

**ETUDES PHENOLOGIQUES  
D'EUPHORBIA DENDROIDES  
SUR LE LITTORAL VAROIS ET DANS  
LE PARC NATIONAL DE PORT-CROS.  
RELATION ENTRE LA CROISSANCE  
ANNUELLE DE L'ESPECE  
ET LES CARACTERES CLIMATIQUES  
ANNUELS.**

**André LAVAGNE et Véronique VANNIER (1)**

**Résumé:** Les auteurs étudient la croissance et le développement annuel d'*Euphorbia dendroides*, espèce remarquable du littoral méditerranéen français.

Ils montrent à partir de deux sites différents et pour des cycles saisonniers différents que le rythme de croissance annuel d'*Euphorbia dendroides* dépend du caractère climatique de la saison, principalement des précipitations reçues pendant la période hivernale et pré-vernale (août à février). Le même problème est abordé par l'étude des séquences pluriannuelles des articles des rameaux, séquences mises en relation avec les précipitations des mois d'hiver des années correspondantes.

La corrélation calculée  $r = 0,887$  est hautement positive.

**Summary:** The authors study the annual growth and development of *Euphorbia dendroides*, a conspicuous species of the French Mediterranean littoral.

From two different places and for different seasonal cycles, the rhythm of annual growth of *E. dendroides* is dependant on the climatic character of the season, and mainly on precipitations received during winter and the « prevernal » period (from August to February).

The same question is approached by studying pluriannual sequences of the twigs articles, in relation to the precipitations of the Winter months of corresponding years. The calculated correlation  $r = 0,887$  is highly positive.

---

(1) Laboratoire de Phytosociologie et de Cartographie végétale, Université de Provence, Centre Saint-Charles, Marseille.

*Euphorbia dendroïdes* L., seule euphorbe arborescente de la flore française, est sans doute l'espèce la plus remarquable du Parc National de Port-Cros.

La carte phytosociologique du Parc National (LAVAGNE et MOUTTE, 1972) en donne la localisation précise sur l'île, sur les pentes Est du Fort de l'Estissac en descendant vers la baie de la Palud, le long du sentier botanique.

Une étude chorologique récente (LAVAGNE *et al.*, 1974) a souligné les particularités écologiques des stations insulaires par rapport aux stations continentales ; sur la côte varoise, les euphorbes arborescentes occupent toujours des stations rocheuses en exposition Sud (Sud-Est ou Sud-Ouest), à Port-Cros et à l'île du Levant elles occupent uniquement les côtes Nord.

Dans les deux types de station, toutefois, *Euphorbia dendroïdes* prend place dans un stade de dégradation de l'*Oleo-lentiscetum*, brousse difficilement pénétrable, représentant le climax le plus thermophile du lit toral méditerranéen français.

Difficile souvent à caractériser floristiquement, l'*Euphorbietum dendroïdis* GUINOCHET 1944 se reconnaît surtout par les grandes touffes hémisphériques de l'euphorbe, en croissance végétative durant tout l'hiver. Cette dernière particularité biologique en fait l'intérêt : espèce à rythme biologique sud-méditerranéen « les rameaux et les feuilles de l'euphorbe poussent à l'automne, l'espèce fleurit et fructifie au début de printemps et se défeuille complètement en été » (LAVAGNE, 1972).

La première partie de ce travail a consisté justement à préciser durant le cycle annuel les étapes du développement de l'espèce.

## I. — DESCRIPTION MORPHOLOGIQUE ET PREMIERE APPROCHE PHENOLOGIQUE D'EUPHORBIA DENDROIDES

*Euphorbia dendroïdes* se présente comme un arbuste pouvant atteindre deux à trois mètres de haut (St-Clair, La Cascade ; Port-Cros, le Ravin de l'Estissac) mais la taille moyenne des individus dans la population n'excède pas un mètre. Le diamètre du « houppier » atteint des tailles identiques, d'où l'aspect hémisphérique. Le tronc est généralement de taille médiocre, 8 à 10 cm de diamètre pour les sujets les plus âgés.

La caractéristique essentielle du végétal est la *croissance dichotomique des rameaux*. Cette dichotomie (parfois trichotomie) ne s'installe pas tout de suite et l'euphorbe possède dans son stade juvénile une phase à croissance linéaire durant un, deux, quelquefois trois ans.

Chez la plante adulte, à la fin de l'été, la plante sans feuille montre ses rameaux rougeâtres dressés. A l'extrémité de chaque rameau, des bourgeons sub-latéraux dormants tout l'été se développent à l'automne pour donner chacun un rameau feuillé. Sur ce rameau se développent des feuilles lancéolées, linéaires, à disposition alternes. Elles sont nombreuses et rapprochées à la base du rameau, puis s'espacent un peu vers le milieu pour être à nouveau plus denses à l'extrémité sommitale.

La croissance du rameau se poursuit tout l'hiver mais au mois de février (quelquefois fin janvier, quelquefois début mars) un renflement correspondant à un *bourgeon floral* apparaît à l'extrémité supérieure. Les feuilles sommitales se différencient en bractées et il apparaît, à l'extrémité du rameau, un cyathe terminal généralement stérile (*cyathe de première génération* F 1 - stade I). L'installation de la sexualité et la différenciation d'une inflorescence devient la cause normale de l'arrêt de la croissance (HALLE *et al.*, 1970).

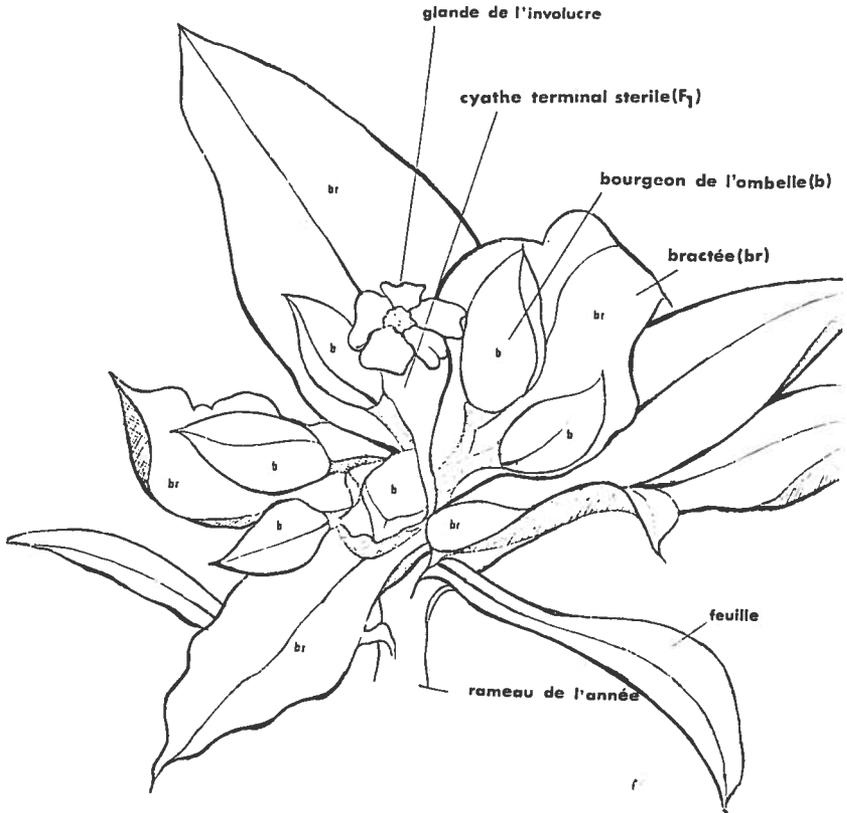


Fig.A. Inflorescence jeune d'*Euphorbia dendroïdes*. Stade I .

Le cyathe 1 (F 1) est entouré rapidement de bourgeons axillaires (5 à 8) qui différencient des pédoncules pour former l'*ombelle primaire* (Fig. 1), chacun de ces pédoncules de l'ombelle primaire différencie deux bractées au centre desquelles se forment la *cyathe de 2<sup>e</sup> génération* généralement fertile — F 2 — Stade II.

A l'aisselle de chaque cyathe du stade II, deux bourgeons apparaissent à nouveau qui vont donner les deux pédoncules de l'*ombelle secondaire*. Leurs deux bractées s'ouvrent, donnant chacun un *cyathe de 3<sup>e</sup> génération*, pratiquement toujours muni cette fois d'une fleur fertile. L'é-

panouissement de ces cyathes de 3<sup>e</sup> génération bordés de quatre *glande* jaunes nectarifères (sépales) qui attirent diptères et hyménoptères ce correspond à l'*optimum de floraison* de chaque euphorbe. Ceci constitue le stade III. (Fig. 2 — Fig. 3).

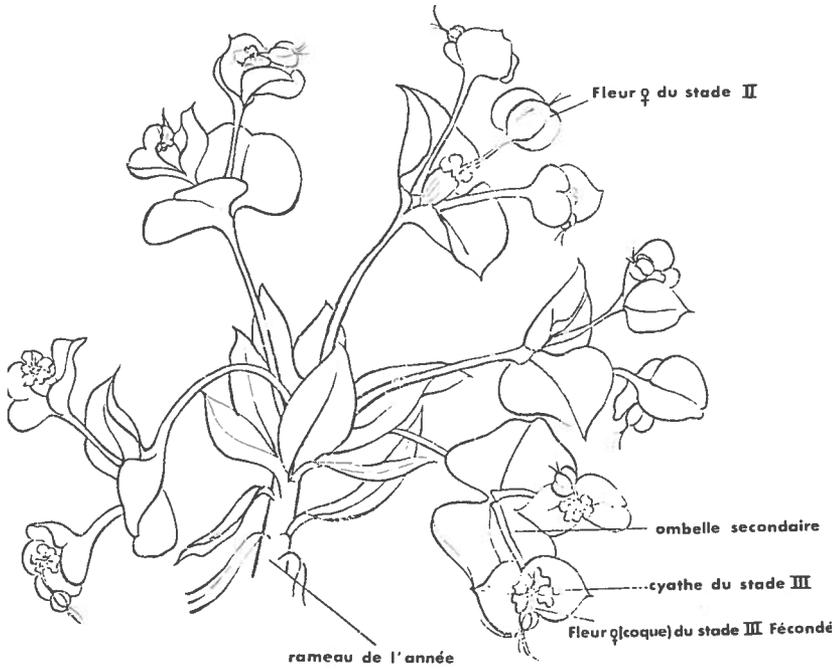


Fig. B. Inflorescence épanouie d'euphorbia dendroïdes. Stades II et III .

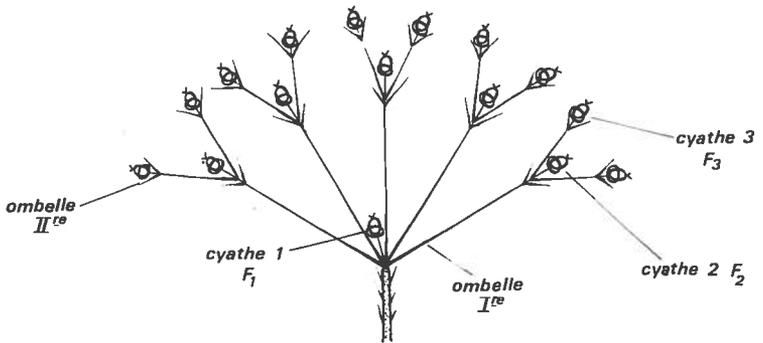


Fig. 3. Schéma de l'inflorescence de *Euphorbia dendroïdes*. Pour une ombelle I<sup>re</sup> à 5 branches, le nombre maximum de fruits (tricoques) est de  $(1)+(5)+(5 \times 2) = 16$  .

Il existe donc (théoriquement du moins) trois générations de fleurs et de fruits. Les fleurs femelles fécondées émergent des cyathes entre deux glandes et pendent sur le côté. Les fruits ou coques (*capsules tricoques*) grossissent et brunissent rapidement.

Une fois la floraison terminée (avril-mai), les fruits (tricoques), de 7 mm de diamètre en moyenne, expulsent de petites graines noires, lisses, possédant une caroncule blanche. La dissémination des graines se fait courant juin.

Au cours de la floraison et de la fructification, le rameau rougit progressivement ainsi que les feuilles. Quand le rameau est rouge brun, les feuilles sèches tombent (juin) laissant la plante nue. Le cycle annuel est alors terminé. Pendant quelques années (2-3 ans) les rameaux garderont bien visibles les cicatrices des feuilles ainsi que la couleur brun-rouge acquise à la fin du printemps. Puis, avec le temps, et la croissance en épaisseur, les cicatrices s'estompent et les rameaux prennent une teinte grise uniforme.

Tel est, résumé, l'essentiel du *développement phénologique d'Euphorbia dendroides L.*, observé durant plusieurs saisons sur les sites de la côte varoise et au Parc National de Port-Cros.

HALLE (1970) assimile l'architecture d'*Euphorbia dendroides* au « modèle de LEEUWENBERG où chaque article donne naissance à plusieurs articles-fils donnant une structure articulée tridimensionnelle ».

Les inflorescences sont terminales et les *articles monocarpiques*. Mais contrairement aux végétaux monocarpiques, « l'Euphorbe ne meurt pas après la floraison et la disparition du méristème apical lève l'inhibition des méristèmes axillaires des feuilles les plus hautes ». HALLE (1970). Deux, quelquefois trois, bourgeons végétatifs se développent, d'où la *dichotomie apparente* de l'Euphorbe.

Pour étayer et préciser dans le temps ces données essentiellement qualitatives, nous avons mis en pace un réseau de stations fixes d'observation et effectué des mesures à intervalles réguliers afin de déterminer la chronologie et le rythme de croissance de l'espèce.

## II. — DETERMINATION EXPERIMENTALE DU RYTHME DE CROISSANCE D'EUPHORBIA DENDROIDES

1° — ETUDES SUR LE SITE DE ST-CLAIR DU LAVANDOU — SAISON 1973-74.

a — *Expérimentation.*

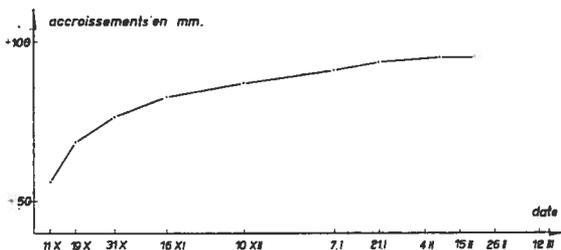
Nous avons situé notre expérimentation principale à St-Clair, dans la zone d'extension maxima de l'espèce sur le littoral varois.

Les mesures ont été effectuées sur deux stations, St-Clair-La Cascade à l'W et St-Clair-La Fouasse à l'Est, séparées l'une de l'autre par 500 mètres de cultures florales en terrasse, toutes deux sur pente moyenne (25°) et en exposition Sud.

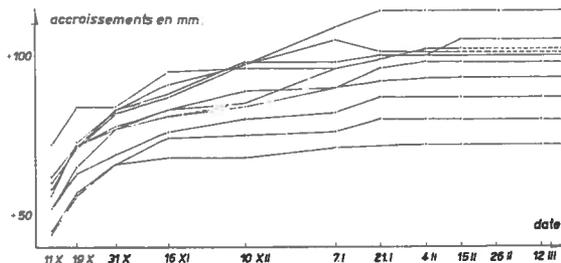
Dans chaque station, nous avons repéré (ruban jaune en matière plastique) trois euphorbes et mesuré sur chacune l'accroissement de l'article annuel à l'extrémité de dix rameaux différents. Les rameaux repérés ont été mesurés au 1/2 mm près à chaque visite, toutes les deux semaines environ. Des observations de même type ont été réalisées la même saison (73-74) au Parc National de Port-Cros sur le site de l'Estissac, à l'occasion de quelques visites et grâce à l'obligeance de M CHARMEIL, alors Garde moniteur sur l'île.

b — Expression des résultats.

Nous représentons à la suite, l'intégralité des courbes analytiques des euphorbes mesurées dans les deux stations (Fig. 4, 5 et 6 pour les trois euphorbes de St-Clair-La Cascade et Fig. 7, 8 et 9 pour les trois arbres de St-Clair-La Fouasse — saison 73-74).



a) accroissements de l'Euphorbe C<sub>1</sub> (courbe individuelle, synthèse des dix rameaux)



b) accroissements de dix rameaux de l'Euphorbe C<sub>1</sub>.

Fig 4. Courbes de croissance de l'Euphorbe C<sub>1</sub>. Site St Clair-La cascade. âge 15 ans. Saison 1973-74

L'examen de ces graphes permet de déceler les observations suivantes :

1 — une homogénéité de la réponse des rameaux et une *synchronisation quasi parfaite* de la réponse des différents rameaux d'une même euphorbe (voir Fig. 6 et Fig. 9 notamment) ;

2 — une réponse un peu différente selon l'âge des euphorbes (indépendamment de la station), les adultes C 1 de la Castade (15 ans) F 1 et F 2 de la Fouasse (15 ans) répondant par un arc hyperbolique pur, les jeunes, C 2 de la Cascade (5 ans) R 1 — La Cascade (5 ans) et F 3 la Fouasse (3 ans) par un arc hyperbolique altéré par une rupture de pente.

Cela semble signifier que les sujets âgés ou adultes ont une croissance régulière, sans à coup, que les jeunes ont une croissance plus irrégulière, susceptible de variation (ralentissement ou accélération).

Les Fig. 10 et 11 synthétisant les réponses par station montrent à l'évidence deux types de graphe.

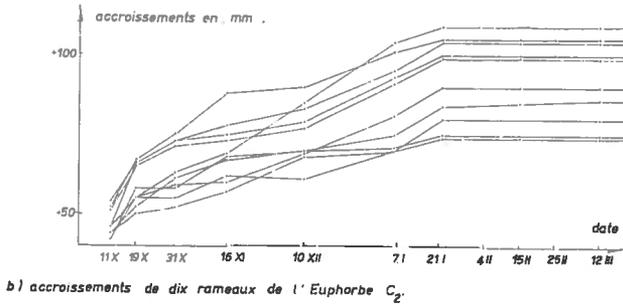
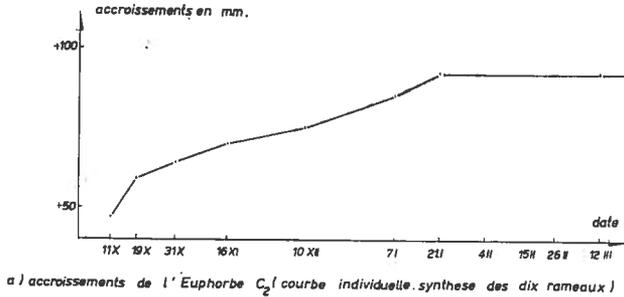


Fig 5. Courbe de croissance de l'Euphorbe C<sub>2</sub>. Site S<sup>t</sup> Clair-la cascade, âge 5 ans  
Saison 1973-74

En analysant la réponse des jeunes qui paraît la plus sensible aux facteurs exogènes, on peut décrire pour la saison 73-74 la chronologie suivante :

- 1 — démarrage en septembre et croissance bien amorcée et rapide en octobre ;
- 2 — ralentissement à partir du 16 novembre (définitif pour les adultes) ;

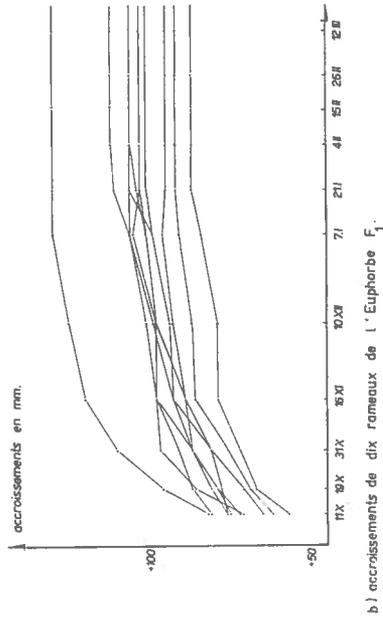
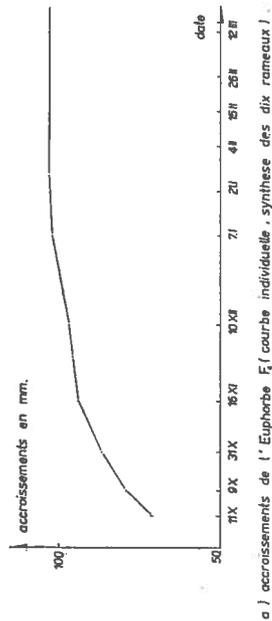


Fig. 7. Courbe de croissance de l'Euphorbe  $F_1$  Site S'Clair, la Fouasse, âge 15 ans - Saison 1973-74

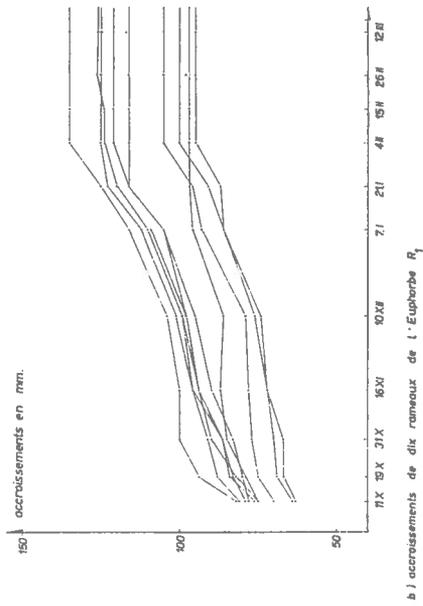
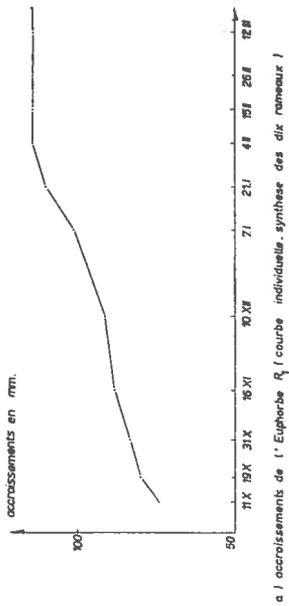


Fig. 6. Courbe de croissance de l'Euphorbe  $R_1$  Site S'Clair, la cascade, âge 5 ans - Saison 1973-74

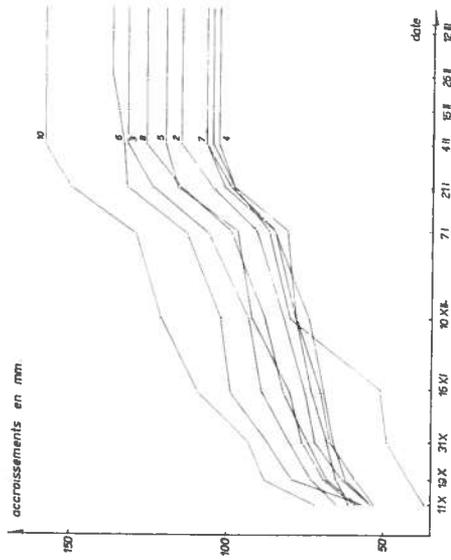
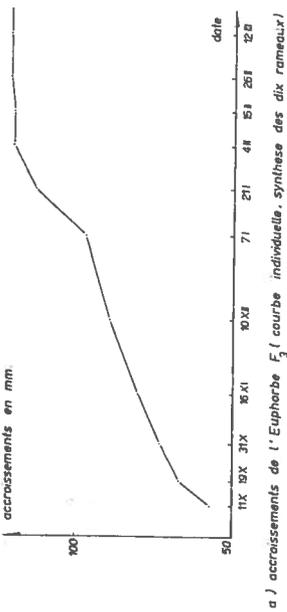


Fig. 9. Courbe de croissance de l'Euphorbe  $F_3$ . Site S<sup>1</sup> Clair-la Fouasse, âge 6 ans.  
Saison 1973-24

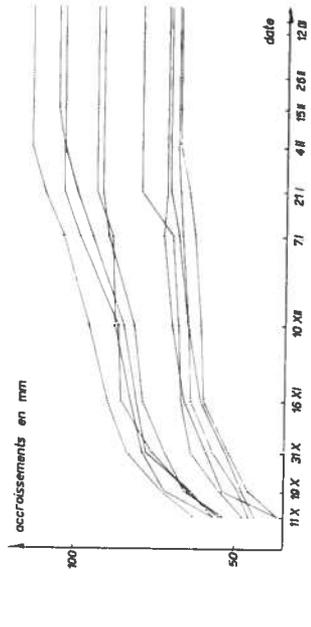
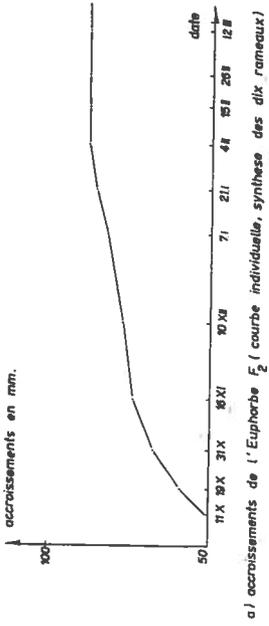


Fig. 8. Courbe de croissance de l'Euphorbe  $F_2$ . Site S<sup>1</sup> Clair-la Fouasse, âge 5 ans.  
Saison 1973-14

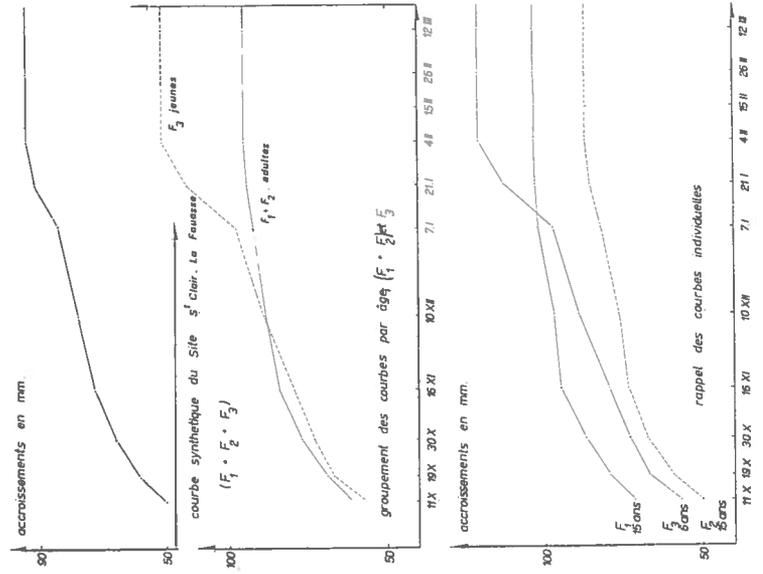


Fig. 11. Courbes synthétiques du site de St Clair - La Fouasse - Saison 1973/74

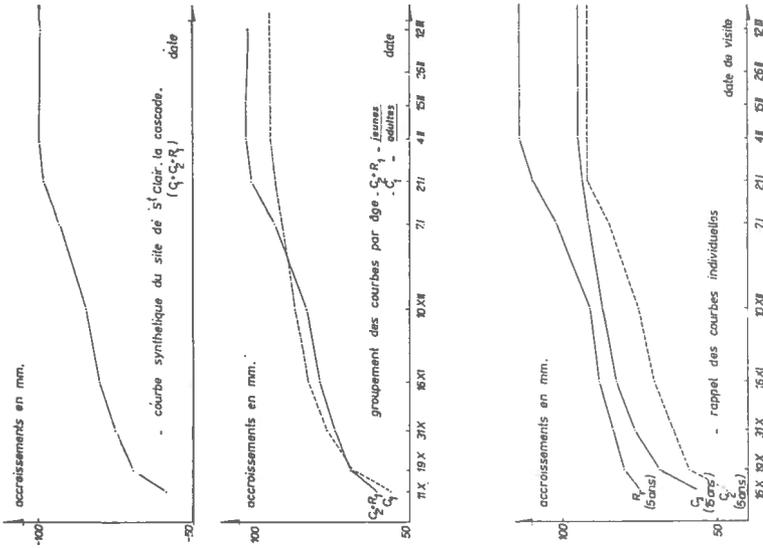


Fig. 10. Courbes synthétiques du site de St Clair, la cascade ( saison 1973-74 )

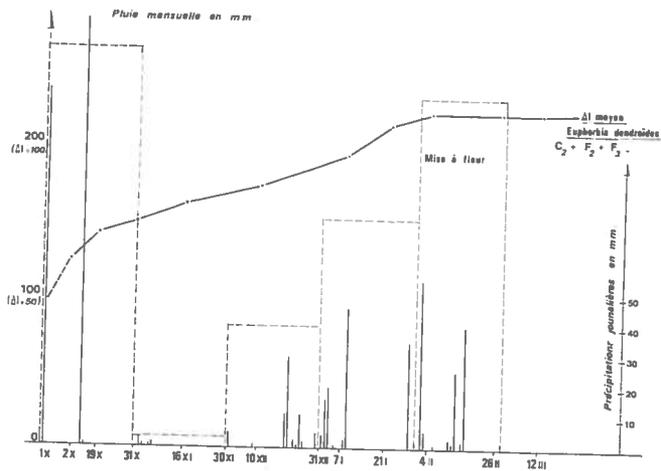


Fig.12. Marche comparée des accroissements du site S<sup>2</sup> CLAIR (3 Euphorbia jeunes) et de la distribution mensuelle et journalière des pluies. Saison 71-72. PPRNES CAP BEVET.

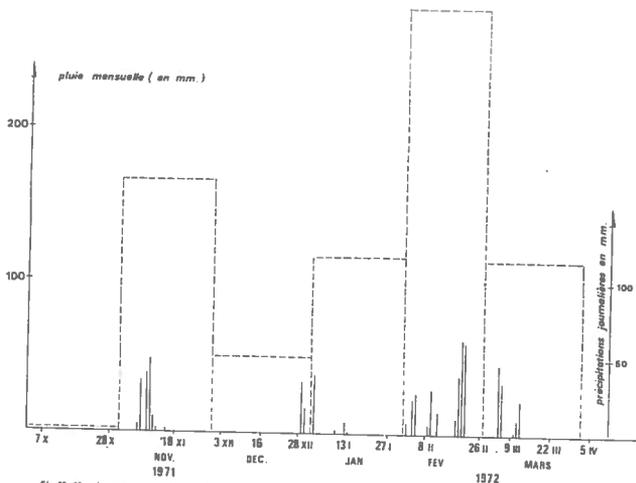


Fig.13. Marche mensuelle (et journalière) des précipitations. Saison 71-72 à la station de S<sup>2</sup> Raphael-le Trays.

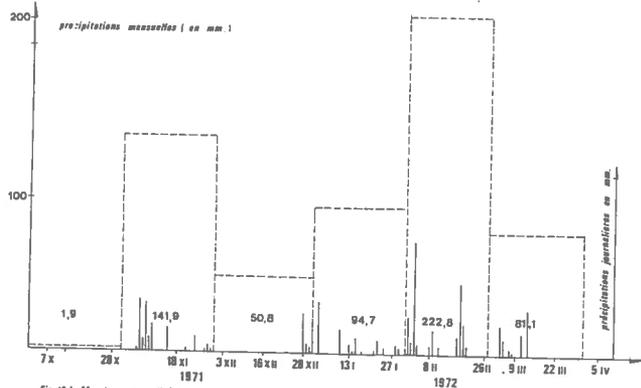


Fig.13 b. Marche mensuelle (et journalière) des précipitations. Saison 71-72 à la station de Barons-Cap Banet.

3 — reprise vigoureuse de la croissance au 7 janvier 74 ;

4 — arrêt définitif à la mise à fleur du 4 février.

Les graphes laissent une approximation sur la date du début de la croissance (estimée entre le 10 et 20 sept. 73), par contre le début de la floraison a pu être précisé, 4 février pour St-Clair, et 15 février pour Port-Cros.

### c — *Interprétation.*

Le rapprochement des graphes précédents (principalement ceux des euphorbes jeunes) avec les données pluviométriques de la même période (septembre 73 à mars 74) [Fig. 12], relatives à la station de Bormes-Cap Bénat, située à moins de six kilomètres au S-W de St-Clair, permet d'avancer les remarques ou hypothèses suivantes :

1 — les forts accroissements constatés en octobre 73 sont-ils dûs seulement au facteur endogène de croissance (phase de démarrage) ou sont-ils influencés par la pluviosité exceptionnelle du mois (263,2 mm) ? :

2 — le ralentissement très sensible de la croissance en novembre et décembre paraît en rapport avec une pénurie générale du début de l'hiver (7,2 mm seulement en novembre et 79 mm en décembre) ;

3 — sinon, comment comprendre la reprise de croissance en janvier, sans doute en relation avec les précipitations abondantes du début du mois (150,5 mm en janvier) et peut-être aussi les températures relativement élevées de ce même mois de janvier 74 (maxima mensuel 12° 3 — minima mensuel 8° 4, supérieurs pour la saison à ceux de décembre et février) ;

4 — de toute façon, l'initiation florale constatée début février arrête toute croissance, même avec des précipitations favorables (230,4 mm) qui se perpétuent en mars (105,1 mm).

En première conclusion, il semble, que *chez les populations jeunes d'euphorbe, la croissance de l'article annuel sous dépendance endogène puisse être influencée secondairement par des facteurs exogènes climatiques, principalement les précipitations.*

## 2° — OBSERVATIONS TIREES D'AUTRES CYCLES SAISONNIERS ET D'AUTRES STATIONS.

L'étude d'un cycle saisonnier n'est évidemment pas suffisante pour établir une rythmicité définitive et une relation entre croissance de l'article et facteurs exogènes.

Deux séries de mesure faites antérieurement (saison 71-72) pour deux sites assez éloignés l'un de l'autre, Saint-Clair la Cascade et Saint-Barthélemy - Cap Roux dans l'Estérel, vont nous apporter des renseignements complémentaires.

Malgré le petit nombre de rameaux mesurés (Fig. 14, 15, 16, 17) la fiabilité de la réponse testée précédemment (Fig. 4 à 9) permet une bonne interprétation.

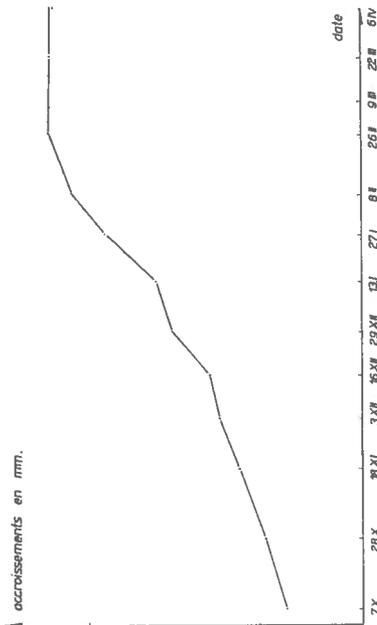


Fig. 16. Courbe synthétique du site S<sup>1</sup> Clair, Saison 1971-1972.

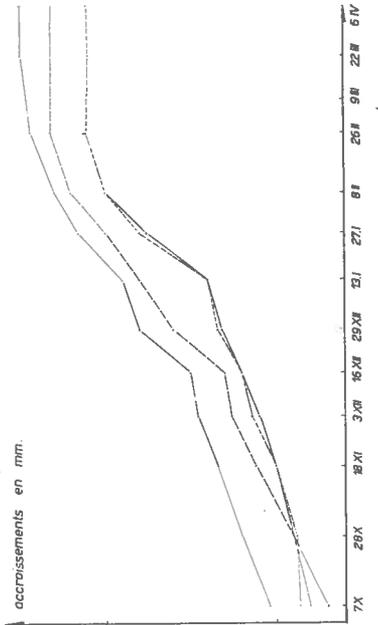


Fig. 17. Accroissements de quatre rameaux d'Euphorbe du site S<sup>1</sup> Clair. Saison 1971-1972

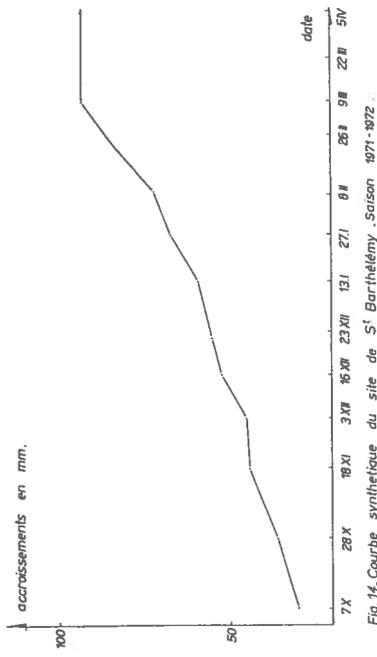


Fig. 14. Courbe synthétique du site de S<sup>1</sup> Barthélémy, Saison 1971-1972

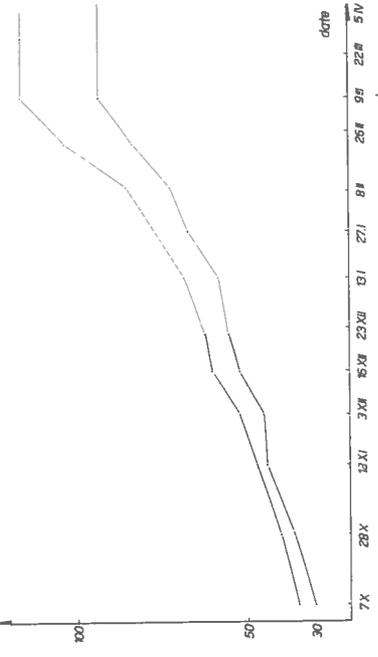


Fig. 15. Accroissements de deux rameaux de l'Euphorbe du site de S<sup>1</sup> Clair. Saison 1971-1972

1 — L'allure générale de la réponse 71-72 dans les deux sites est très voisine (Fig. 14 et 16) et différente de la réponse 73-74 (St-Clair) (démarrage lent de la croissance en 71-72, rapide en 73-74).

*L'influence de la saison semble donc dominer l'influence du site* (le site St-Barthélemy - Estérel est situé à 70 km au N-E du Lavandou - St-Clair).

2 — La prépondérance du facteur ombrique paraît évidente pour les deux sites. La croissance lente d'octobre-novembre et début décembre peut être mise en relation avec les précipitations déficitaires de l'automne 71.

Les précipitations suivantes groupées fin décembre-début janvier puis début et mi-février provoquent deux inductions qui se traduisent sur les deux sites par une reprise de la croissance. (Comparer 13 et 14, 13 b et 16).

3 — L'initiation florale arrête ici aussi la croissance, mais le phénomène est plus tardif pendant le cycle 71-72. L'arrêt de croissance se situe entre le 8 et le 26/2 pour St-Clair et le 26/2 et le 9/3 seulement pour le site de l'Estérel.

Il est donc probable que durant cette saison les précipitations de février aient été partiellement efficaces pour la croissance dans le site de St-Clair, totalement efficaces dans le site de l'Estérel.

L'observation d'autres sites et d'autres cycles saisonniers confirme les résultats précédents (mise en évidence d'influences exogènes sur la croissance, principalement le facteur ombrique) et apporte des informations supplémentaires sur la variabilité de la période de mise en fleurs (du 4-2 au 9-3). La précocité ou le retard de la mise à fleurs raccourcit ou prolonge la période de réceptivité des facteurs exogènes sur la croissance et agit en conséquence sur celle-ci.

L'ensemble des observations relatives à l'étude des cycles saisonniers nous permet de mieux cerner la biologie d'*Euphorbia dendroïdes*! et de tirer les conclusions suivantes :

1 — étant donné la régularité des démarrages végétatifs (10-15 septembre) le phénomène paraît être sous dépendance photopériodique ;

2 — la croissance, à moteur endogène, peut être fortement influencée par des facteurs exogènes climatiques. Les précipitations concomitantes à la période de croissance paraissent jouer un rôle prépondérant ; la pénurie ralentit la croissance, l'abondance la favorise ;

3 — cette action est particulièrement sensible sur les populations jeunes ;

4 — le déterminisme de la mise à fleurs reste d'approche délicate, la photopériode ne peut seule expliquer le phénomène puisque le moment de la floraison peut varier de plus d'un mois d'une saison à l'autre. La mise à fleurs arrête définitivement la croissance.

Ces résultats, encore fragmentaires, vont cependant nous être utiles dans la 3<sup>e</sup> phase de ce travail relatif à l'étude de séquences pluriannuelles des rameaux d'*Euphorbia dendroïdes*, étude nous permettant une nouvelle approche de la biologie et de phénologie de l'espèce.

### III. — ETUDE PLURIANNUELLE DE LA CROISSANCE ; RECHERCHE D'UNE RELATION ENTRE LA LONGUEUR DE L'ARTICLE DU RAMEAU ET LE (OU LES) CARACTERE CLIMATIQUE CORRESPONDANT DE L'ANNEE

Il est possible d'appréhender de façon différente les relations possibles entre la croissance d'*Euphorbia dendroïdes* et les caractères climatiques de la station, en étudiant les *accroissements annuels*  $\Delta l$  des rameaux (mesure de l'article monocarpique de l'année), bien repérables dans le système de croissance dichotomique, et d'autre part *certaines caractères climatiques de l'année* correspondante, recueillis à la station la plus proche du réseau météorologique national.

Cette méthode n'est pas très différente de celle utilisée classiquement en *dendrochronologie*. Elle en a tous les avantages et aussi quelques inconvénients.

On peut ainsi prétendre, en repérant les années sèches, humides, froides... d'une séquence climatique, en lire la réponse biologique sur les articles de l'année correspondante, ou, inversement, situer des ralentissements ou des accélérations de croissance sur les rameaux et en rechercher l'interprétation climatique. Nous avons utilisé le plus souvent la deuxième optique.

#### 1<sup>o</sup> — METHODE DE MESURES (Fig. 18).

Deux méthodes ont été utilisées.

##### a — Méthode dite des séquences.

La longueur du dernier article du rameau (dont la croissance est

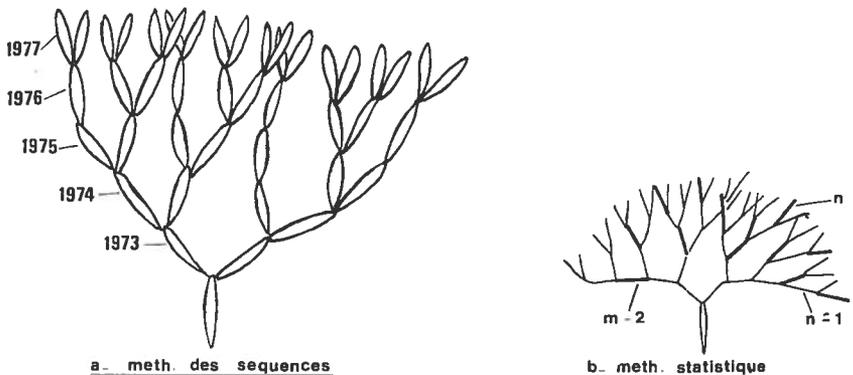


Fig.18. Méthodes de mesure de la croissance pluriannuelle d'*Euphorbia dendroïdes*

achevée) est mesurée au 1/2 mm près. Il correspond à la croissance durant l'année n.

On mesure ensuite la longueur de l'article qui le porte (année n-1) et ainsi de suite (n-2, n-3...) jusqu'à 10-15 ans en arrière selon les individus. Sur le site, on mesure une dizaine d'Euphorbes et sur chaque individu on mesure trois rameaux faisant entre eux un angle de 120° approximativement. Cette méthode, précise, permet de remonter assez loin dans le temps (15 ans et plus) avec une bonne sécurité. La probabilité d'erreur est d'autant plus grande que l'on remonte haut dans le temps, car la méthode admet la répétition et la *pérennité de la ramification dichotome, ce qui n'est pas toujours vérifié*.

Dans cette méthode, le choix des rameaux mesurés s'impose. On élimine les rameaux chétifs, ceux à articles atypiques ou parasités.

#### b — Méthode dite « statistique ».

Dans cette méthode, on mesure au hasard un plus grand nombre d'articles (20) en commençant par le haut (la dernière année n) puis à nouveaux vingt articles de l'année n-1, et ainsi de suite, *sans se soucier des relations inter-articles* mais en choisissant bien les articles sur les rameaux *au même niveau annuel* (n-2, n-3, etc...).

Pour les années les plus reculées, on est obligé de réduire les mesures à dix puis cinq articles. Par cette méthode, il n'est pas possible d'étudier des populations jeunes (pas assez d'articles) ni de remonter bien haut dans le temps pour les populations adultes (7 à 8 ans), mais les aléas des ramifications atypiques sont annulés par le grand nombre de mesures. Ces deux méthodes se sont révélées également efficaces et les mesures, transcrites en graphes, donnent des résultats comparables.

## 2° — EMLACEMENT DES STATIONS DE MESURE ET CHOIX DES POSTES METEOROLOGIQUES DE REFERENCE.

Une première série de mesures a été réalisée en 1971 sur le *site de St-Clair du Lavandou* (avant l'incendie de 1972 qui l'a dévasté aux deux tiers) et a permis l'exploration de la décennie 1960-1970 ; une deuxième série plus récente en 1978 dans la *station de l'Estissac du Parc National de Port-Cros* a permis l'exploration des années 1970 à 1977.

Nous avons rapporté les mesures de St-Clair à la station météo de Hyères-Palyvestre (B.A.N. = base aéro-navale) en incluant la station de la Crau pour les années 1961, 62 et 63. Bormes Cap-Bédat, station mise en place en 1969, n'a pu être utilisée.

La deuxième série de mesures exécutée au Parc National bénéficie d'un réseau météo plus dense et les références à Bormes Cap-Bédat (depuis 1969) et surtout le Levant C.E.M. (depuis 1973) sont très fiables, ces deux postes météo étant de plus situés au voisinage de groupements à *Euphorbia dendroïdes* identiques à ceux étudiés dans le Parc National de Port-Cros.

### 3° — PROBLEMES D'ECHANTILLONNAGE.

Le principe de notre étude suppose la *fidélité de la réponse végétative* à la variation du facteur (ou ensemble de facteurs) écologique. Nous avons donc testé au préalable la fiabilité des réponses végétatives d'une part pour différents rameaux d'une même euphorbe (établissement de *courbes individuelles*) et d'autre part pour différents individus d'*Euphorbia dendroides* dans une même station analysée (établissement des *courbes de site*).

Dans la station, les individus ont été choisis au hasard ; cependant, certains individus à réponse atypique (toujours rares) ont été rejetés dans le graphe synthétique du site.

La fidélité (reproductibilité) de la réponse végétative a été exprimée par la simple méthode graphique par la publication à la suite de toutes les séquences élémentaires (rameaux) mesurées.

Les différents graphes 0.1 à 0.10 pour St-Clair et 1.1 à 1.18 pour Port-Cros prouvent abondamment le comportement identique des différents rameaux chez un même individu ; par contre au sein d'un même site, les différents individus ont un comportement plus variable.

A St-Clair, et pour la période 1960-1970, l'ordre de grandeur de la variation (et non le sens) paraît quelquefois affecté et nous avons pu réaliser la *courbe du site* (Fig. 0.1) en y intégrant tous les individus mesurés (jeunes, adultes ou vieux).

A Port-Cros, le sens même de la variation paraît affecté, chez les euphorbes âgés notamment, et nous avons dû distinguer à posteriori dans le site *trois classes d'âge, dont deux seulement, les jeunes et les adultes jeunes, ont un réponse fiable reproductible.* (1.11).

### 4° — EXPRESSION DES RESULTATS.

Nous avons étudié séparément les deux séries de mesures :

a — la série de St-Clair. Période de 1960-1970 ;

b — la série de Port-Cros. Période de 1970-1976.

a — *La série de St-Clair* (1960-70) (Fig. 19, 20 et 21).

Sur les dix euphorbes mesurées, une seule possédait une réponse atypique, l'euphorbe 06, curieusement située (1) dans des conditions écologiques très favorables, dans le lit du ruisseau de la cascade et inondée pratiquement tout l'hiver.

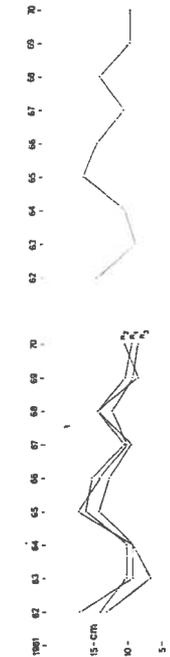
Pour les autres, les réponses sont homogènes et toujours du même type bien qu'atténuées pour les euphorbes de plus de 20 ans (0.3 - 0.5 - 0.9 - 0.10).

L'euphorbe 0.2 et la 0.7 ont un début de séquence atypique (mau-

---

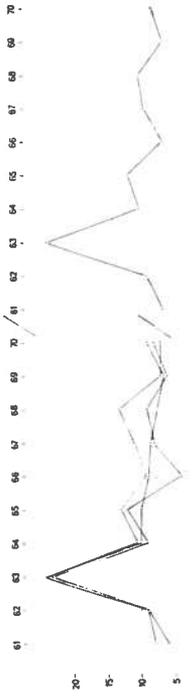
(1) Cette réponse atypique en relation avec la satisfaction continue du besoin en eau n'est évidemment pas un hasard.

Accroissements annuels d'Euphorbia dendroides Site S<sup>1</sup> CLAIR du LAVANDOU (1980 - 1970)



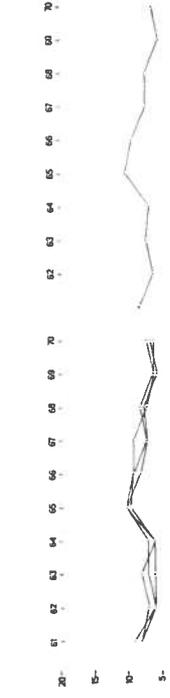
0- Accroissement des 3 rameaux de l'Euphorbe 01

Synthese 01 (12 ans)



0- Accroissement des 3 rameaux de l'Euphorbe 02

Synthese 02 (14 ans)

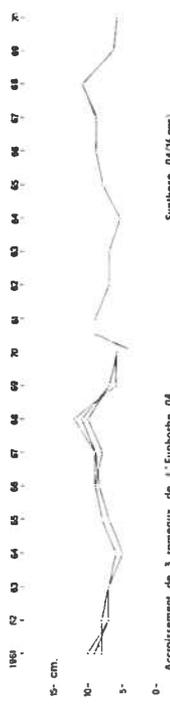


0- Accroissement des 3 rameaux de l'Euphorbe 03

Synthese 03 (21 ans)

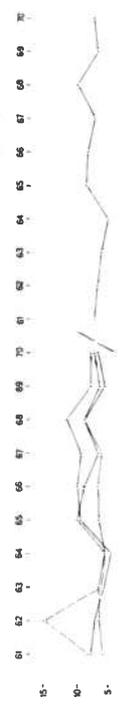
Fig 19 - a 0 1, 0 2, et 0 3

Accroissements annuels d'Euphorbia dendroides Site S<sup>1</sup> CLAIR du LAVANDOU (1980 - 1970)



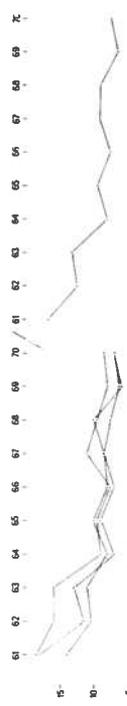
0- Accroissement de 3 rameaux de l'Euphorbe 04

Synthese 04 (16 ans)



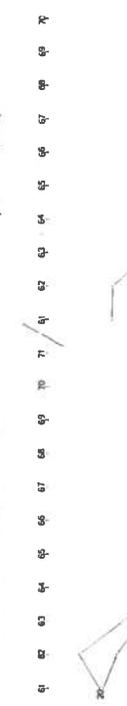
0- Accroissement des 3 rameaux de l'Euphorbe 05

Synthese 05 (20 ans)



0- Accroissement des 3 rameaux de l'Euphorbe 07

Synthese 07 (15 ans)

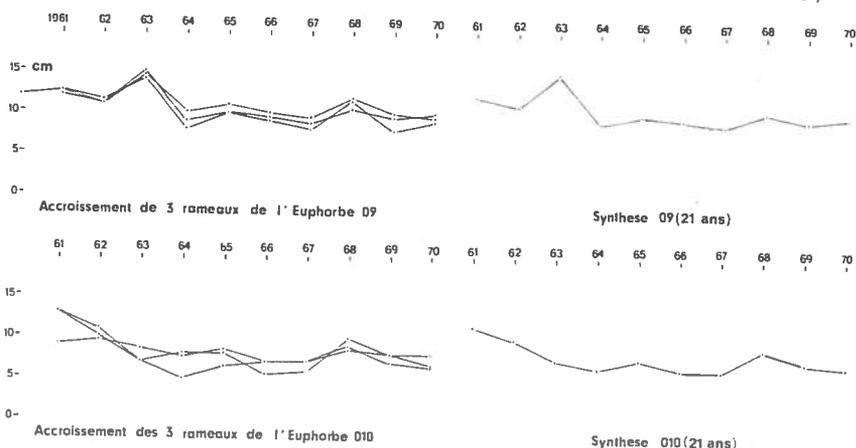


0- Accroissement des 3 rameaux de l'Euphorbe 08

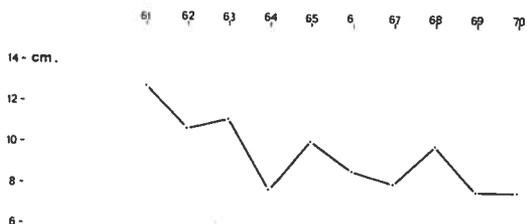
Synthese 08 (14 ans)

Fig 20 - a 0 4, 0 5, 0 7, et 0 8

Fig 21. Accroissements annuels d'Euphorbia dendroïdes. Site S<sup>t</sup> CLAIR du LAVANDOU ( 1960-1970 )



S<sup>t</sup> CLAIR . Site . Courbe synthétique .



Modèle 01. Graphe synthétique du Site de S<sup>t</sup> CLAIR . LE LAVANDOU .

Fig 21 . n 0.9, 0.10 et 0.1 .

vaise chronologie !) mais nous les avons cependant intégrées à la courbe synthétique du site de St-Clair (0.1).

La courbe synthétique (0.1 - St-Clair) montre trois pics correspondant aux années 1963, 1965 et 1968, un creux marqué en 1964 et deux « étiajes » en 1966-67 et en 1969-70.

A l'exception du pic 1963, la courbe du site reflète bien les courbes élémentaires des euphorbes.

b — La série de Port-Cros (1970-1976).

Sur les treize euphorbes mesurées, les quatre euphorbes âgées possèdent une réponse trop amortie pour en tirer des renseignements valables (1.3, 1.6, 1.8, 1.16). Si jusqu'en 1973 elles suivent à peu près la marche générale du site, à partir de 1974, la décroissance relative continue paraît en rapport avec un phénomène de sénescence (ou de dégénérescence).

Les neuf autres euphorbes mesurées (1.1, 1.2, 1.5, 1.7, 1.9, 1.12, 1.13, 1.17 et 1.18) montrent une réponse homogène que rend bien la séquence 1.II synthétisant le site de Port-Cros : *après l'étiage de 1970 à 1972, le graphe remonte en 1973 pour culminer en 1975 (pic de 1975) pour à nouveau décroître ensuite.*

Seul le pic secondaire de 1973 n'est pas perceptible chez tous les sujets.

### *Discussion.*

L'observation des séquences de sites (0.I et 1.II) montre une continuité probable. Il paraît possible de raccorder les deux séquences à niveau de « l'étiage » 1969-1972.

Cela laisse à penser que d'une façon générale les euphorbes répondent en priorité au caractère climatique de l'année, ou du moins que le caractère climatique de l'année domine le caractère géographique ou topographique local. Cette observation conforte le résultat acquis précédemment (II - 2° - 1 : *l'influence de la saison paraît dominer l'influence du site*).

### 5° — INTERPRÉTATION DES RESULTATS.

Les séquences synthétiques des sites (0I et 1-II) peuvent être traitées comme des *modèles*, correspondant à la réponse moyenne des euphorbes sur deux sites et sur deux périodes.

Nous avons donc essayé d'ajuster graphiquement ces modèles avec certaines données climatiques concomitantes et même de tester la relation entre le modèle et le (ou les) facteur climatique à variation simultanée. Ce traitement peut être fait sur ordinateur dans un centième de calcul ; une première approche en est faite à la suite par *simplification graphique et calcul de coefficient de corrélation*.

Nous avons traité séparément les deux séquences puisque nous devons chercher à les ajuster à des stations météorologiques différentes pour des périodes différentes.

#### 5°-1 — *Interprétation du modèle St-Clair* (séquence 1960-1970).

Pour tenter un ajustement au modèle, nous avons utilisé les données météorologiques mensuelles régulièrement publiées dans les Annales de la Commission météorologique du Var.

Aucune corrélation significative n'ayant été trouvée avec les données thermiques ( $M =$  moyenne mensuelle des températures maximales,  $m =$  moyenne mensuelle des températures minimales et  $\frac{M + m}{2}$ )

nous nous sommes rapidement tournés vers le *facteur précipitations*.

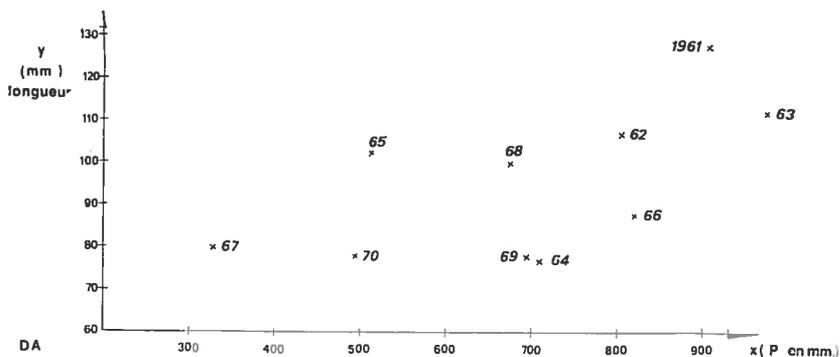
Cela ne signifie pas bien entendu que le facteur thermique n'agit pas sur la croissance annuelle de l'article ; mais il semble que la température, les années normales, ne soit pas le facteur limitant ; il inter-

viendrait simplement pour moduler une réponse essentiellement sous dépendance ombrique.

Une deuxième approche a consisté à mettre en relation la séquence du modèle biologique avec la séquence des précipitations de l'année civile correspondante (station météo Bormes-Cap Bénat). Pour cela, nous avons construit le *diagramme de dispersion A*, dans lequel les années figurent « le nuage de points » dont les coordonnées correspondent aux deux séquences comparées.

L'examen du diagramme DA montre un nuage de forme ellipsoïde peu aplati à droite de régression (non calculée) linéaire.

Le calcul du *coefficient de corrélation rA* indique une corrélation faiblement positive (tableau DA).



DA — Relation entre les accroissements annuels et les précipitations totales de l'année civile correspondante.

$$rA = \frac{\text{Covar. } xy}{(x) \cdot (y)} = 0,616$$

x = total des précipitations des années civiles ;

y = longueur des articles annuels.

Précisons, en fonction des résultats du paragraphe II, que l'article mesuré de l'année n s'accroît de septembre à décembre de l'année n, mais aussi en janvier, quelquefois février début mars de l'année n + 1.

L'année civile ne correspond donc pas exactement à la période végétative de croissance de l'euphorbe ; c'est la raison pour laquelle nous avons effectué un groupement différent des données des précipitations mensuelles en tenant compte de la période réelle de croissance de l'espèce.

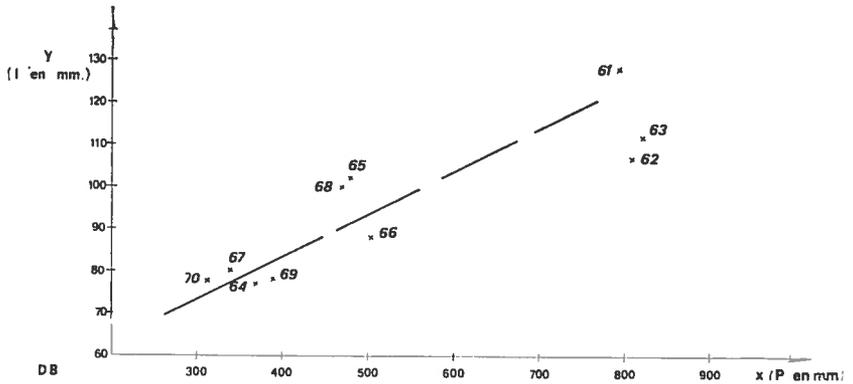
Nous avons donc réalisé un autre diagramme DB et calculé un autre coefficient de corrélation rB en utilisant cette fois les précipitations (notion de précipitations efficaces) de l'année biologique n (précipita-

tions d'août à décembre de l'année n et précipitations de janvier et février de n + 1).

Ce faisant on obtient un diagramme de dispersion à nuage ellipsoïde très aplati et un coefficient  $r^B$  nettement positif.

$$r^B = \frac{\text{covar. } x' y}{x' \cdot y} = 0,887$$

$x'$  = précipitations groupées de l'année biologique.



DB — Relation entre les accroissements annuels et les précipitations de « l'année biologique » correspondante.

On peut donc observer une *bonne relation entre la croissance du rameau de l'année et les précipitations distribuées pendant la période de croissance.*

La position des années sur le diagramme de dispersion est significative : 1970, 1967, 1969 et 1964 années sèches induisant une faible croissance sont groupées en bas et à gauche de l'aire, 1965 et 1966 années pluvieuses à bonne croissance sont en haut légèrement à droite. Le groupement à droite de l'aire des années 1961-62-63, années humides, montre encore l'influence de la pluviosité sur la croissance. Cependant ces trois derniers points se situeraient au-dessous de la droite de régression calculée, ce qui semble indiquer une relation non linéaire entre les précipitations et la croissance et un certain « *mollissement* » de la réponse devant des précipitations encore plus abondantes.

#### *Amélioration de la relation.*

La référence à d'autres postes météorologiques donne des relations voisines, toujours inférieures, sauf pour Cavalaire qui donne  $r^{B'} = 0,897$ .

La référence à d'autres séquences pluviométriques n'améliore pas la relation. Il semble que le découpage (août à février) de l'année biologique soit bon, que les précipitations des années antérieures soient

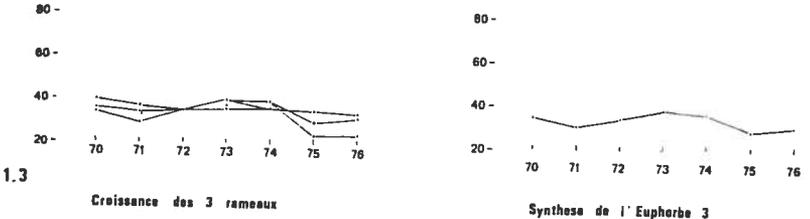
peu ou non efficaces (1) ; n'oublions pas qu'*Euphorbia dendroïdes* est un *chasmophyte* utilisant les suintements entretenus par les pluies et qu'elle ne dispose par la suite d'aucune réserve d'eau dans le sol.

L'intégration (ou la non intégration) des pluies d'août, pouvant activer le démarrage de la croissance, n'est pas un problème, étant donné les précipitations toujours faibles de ce mois.

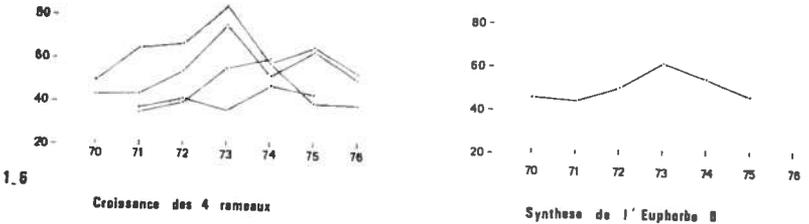
Fig.22. Accroissements annuels d'*Euphorbia dendroïdes* (1970-1976)

Site de Port-Cros - Adultes âgés .G.I

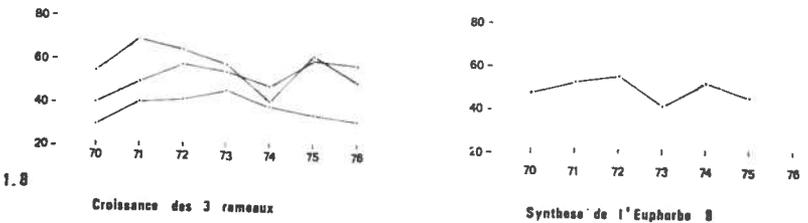
Euphorbe 3 ( 21 ans )



Station 6 ( 25 ans )



Euphorbe II ( + de 30 ans )



(1) En dendrochronologie classique, la prise en compte de la pluviosité de l'année précédente est souvent nécessaire (BOREL et SERRE, 1969).

Première conclusion

En considérant la seule séquence de St-Clair, on peut affirmer que la croissance des articles annuels d'*Euphorbia dendroïdes* est en relation hautement positive avec la somme des précipitations recueillies pendant la période correspondant à la croissance du végétal.

Cette relation assez étroite n'est cependant pas linéaire et il ne semble pas notamment qu'une augmentation notable des précipitations efficaces soit suivie d'un accroissement annuel correspondant.

5° - 2 — *Interprétation du modèle de Port-Cros* (Séquence 1970-1976) (Fig. 2 à 26).

La séquence, plus courte, paraît bénéficier au départ de meilleures références météorologiques (Cap Benat : Levant C.E.M.).

Rappelons de plus l'exclusion de la population âgée I répondant différemment des jeunes III et adultes jeunes II.

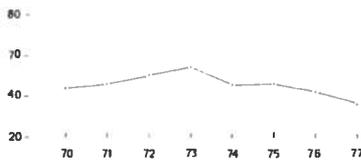
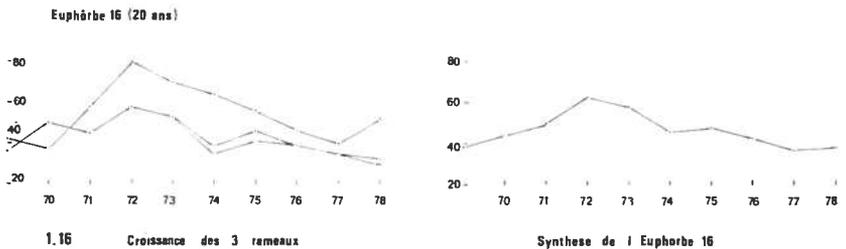
Pourtant l'étude corrélatrice de la séquence de Port-Cros (II + III) et des données pluviométriques annuelles (Total des années civiles) donne un coefficient  $r_1 = 0,509$  signifiant une corrélation positive à peine sensible.

Le recours à la méthode de groupement des données utilisées précédemment (utilisation des précipitations efficaces de août  $n$  à février  $n + 1$ ) et correspondant à l'année biologique *n'améliore pas* non plus la corrélation qui reste faible  $r_2 = 0,430$ .

Or l'aire de dispersion correspondant à ce dernier coefficient  $Dr_2$  montre curieusement *deux alignements différents* de points :

Fig 23. Accroissements annuels d'*Euphorbia dendroïdes* (1970-1976)

Site de Port-Cros - Adultes âgés .G.I.

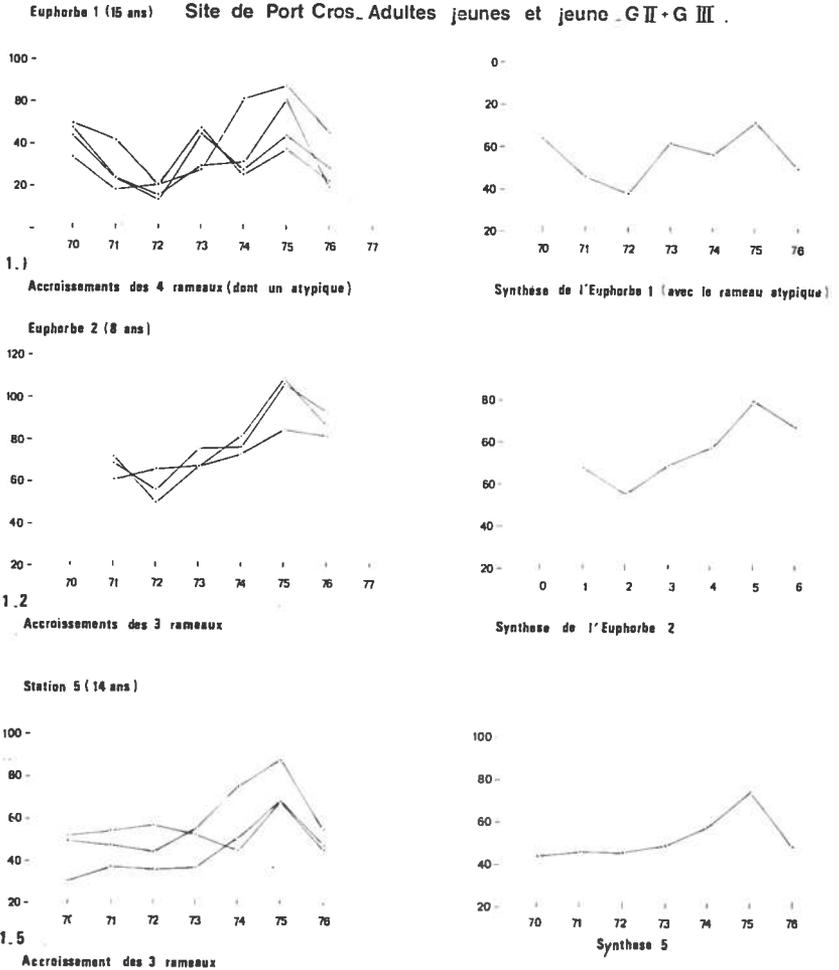


1.1. Courbe synthétique du site Port Cros G.I. (Euphorbes âgées)

La double réponse semble signifier que, certaines années, un autre paramètre que les précipitations efficaces août-février intervienne dans la croissance.

Des essais d'intégration du facteur thermique n'ont donné aucun résultat ; par contre si on *découpe différemment la période de précipitations efficaces*, on obtient une meilleure relation. On peut réaliser une nouvelle aire  $Dr_3$  (in  $Dr_2$ ) en éliminant la pluviométrie de février pour les années (1) situées sur l'axe inférieur et obtenir ainsi une corrélation nettement positive  $r_3 = 0,6435$ .

Fig.24. Accroissements annuels d'Euphorbia dendroïdes (1970-1976)



(1) Si l'on élimine les pluies de février pour toutes les années, on obtient un médiocre coefficient  $r_3 = 0,484$ .

Ce faisant, deux des quatre points écartés, 1971 et 1973, rentrent dans le rang, les deux autres améliorent leur position. Le fait de comptabiliser selon les années des périodes ombriques différentes (avec ou sans les pluies de février) n'est pas illogique puisque nous avons vu précédemment que *l'initiation florale* survenant à un moment variable de la fin de l'hiver *bloquait la croissance* et rendait inopérantes les pluies à partir de ce moment-là.

Doit-on aller plus loin et écrêter les pluies de janvier pour les années 1972 et 1976 ? Ce faisant, le diagramme s'améliore encore et le coefficient de corrélation  $r_4$  devient alors  $r_4 = 0,897$ .

On peut accepter cette interprétation, mais il faut alors admettre le corollaire d'une *floraison précoce* « *début janvier* » ces années-là. (inobservable a posteriori et non encore observée sitôt).

Fig.25. Accroissements annuels d'Euphorbia dendroïdes (1970-1976)

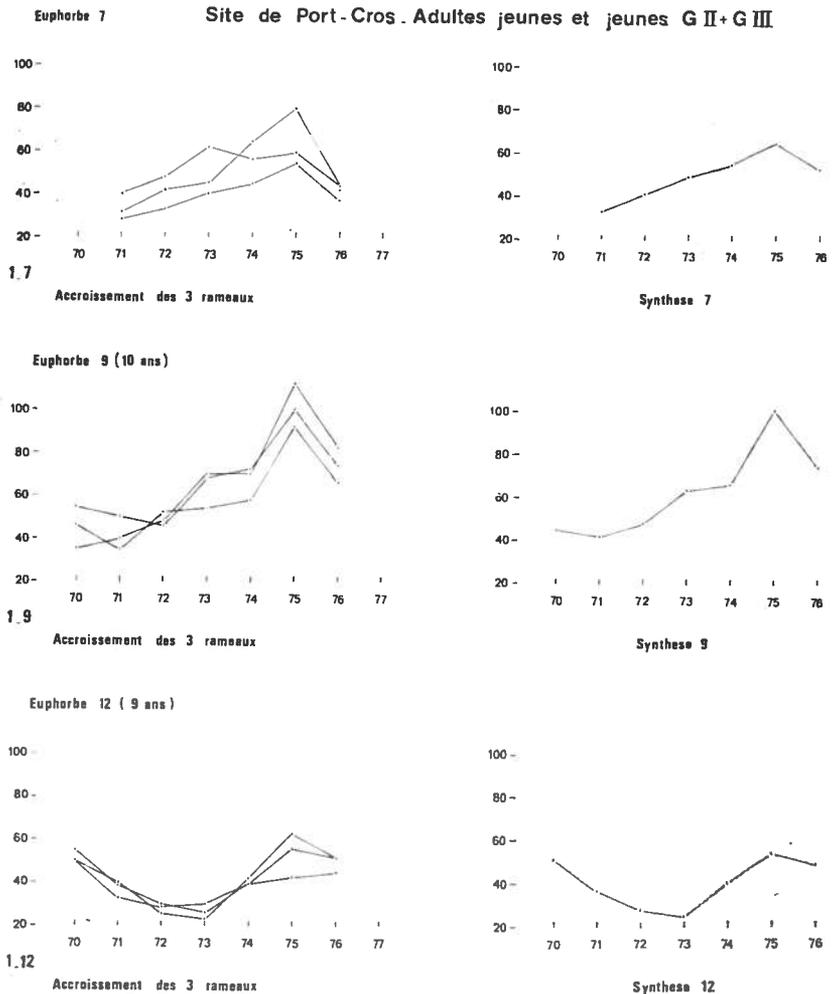
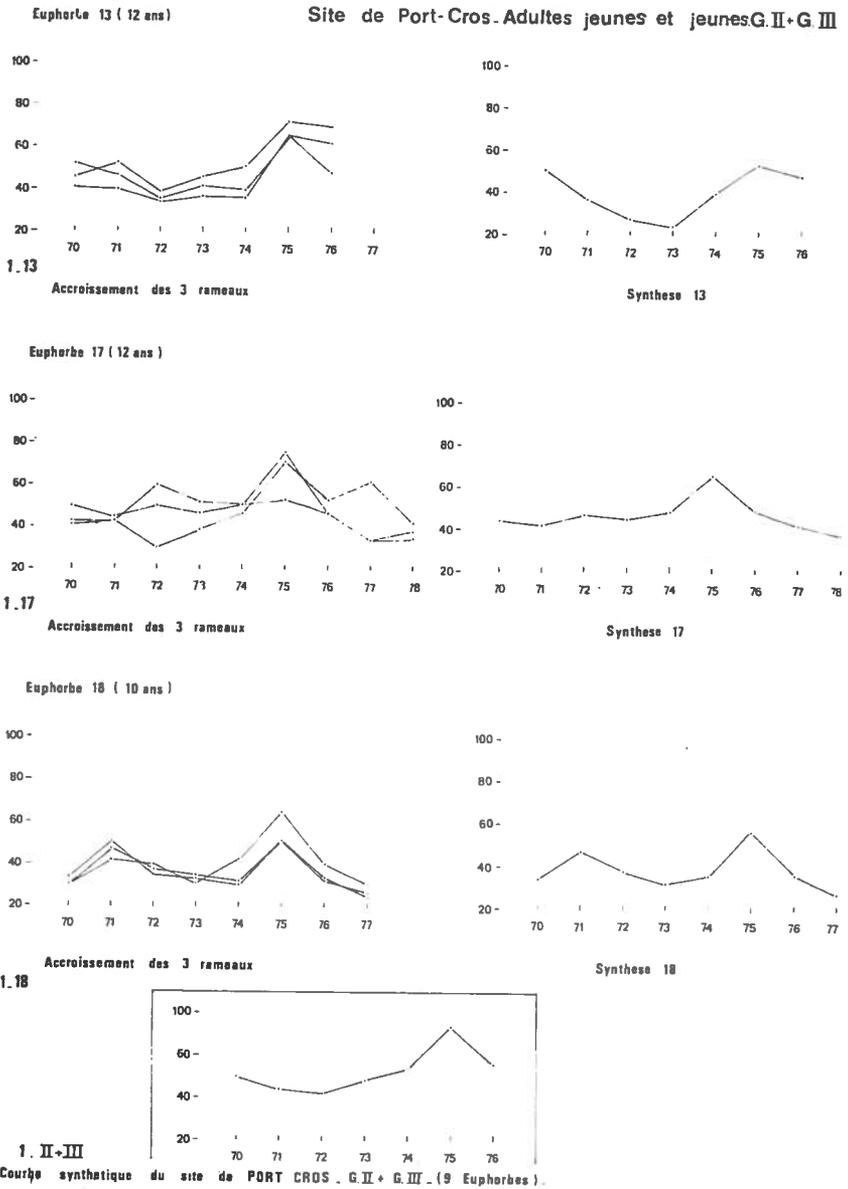


Fig.26. Accroissements annuels d'Euphorbia dendroïdes (1970-1976)



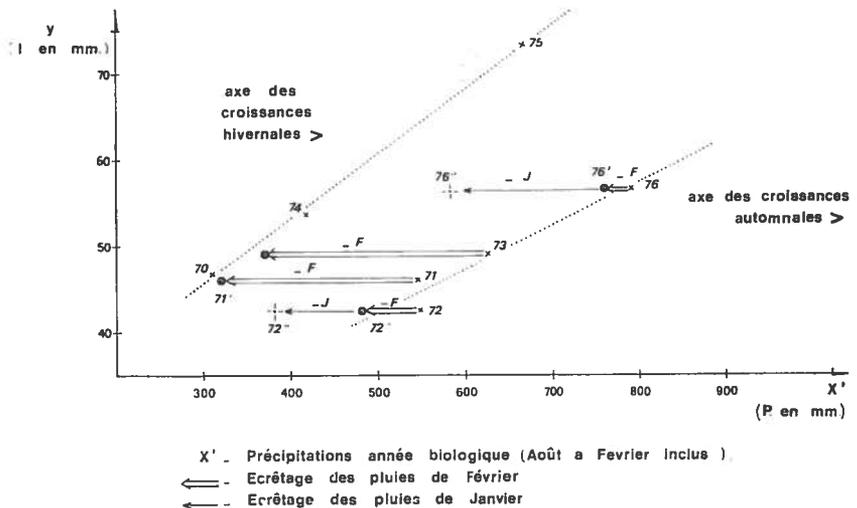
Une autre explication peut être avancée pour interpréter la séquence de Port-Cros : la prise en considération de la *répétition de saisons pluvieuses exceptionnelles* pendant la période mesurée (1970-1977) perturbant la réponse phénologique normale de l'euphorbe.

Le phénomène est particulièrement sensible durant les années 1975 et 1976. Aux précipitations de 1975 atteignant 956 mm au Levant (dont 662 mm de précipitations efficaces) succèdent en 1976 des précipitations de 1 007 mm (dont 792mm efficaces). Si l'espèce a bien réagi en 1975 en battant tous ses records de croissance annuelle ( $x = 73,4$  mm), elle n'a pu récidiver l'année suivante (1976).

De plus, *la répartition des pluies dans le mois* intervient dans l'utilisation de l'eau par le végétal ; il est évident que les 308 mm tombés en quelques jours en octobre 1976 (comptabilisés dans les précipitations efficaces) n'ont pu bénéficier totalement à la croissance et une grande partie a dû se perdre en ruissellement.

Ces faits peuvent expliquer aussi la position atypique de l'année 1976 qui altère la séquence et n'admet finalement pour Port-Cros (1970-76) qu'une corrélation moins bonne qu'à Saint-Clair (1960-70).

Rien ne nous permet d'affirmer pour l'instant laquelle des deux hypothèses est la plus plausible, si les deux causes s'excluent ou si au contraire elles peuvent se cumuler.



DR<sub>2</sub> - Diagramme de dispersion des années (70-76) en fonction du modèle PORT-CROS (1-II) et des précipitations de l'année biologique (X'). Amélioration par écrêtage des pluies de Février ○ et de Janvier -|-

#### IV. — CONCLUSION GENERALE

L'étude précédente montre qu'en limite Nord-occidentale de son aire *Euphorbia dendroïdes* a sa croissance contrôlée principalement par la pluviométrie de l'automne et de l'hiver.

On peut se demander si ce même facteur intervient partout de la même façon dans l'aire sud-méditerranéenne de l'euphorbe ou s'il s'agit d'un facteur limitant spécifique de l'aire nord-occidentale.

Même si ce facteur ombrique reste important pour la croissance de l'euphorbe, il ne peut expliquer seul la limite de l'aire ; l'espèce pouvant croître dans des régions à pluviométrie annuelle (et saisonnière) beaucoup plus rationnée (Grèce - Tunisie - Espagne).

Si, dans le cadre de notre étude, on veut affiner la réponse de la croissance au facteur pluviométrique, il faut prendre en compte des causes secondaires altérant la relation globale qui n'est de ce fait ni linéaire ni allométrique (1).

On peut tout d'abord déceler *l'influence de l'âge des populations* : il semble que les adultes jeunes (10 à 20 ans) et les jeunes (3 à 10 ans) réagissent différemment des populations âgées (plus de 20 ans). A St-Clair, la réaction des populations âgées est amortie, à Port-Cros elle est différente.

Une autre cause de variation, directement liée au facteur ombrique efficient, est *l'influence de la saison*. Nous avons mis en évidence plusieurs fois *l'effet de saturation* en relation avec des saisons pluvieuses consécutives mais nous n'avons pu quantifier cet effet qui peut interférer certaines années (1976) avec le facteur endogène de mise à fleurs. Rappelons qu'étant donné la biologie de l'euphorbe (Chasmophyte), ce facteur saturation ne joue que les années vraiment exceptionnelles.

Une troisième cause de variation, peut-être encore sous dépendance de la saison, reste le *facteur phénologique de la mise à fleurs*. Nous avons vu comment en bloquant la croissance à des périodes plus ou moins précoces ou au contraire tardives, la floraison intervient sur l'accroissement annuel indirectement en allongeant ou en raccourcissant la période de réceptivité ombrique.

Selon les années les euphorbes peuvent avoir une croissance surtout automnale, (août à décembre), surtout hivernale, (septembre à janvier), quelquefois pré-vernale (novembre à mars). L'étude de la *causalité de la mise à fleurs*, de ses origines endogènes et exogènes, serait du plus grand intérêt pour le problème de la croissance qui nous occupe ici.

Nous envisageons enfin *l'influence du site* qui a un rôle finalement secondaire par rapport à ceux énoncés plus haut. On ne peut cependant manquer de souligner des différences dans « le style de réponse » de Saint-Clair et de Port-Cros.

---

(1) Pouvant se résoudre après transformation en une droite.

Les grandes pentes ensoleillées de St-Clair permettent certainement une réponse *plus tamponnée*, l'eau non utilisée pendant la pluie pouvant être récupérée par infiltration et ruissellement lent.

Le site de St-Clair nous a permis d'évaluer au mieux la *réponse moyenne d'Euphorbia dendroïdes*.

A Port-Cros, la station plus exigüe, l'écoulement plus rapide, l'absence de sol, l'exposition différente, sont autant de désavantages qui limitent la croissance et la végétation de l'euphorbe.

Mais, dans ces conditions plus difficiles, l'euphorbe *réagit de façon plus contrastée* qu'à St-Clair (réaction différente des tranches d'âges des populations, effet de saturation mieux perçu, période de réceptivité ombrique plus variable avec les années...). Le site de Port-Cros nous permet donc de mieux apprécier les *réponses extrêmes* de l'espèce et au total de mieux appréhender l'ensemble de sa biologie.

## BIBLIOGRAPHIE

- BOREL L., SERRE F., 1969. — Phytosociologie et analyse des cernes ligneux : l'exemple de trois forêts du haut Var (France). *Oecol. Plant.* 4 : 155-178.
- HALLE F., OLDEMAN R.A.A., 1970. — Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Monographie 6 : 178. *Masson et Cie, éditeurs*. Paris.
- LAVAGNE A., 1972. — La végétation de l'île de Port-Cros. Notice explicative de la carte phytosociologique au 1/5 000 du Parc National. *Edition du Parc National* : 30. Louis JEAN - Gap éditeur.
- LAVAGNE A., MOUTTE P., WEISS H., 1974. — Répartition et signification des stations à *Euphorbia dendroïdes* L. entre Toulon et l'embouchure du Var. *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille* 34 : 252-268.
- OZENDA P., 1950. — L'aire de répartition de l'*Euphorbia dendroïdes* et sa valeur biogéographique. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 97 (10) : 172-181. Session extr. des « A:pes maritimes et ligures ».