à sa partie supérieure également de l'hypocotyle; Verdus (1970) a remarqué la même chose chez *Euphorbia thamnoides*. Peu à peu ce renflement grossit et donne naissance à un tubercule qui finalement se subérise à l'extérieur et se lignifie à l'intérieur. Les premiers stades de cette évolution sont représentés dans les figures 3 et 4. Il est très possible que cette différenciation morphologique, qui aboutit à la formation d'un tubercule oblong ou arrondi, résulte d'une différenciation écologique, mais malheureusement nous n'avons pas encore tous les éléments susceptibles de confirmer notre hypothèse.

Les toutes jeunes plantules poussent à proximité d'un individu adulte d'*Euphorbia acanthothamnus* ou sous son couvert, là où les feuilles mortes ont formé une litière (point L dans la figure 2a). Le tubercule grossit rapidement pendant les deux à trois premières années, plus lentement ensuite de telle manière qu'à l'âge de huit à dix ans il a finalement des dimensions 4.5 x 2.5 cm en moyenne. Dès

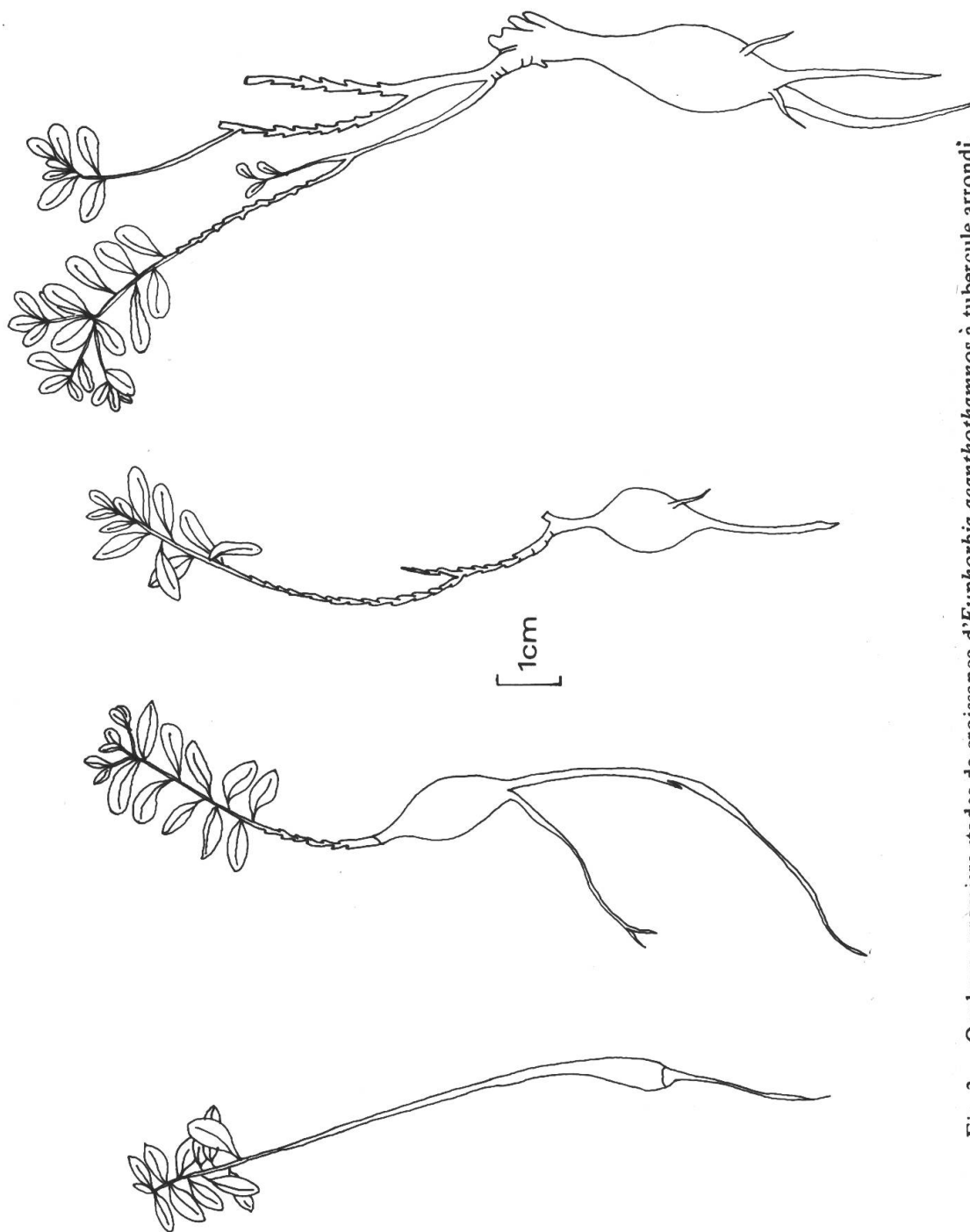


Fig. 3. — Quelques premiers stades de croissance d'*Euphorbia acanthothamnus* à tubercule arrondi.

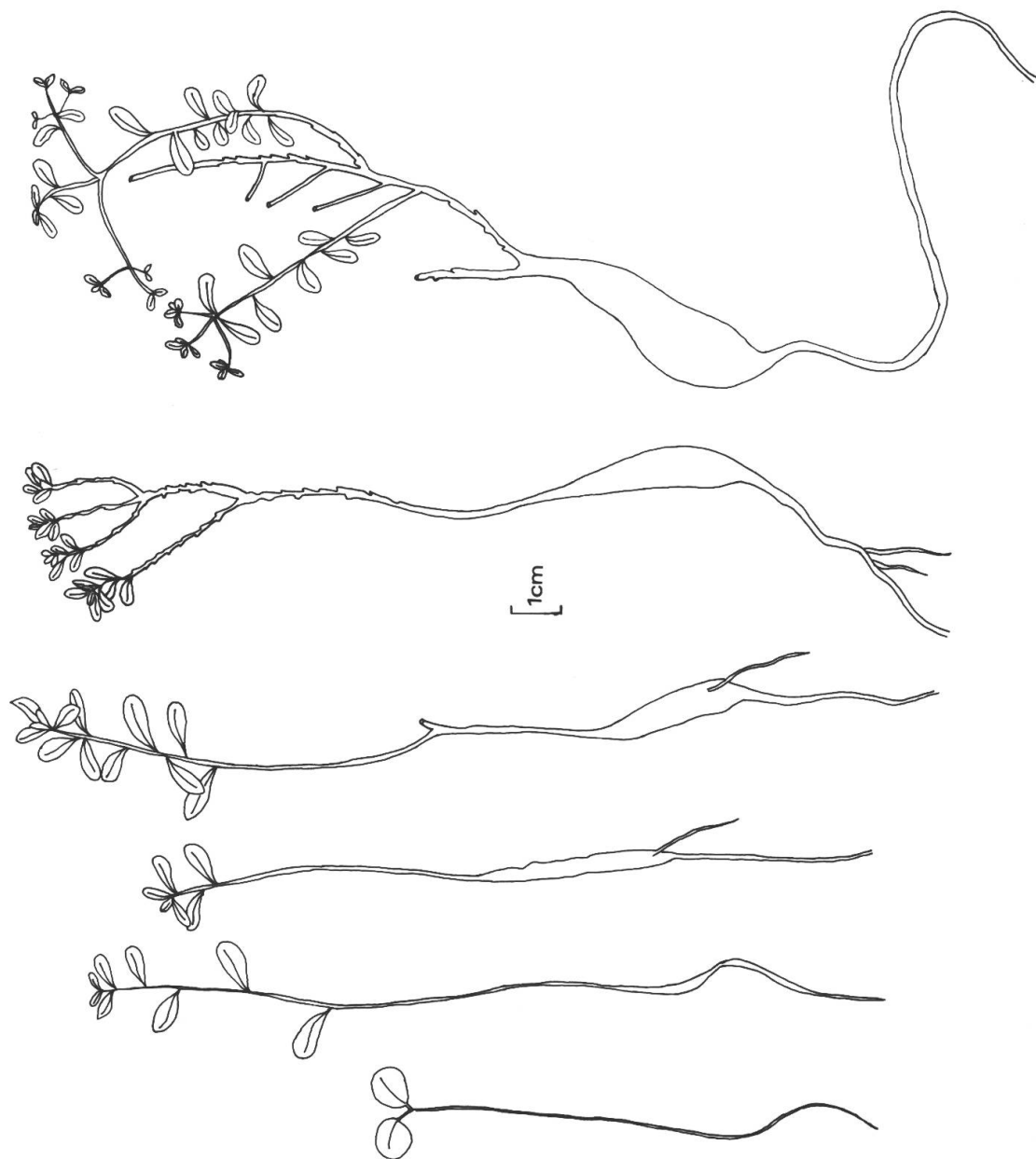


Fig. 4. — Quelques premiers stades de croissance d'*Euphorbia acanthothamnus* à tubercule oblong.

lors il tend à prolonger la racine, qui est fortement épaissie sous le tubercule. Toutefois, même chez les individus âgés, le tubercule ne disparaît pas complètement; il se présente parfois comme un léger renflement à la partie supérieure de la racine mais pas comme un rhizome napiforme (pl. III).

Discussion

Quel est donc le rôle joué par ce tubercule pendant la vie d'*Euphorbia acanthothamnus*?

Cette espèce est un tropophyte caractéristique qui perd ses feuilles durant l'été, ce qui lui permet de passer la saison défavorable sous une forme nue et épineuse en réduisant au minimum ses besoins en eau. Afin de survivre pendant l'été, puisqu'elle a perdu ses feuilles, la plante emmagasine dans son tubercule les substances nutritives qui lui sont indispensables et qu'elle ne peut pas trouver dans le sol en raison du milieu défavorable que représente son substrat rocheux.

Mais l'*E. acanthothamnus* n'est pas la seule euphorbe qui forme des tubercules. Sur ce point je voudrais me rapporter à deux autres espèces, *E. thamnoides* Boiss. ou *E. hierosolymitana* Boiss. et *E. bivonae* Steud. considérée autrefois comme sous-espèce d'*E. spinosa*. *E. thamnoides* se trouve, d'après la bibliographie (Boissier, 1859, 1879; Post, 1933; Mouterde, 1970; Zohary, 1972) en Turquie, près d'Ephesos, à Adalia, en Chypre, en Syrie littorale et inférieure, au Liban et en Palestine; il s'agit évidemment d'une espèce méditerranéenne orientale.

Le biotope de cette espèce correspond à celui d'*Euphorbia acanthothamnus*, c'est-à-dire collines rocheuses, bathas et garrigues (Post, 1933; Mouterde, 1970; Zohary, 1972, 1973); en Palestine notamment elle constitue une espèce dominante dans les bathas (Zohary, 1962). Dans la littérature, Post (1933) autant que Mouterde (1970) et Boissier (1859, 1879) mentionnent la présence d'un rhizome napiforme chez les jeunes individus, mais n'en décrivent pas le développement. Zohary (1972) d'autre part décrit des racines grosses, fusiformes, mais sans préciser l'âge des individus observés. Au contraire Baum (1963), dans la description d'un taxon nouveau, *E. ramanensis* apparenté à *E. thamnoides* que Zohary (1972), par ailleurs, considère comme une sous-espèce de cette dernière, établit la distinction suivante: la souche jeune est longuement napiforme, tandis que chez *E. ramanensis* la souche adulte possède des renflements succulents. On pourrait dire que cette différence morphologique correspond à une différence écologique, puisqu'*E. ramanensis* signalée toujours sur un substrat rocheux, est répandue dans le désert de Judée avec quelques prolongements dans le territoire voisin Irano-Touranien (Zohary, 1972). C'est pourquoi Baum (1963) la considère comme "une espèce nettement steppique, rapiphanérophyte à racine extrêmement renflée, tandis que *E. thamnoides* est une plante chamaephyte suffrutescente des maquis de la région méditerranéenne, à racine longuement et peu renflée mais, dans la plante jeune seulement, et ne devenant jamais napiforme, ni rapiphanérophyte". Verdus (1970) dans sa thèse sur les plantules d'Euphorbiacées, dans laquelle il étudie *E. thamnoides* sensu lato, considère que la plante adulte subsiste pendant l'hiver grâce à un tubercule souterrain.

E. bivonae se trouve, d'après la bibliographie (Fiori, 1926; Quézel & Santa, 1963; Post, 1933; Täckholm, 1956; Smith & Tutin, 1968; Rikli, 1943; Cesca, 1969) surtout dans la région littorale de l'Afrique du Nord, en Sicile occidentale et dans la péninsule du Sinaï. Elle est plus fréquente vers l'ouest devenant plus rare en Egypte et les pays avoisinants; il s'agit, donc, essentiellement d'une espèce nord-africaine.

Le biotope de cette espèce correspond également à celui d'*E. acanthothamnus*, c'est-à-dire roches calcaires près de la mer ou plus rarement dans des régions très arides.

D'après Ponzio (1927) (cf. Cesca, 1969) cette euphorbe possède un tubercule qui provient également du renflement de l'hypocotyle et apparaît quelques semaines à peine après la germination.

Toute l'évolution de la racine chez les petites plantules et son caryotype, essentiellement identique à celui d'*E. acanthothamnus* (Cesca, 1969), font rapprocher biologiquement ces deux euphorbes. Cependant *E. bivonae* produit plus tard des racines horizontales ressemblant à des saucissons (Täckholm, 1956).

Toutes ces euphorbes, *E. thamnoides*, *E. ramanensis*, *E. bivonae* et *E. acanthothamnus* appartiennent aux mêmes section et sous-section qu'*E. spinosa*, espèce méditerranéenne occidentale, avec laquelle elles ont beaucoup d'affinités (Boissier, 1859, 1879; Baum, 1963). Pourtant *E. spinosa* ne présente pas de tubercules ni chez les jeunes plantes, ni chez celles plus âgées, d'après nos recherches bibliographiques et nos propres observations sur des plantes que nous avons pu examiner et qui provenaient de France (région d'Aix-en-Provence, Petit Arbois, leg. J. Contandriopoulos).

Ces cinq espèces, *E. spinosa*, *E. acanthothamnus*, *E. thamnoides*, *E. bivonae* et *E. ramanensis* ont d'étroites affinités morphologiques et présentent également une vicariance choro-écologique. Selon la classification bioclimatique de Gaussen, on peut dire qu'*E. spinosa*, répandue dans la Méditerranée occidentale, de la France méridionale à l'Albanie, se développe toujours sous un climat méso-méditerranéen atténué ou sub-méditerranéen, *E. acanthothamnus*, comme nous l'avons déjà dit croît principalement sous un climat thermo-méditerranéen, mais elle peut se trouver également sous un climat méso-méditerranéen, atténué ou accentué. *E. bivonae* croît surtout sous un climat thermo-méditerranéen et elle peut se trouver aussi sous un climat méso-méditerranéen. Toutefois, elle s'étend très rarement dans les régions à climat xéro-méditerranéen et sub-désertique. *E. thamnoides* de son côté se développe surtout sous un climat thermo-méditerranéen et xéro-méditerranéen, et finalement *E. ramanensis* sous un climat sub-désertique atténué et accentué.

Cette vicariance choro-écologique semble avoir une correspondance avec la formation des tubercules. Ainsi *E. spinosa*, qui vit dans des milieux non arides, ne forme pas de tubercules, alors que *E. acanthothamnus* et *E. thamnoides* ont des tubercules seulement pendant leur jeunesse. *E. ramanensis*, qui habite dans des milieux arides, maintient pendant toute sa vie des tubercules tandis qu'*E. bivonae* représente un cas intermédiaire entre celle-ci et *E. acanthothamnus*.

Remerciements

A M. le Professeur Ch. Sauvage et à M^{lle} J. Contandriopoulos, maître de recherches au C.N.R.S. qui ont bien voulu revoir et commenter mon travail je dois mes remerciements sincères.

Je voudrais remercier tout particulièrement M^{lle} M. Pantidou et M. K. Anagnostidis, Professeurs à l'Université d'Athènes, qui ont lu mon texte, et mes collègues M. le Docteur A. Yannitsaros et M^{lle} H. Tzani pour toute l'aide qu'ils m'ont apportée.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Atchley, S. C. (1938) *Wild Flowers of Attica*. Clarendon Press. Oxford.
- Baum, B. (1963) *Euphorbia ramanensis* Baum, nov. sp. et *E. thamnoides* Boiss. in Israel. *Bull. Soc. Bot. France* 110: 48-52.
- Boissier, E. (1853, 1859) *Diagnoses plantarum orientalium novarum*, ser. 1/2, nr. 12, ser. 2, nr. 4. Lipsiae & Parisiis.
- (1879) *Flora Orientalis*. Vol. 4. Genevae & Basileae.
- Bonnier, G. (1929) *Flore complète illustrée en couleurs de France, Suisse et Belgique*. Vol. 10. Paris, Neuchâtel & Bruxelles.
- Cesca, G. (1969) Ricerche citotassonomiche nelle Euphorbiaceae: *Euphorbia spinosa* L., *E. bivonae* Steud., *E. melitensis* Parl. et *E. acanthothamnus* Heldr. & Sart. *Giorn. Bot. Ital.*, 103: 205-263.
- Debazac, E. F. (1969) La végétation de certaines stations de l'Oleo-Ceratonion en Attique. *Biol. Gallo-Hell.* 2: 3-12.
- Economidou, E. (1972) *Echantillonnage pour l'étude de la végétation et des milieux des phrygana dans une région grecque*. D.E.A. Ecologie, I^{er} part., Acad. Montpellier. Univ. Sci. Techn. Languedoc.
- Fiori, A. (1926) *Nuova Flora analitica d'Italia*. Vol. 2. Firenze.
- Fournier, P. (1951) Le chamaecissos des Anciens est une Pirole et leur hippophaeston est l'Andrachne telephioides. *Bull. Soc. Bot. France* 98: 29-31.
- (1961) *Les quatre Flores de la France, Corse comprise*. Ed. Lechevalier. Paris.
- Gennadios, P. G. (1959) *Lexique Phytologique*. Vol. 1, ed. 2. Ed. Moschou & Giourda. Athènes (en grec).
- Gunther, R. (1959) *The Greek Herbal of Dioscorides*. Hafner Publ. Co. New York.
- Halácsy, E. von (1904, 1908, 1912) *Conspectus Florae Graecae*. Vol. 3 et suppl. 1 et 2, Lipsiae.
- Hayek, A. (1927) *Prodromus Florae Peninsulae Balcanicae*. Vol. 1. *Feddes Repert. Beih.* 20/1. Dahlem, Berlin.
- Kavvadas, D. (1956) *Lexique Botanique-Phytologique Illustré*. Vol. 4. Athènes (en grec).
- Knapp, R. (1965) *Die Vegetation von Kephallinia, Griechenland*. Verl. Otto Koeltz. Koenigstein.
- Litav, M. & G. Orshan (1971) Biological Flora of Israel I. *Sarcopoterium spinosum* (L.) Sp. *Israel. J. Bot.* 20: 48-64.
- Mouterde, P. (1970) *Nouvelle Flore du Liban et de la Syrie*. Vol. 2. Ed. Dar & Machreq. Beyrouth.
- Orshan, G. (1964) Seasonal Dimorphism of desert and mediterranean Chamaephytes and its significance as a factor in their water economy. In A. J. Ritter & F. H. Whitehead (ed.), *Water Relations of Plants*: 206-222. Blackwell's Scientific Publ.
- Post, G. (1933) *Flora of Syria, Palestine and Sinai*. Vol. 2. American Press. Beirut.
- Quézel, P. & S. Santa (1963) *Nouvelle Flore de l'Algérie et des Régions désertiques méridionales*. Vol. 2. Ed. C.N.R.S. Paris.

- Rechinger, K. H. (1943) Flora Aegaea. *Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturwiss. Kl., Denkschr.*: 105/1.
- & F. Rechinger-Moser (1951) Phytogeographia aegaea. *Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturwiss. Kl., Denkschr.*: 105/2/2.
- Rikli, M. (1943, 1946, 1948) *Das Pflanzenkleid der Mittelmeerländer*. Vol. 1, 2, 3, ed. 2. Verlag Hans Huber, Bern.
- Runemark, H. (1969) Reproductive Drift, a neglected principle in reproductive biology. *Bot. Not.*: 122: 90-129.
- Sibthorp, J. & J. E. Smith (1825) *Flora Graeca*. Vol. 1. Londini.
- Smith, A. R. & T. G. Tutin (1968) Euphorbia. In T. G. Tutin & al., *Flora Europaea*. Vol. 2. The University Press. Cambridge.
- Täckholm, V. (1956) *Student's Flora of Egypt*. Anglo-Egyptian Bookshop. Cairo.
- Theophrastus (1948, 1949) *Enquiry into Plants* (with an english translation by A. Hort). Vol. 1, 2. William Heineman Ltd. London.
- U.N.E.S.C.O.-F.A.O. (1962) *Carte bioclimatique de la région méditerranéenne*, préparée par MM. Emberger, Gaussen, Kassa, de Philippis. Ech. 1:5 000 000.
- Verdus, M. C. (1970) *Contribution à l'étude des plantules d'Euphorbiacées*. Thèse. Toulouse.
- Vindt, J. (1953, 1960) Monographie des Euphorbiacées du Maroc. I. Revision et systématique. II. Anatomie. *Trav. Inst. Sci. Chérifien* 6/19.
- Zaffran, J. (1971) *Aperçu sur la végétation des hautes montagnes crétoises*. Coll. Interdis. Mil. Nat. Suprafor. Mont. Bass. Occ. Médit.: 191-200. Perpignan.
- Zohary, M. (1962) *Plant Life of Palestine*. The Ronald Press Company, New York.
- (1972) *Flora Palaestina*. Vol. 2. The Israel Academy of Sciences and Humanities. Jerusalem.
- (1973) *Geobotanical Foundations of the Middle East*. Vol. 1, 2. Gustav Fischer Verlag. Stuttgart.
- & G. Orshan (1965) An outline of the Geobotany of Crete. *Israel J. Bot.* 14: 1-49.



Pl. I

Un groupement typique à *Euphorbia acanthothamnus*, *Urginea maritima* et *Thymus capitatus*.



Un groupement typique à *Euphorbia acanthothamnus*, *Urginea maritima* et *Calycotome villosa*.



Quelques stades de croissance d'*Euphorbia acanthothamnus*.