Zeitschrift: Boissiera : mémoires de botanique systématique
Herausgeber: Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève
Band: 48 (1994)

Artikel: Les Aquifoliaceae péruviennes : éléments pour une révision des Aquifoliaceae néotropicales
Autor: Loizeau, André
Kapitel: 1: Introduction
DOI: https://doi.org/10.5169/seals-895414

Nutzungsbedingungen
Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation
L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use
The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 11.07.2025

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

1. Introduction

L'étude monographique du genre *Ilex* a débuté il y a environ sept ans lorsque le Prof. R. Spichiger nous a demandé notre participation au traitement des *Aquifoliaceae* pour leur publication dans le cadre de "Flora Neotropica". Ce travail a été écrit dans cette perspective. Notre souci a donc toujours été de mettre en place d'une part un système de classification permettant d'intégrer si possible toutes les espèces sud-américaines, voire mondiales, et d'autre part les outils modernes nécessaires à l'étude d'environ 300 taxons au début du travail.

Le manque d'informations a rendu l'étude particulièrement difficile. La recherche de matériel frais fut tentée en 1986-87 pendant un périple de 4 mois en différents endroits d'Amérique du Sud (Bahia au Brésil, Loreto au Pérou, Saül en Guyane française). Mais peu d'espèces furent ramenées (5). Cette difficulté à trouver du matériel d'*Ilex* nous fut confirmée d'une manière indirecte par la faible quantité des représentants de ce genre dans les herbiers. Par ailleurs différents botanistes, avant tout européens et américains, nous ont tous dit avoir récolté ce taxon relativement rarement. L'absence de caractères dendrologiques et végétatifs bien typiques accentue encore la difficulté de repérer le genre dans le terrain.

Comme le but de notre travail était avant tout une sorte d'exercice de style préparatoire à un travail de plus grande ampleur pour "Flora Neotropica", nous avons orienté dès le début notre recherche sur le matériel que nous aurions à disposition par la suite, à savoir le matériel d'herbier.

Les échantillons étudiés proviennent des herbiers de AAU, AMAZ, B, BM, BR, CAY, COL, CUZ, F, G, GOET, K, P, M, MO, MOL, NY, S, U, US, USM, W.

Nous avons commencé notre étude en nous basant sur les caractères sélectionnés par nos prédécesseurs (LOESENER, 1901, 1908, 1942; HU, 1949; MACBRIDE, 1951; EDWIN & REITZ, 1967), puis nous en avons nous-même cherché d'autres. Nous avons eu de grandes difficultés à déterminer des échantillons avec les clés que ces auteurs avaient fournies. D'une part parce qu'ils tenaient souvent compte des deux sexes à la fois, alors que les *Ilex* sont unisexués par avortement. D'autre part parce que les définitions des inflorescences montraient une grande confusion de termes et un mélange de types sans explication logique. Pourtant LOESENER (1901, 1908, 1942) et HU (1949), les deux plus importants monographes du taxon, ont considéré ce caractère comme un des plus importants. Ils ont entièrement basé leur classification du genre sur cette structure. Dans un groupe relativement homogène sur la plupart des caractères, c'est en effet celui dont l'évolution est la plus évidente. Nous nous sommes donc attachés à en comprendre la logique.

Dès le début il a fallu travailler avec un petit nombre d'échantillon par espèce, mais un grand nombre d'espèces, et ce sans flore de la région (le traitement de MACBRIDE (1951) pour la "Flora of Peru" n'est qu'une remise en forme du travail de LOESENER de 1901). Or, si on compte dans la "Flora of Peru" 27 espèces, nous avons dû observer au total non seulement 82 espèces, mais 115 taxons différents si on y ajoute les sous-espèces, variétés, formes, et 15 taxons que nous pensons être de nouvelles espèces. On doit cette explosion du nombre d'espèce au fait qu'il a fallu intégrer les taxons des pays environnants afin de ne pas décrire de nouvelles espèces là où il n'y avait que l'extension d'une distribution encore méconnue.

Devant concilier ce grand nombre de taxons avec une absence de flore, nous avons opté pour une méthode de travail qui fait largement appel à l'informatique. En effet, il est apparu sur le marché "scientifique" à peu près en même temps que débutait ce travail un logiciel appelé DELTA. Ce format DELTA ("DEscription Language for TAxonomy") est une méthode souple qui permet de coder des descriptions taxonomiques pour un traitement informatique. Des fichiers de bases créés on peut extraire des descriptions dites en "langage naturel", des clés automatiques, des fichiers destinés au traitement informatique par d'autres systèmes (par exemple cladistique). Mais on a avant tout un système de clé interactive et de recherche d'information très performants (DALLWITZ, 1980, 1993). L'avantage des clés interactives réside dans la possibilité de ne donner que les informations qu'on possède pour la détermination des échantillons. Si on n'arrive pas à déterminer d'une façon univoque le spécimen, on obtient cependant une liste de taxons potentiels. Libre à nous ensuite de comparer visuellement l'ensemble des taxons proposés. Les dernières versions de ce logiciel permettent d'appeler des images, que ce soit pour illustrer les caractères ou les espèces.

Mais l'ordinateur ne fournit que les informations qu'on y a entrées. Il y a donc eu auparavant une assez longue période d'observation des caractères, puis une sélection des meilleurs ou des plus accessibles.

Un autre problème a tenu au fait que le matériel pour chaque espèce est souvent faible en nombre d'échantillons. Dans bien des cas nous n'avons pas une bonne idée de la variabilité du taxon. C'est un des impératifs qui sont dictés pour tout travail engagé sous les tropiques. Dans ce cas, l'intérêt de l'informatique est évident: dès qu'un nouvel échantillon permet de modifier la connaissance de la variabilité d'un taxon, l'information ajoutée aux fichiers de bases est immédiatement disponible pour de nouvelles déterminations.

Afin de gérer au mieux nos specimina visa, nous avons conçu une base de donnée relationnelle avec le logiciel PARADOX 3.0, puis mise à jour pour PARADOX POUR WINDOWS. Elle nous permet par exemple d'accéder rapidement aux informations que nous possédons pour chaque échantillon observé ou de sortir des listes de specimina visa formatées pour publication par espèce.

Les cartes de distribution ont été dessinées grâce à un logiciel élaboré aux Conservatoire et Jardin botaniques sur Autocad 10.0.

Les données stockées dans le format DELTA ne sont pas utilisables telles quelles pour en tirer des informations par caractère. Nous avons conçu un programme en QBasic qui formate ces données afin d'être reprises par des logiciels tels que Statgraphic ou Excel.

Enfin certains caractères ont nécessité une observation plus fine: nous avons utilisé le MEB (Microscope Electronique à Balayage) et procédé à des coupes de certaines parties de la plante pour une observation optique.

1.1. HISTOIRE, PHYLOGÉNIE ET ÉVOLUTION DE LA FAMILLE DES AQUIFOLIACEAE

Le genre *Ilex* est décrit en 1753 par LINNÉ. Il est placé dans les Tetrandrya Tetragynia (4 étamines, 4 loges) et comprend 5 espèces. La première mention du nom "*Aquifoliaceae*" est due à

A.-P. de CANDOLLE (1813), dans sa "Théorie élémentaire de botanique". Dans son "Prodrome" en 1825, A.-P. de CANDOLLE inclus dans cette famille les genres suivants: *Cassine* L., *Hartogia* Thunb., *Curtisia* Ait., *Mygindia* Jacq., *Ilex* L., *Prinos* L., *Nemopanthes* Raf., *Skimmia* Thunb. et *Lepta* Lour. Elle est placée en compagnie des *Staphyleaceae* (*Staphylea* L., *Turpinia* Vent.) et des *Evonymeae* (*Evonymus* Tourn., *Celastrus* L., *Maytenus* H.B.K., *Alzatea* R. & Pav., *Polycardia* Juss., *Elaeodendron* Jacq., *Ptelidium* Pet.-Th., *Tralliana* Lour.) dans les *Celastrineae*, au sein des *Calyciflorae* de la *Subclassis II*. Le regroupement opéré par CANDOLLE (1813) exprime bien l'embarras que les systématiciens vont connaître par la suite pour situer la famille: si dès BENTHAM & HOOKER (1862) l'unité de la famille se fait autour du genre *Ilex*, la position de la famille elle-même sera discutée. En reprenant la classification de CANDOLLE, on constate que les genres *Cassine*, *Hartogia* et *Mygindia* font partie actuellement des *Celastraceae*, *Curtisia* des *Cornaceae* et *Skimmia* des *Rutaceae* (MABBERLEY, 1987). On verra plus loin que LOESENER (1908) place la famille près des *Celastraceae*, HALLIER (1903) près des *Cornaceae* (voir aussi DAHLGREN (1983) et EHRENDORFER (1991)) et que chez MELCHIOR (1964) les *Celastrales* sont proches des *Rutales*.

La famille change de nom chez BENTHAM & HOOKER (1862). Elle devient logiquement *Ilicineae*, et est classée dans les *Polypetalae*, série II des *Disciflorae*, laquelle comprend les *Geraniales*, *Celastrales*, *Sapindales* et *Olacales*. BENTHAM & HOOKER la placent dans l'ordre des *Olacales* en raison de leur ovule pendant et de leur raphé dorsal. La famille comprend les genres *Ilex* L., *Byronia* Endl. et *Nemopanthes* Raf.

La famille change encore de nom chez BAILLON (1892), où elle devient *Ilicaceae*. Il la divise en deux séries: celle des "Cyrilla" (comprenant les genres *Cliftonia* Banks et *Cyrilla* Gard.) et celle des "Houx" (*Ilex* L., *Phelline* Labill., *Nemopanthes* Raf., *Sphenostemon* Baill. et *Oncotheca* Baill.). Les *Ilicaceae* sont placées entre les *Ericaceae* et les *Ebenaceae*, en raison de la présence du genre *Cliftonia* dans ce groupe. Déjà en 1860, BAILLON avait rapproché les *Cliftonia* des Houx, "à moins qu'on n'attache quelque importance à l'isostémonie des Houx" (BAILLON, 1860). En effet, les *Cliftonia*, pentamères, ont 10 étamines. Les étamines des *Cyrilla* sont au nombre de 5. Puis dans le tome 11 de son "Histoire des Plantes" (1892), il regroupe les familles "*Cyrillées*" et "*Ilicacées*" dans les "*Ilicacées*". Tout naturellement, le lien se fait avec les *Ericaceae*, par l'intermédiaire du genre *Cliftonia*, "grâce surtout à son placenta descendant, supportant plusieurs ovules, [qui] rappelle à la fois certaines Ericacées et Ternstroemiacées". Et le lien avec les *Ebenaceae* se fait par l'intermédiaire du genre *Oncotheca*, "par ses ovules géminés et son fruit drupacé".

LOESENER publie sa monographie des *Aquifoliaceae* en 1901. Mais ce n'est qu'en 1908, dans le deuxième volume, qu'il discutera leur position taxonomique. Il retient le nom donné par CANDOLLE pour nommer la famille. Il la place près des *Celastraceae*, par l'intermédiaire des genres *Celastrus* L. et *Gyminda* Sarg., dont les fleurs mâles ne se distinguent des *Aquifoliaceae* que par la présence d'un disque et l'absence de staminodes. Les deux familles se différencient par un très petit embryon et un ovule unitégumenté chez les *Aquifoliaceae*.

LOESENER (1908) cite VAN TIEGHEM (1898) qui aimerait rapprocher les *Aquifoliaceae* des *Solanaceae* à cause des ovaires unitégumentés, de l'isomérie et de la position des étamines. Mais LOESENER lui oppose d'autres caractères qui les séparent: la morphologie des inflorescences du rameau terminal, la séparation très claire entre limbe et phérophylles chez les

Aquifoliaceae, le tube de la corolle très distinct, le bout plié des apex de la corolle et souvent la construction différente du gynécée et du fruit, l'embryon recourbé.

Puis il examine l'opinion de BAILLON (1892), qui place les *Aquifoliaceae* (*Ilicaceae*) entre les *Ebenaceae* et les *Ericaceae*. Ceci est dû, selon LOESENER (1908), à une mauvaise interprétation de la position des deux genres faisant les intermédiaires entre les familles: les *Cyrilla* devraient être associés aux *Celastraceae*, dans une position intermédiaire avec les *Aquifoliaceae*. Quant aux *Cliftonia*, leurs relations sont pour lui une énigme. "Mais que peut-on prouver avec ce genre, qui a peut-être une relation avec les *Aquifoliaceae*, bien qu'il ait un double cycle d'étamines, à côté des relations beaucoup plus évidentes des genres typiques des *Celastraceae: Microtropis*, *Schaefferia*, *Gyminda* et *Celastrus*, pour lesquels personne n'a mis en doute leur appartenance aux *Celastraceae*" (LOESENER, 1908).

Enfin LOESENER cite le système de HALLIER qui considère, en 1903, les *Aquifoliaceae* parmi les "Umbellifloren", en compagnie des *Araliaceae*, *Umbelliferae*, *Cornaceae*, ainsi que les *Adoxaceae*, *Ampelideae*, *Sambucaceae*. Leur place devrait se trouver entre les *Sambucaceae* et les *Cornaceae*, à cause d'un très petit embryon et de l'unisexualité. Selon LOESENER, on devrait donc s'attendre à retrouver une certaine importance de ces deux caractères dans les deux familles compagnes. Or les *Sambucaceae* n'ont pas de petit embryon et les *Cornaceae* seulement partiellement. Les dioïcisme n'est pas non plus un caractère frappant dans ces deux familles. Par contre il peut citer des caractères aussi important pour prouver le contraire: l'ovaire infère chez les *Cornaceae* comme chez les *Sambucaceae*, l'absence de stipule, et la présence d'un style développé chez les *Cornaceae*, les bractées soudées et les inflorescences terminales chez les *Sambucaceae*.

Pour LOESENER (1901, 1908), la famille comprend les genres *Ilex* L., *Nemopanthus* Raf. et *Phelline* Labill., comme BAILLON (1892) l'avait conçu. Par contre il écarte les genres *Oncotheca* Baill. et *Sphenostemon* Baill., le premier en raison de sa corolle en forme de cloche, de ses étamines noyées dans celle-ci et n'en dépassant pas le bord, de ses anthères extrorses, de ses connectifs prolongés en forme de corne et recouvrant le gynécée, et de ses cinq styles libres recourbés en arrière, en forme d'alène, le second en raison de son réceptacle conique évasé, de ses sépales totalement libres et facilement détachables, de ses pétales semblables aux sépales, et de ses anthères sessiles, volumineuses et de forme particulière.

LOESENER va produire en 1942 pour le "Natürlichen Pflanzen-Familien" une sorte de version résumée de ses publications de 1901 et 1908. Il précise toutefois la position taxonomique des *Ilex*, qu'il rapproche de la sous-famille des *Cassinoideae* des *Celastraceae*, dont les genres principaux *Elaeodendron*, *Cassine* et *Mystroxylon* ont un fruit à pyrène ("Steinfrucht"). Il renforce cette proximité des *Celastraceae* par l'observation d'un épaississement du funicule des *Aquifoliaceae* qu'il considère comme homologue de l'arille des *Celastroideae*. Chez les *Aquifoliaceae*, l'arille ne se développerait pas car le fruit charnu remplirait ce rôle.

TAKHTAJAN (1959) place les *Aquifoliaceae* dans les *Celastrales*. Il considère cette famille comme primitive au sein de l'ordre, eu égard à la morphologie de son bois, de l'absence de disque nectarifère et de son embryon très petit. Il constate une certaine similarité des *Aquifoliaceae* avec les *Pandaceae* (*Rosidae – Euphorbiales*) sur le plan du pollen et de l'absence de disque.

Dans le "Syllabus der Pflanzenfamilien" (MELCHIOR, 1964), les *Aquifoliaceae* sont incluses dans les *Celastrales*. La classification est basée sur l'embryogenèse. On y considère que les *Celastrales* se rapprochent des *Rutales* phylogénétiquement, conception basée sur le fait que le second cycle d'étamines est avorté, sauf chez les *Corynocarpaceae*. Certaines *Celastrales*, mais

dans tous les cas les *Aquifoliaceae*, montrent des particularités qui les rapprochent des *Sympetalae (Ericales, Primulales, Ebenales, Gentianales, Campanulales,...):* fleurs tétramères, sympétalie, unitégumenté.

On observe l'évolution suivante à l'intérieure des *Celastrales*:

- Absence de disque ⇨ présence de disque
- Pétales libres ⇨ soudés à la base ⇨ soudés à la moitié
- Hypogynie ⇨ périgynie ⇨ rarement épigynie
- Diplostémonie ⇨ haplostémonie (réduction du verticille interne)
- Carpelles 5 ⇨ 3 ⇨ 2
- Ovaire compartimenté ⇨ incompl. compartimenté ⇨ non compartimenté
- 2 téguments ⇨ déformé vers 1 tégument

LOBREAU-CALLEN (1977) entreprend l'étude palynologique des Célastrales. Elle met en évidence deux groupes au sein des *Celastrales* sensu Cronquist. Ces groupes sont caractérisés par des différences au niveau des apertures et de la structure de l'exine. Le premier groupe, comprenant les *Celastraceae*, *Hippocrateaceae*, *Stackhousiaceae*, *Siphonodontaceae*, se rapproche des *Rosidae* sensu Cronquist. Le second, comprenant les *Phellinaceae*, *Aquifoliaceae*, *Sphenostemonaceae*, *Icacinaceae*, *Salvadoraceae*, *Oncothecaceae* et *Goupiaceae*, se rapproche des *Dilleniidae* sensu Cronquist. Ce second groupe présente aussi des affinités avec les *Gentianales* et les *Campanulales*, "dont la classification au sein des Angiospermes est controversée". Or ces ordres sont proches palynologiquement parlant des *Dilleniidae*. LOBREAU-CALLEN conclut par ces mots: "l'ordre des Célastrales apparaît donc hétérogène mais composé de deux groupes qui, par suite de l'enchaînement de nombreux caractères palynologiques, semblent respectivement naturels et peuvent se rattacher l'un aux *Rosidae*, l'autre aux *Dilleniidae*".

CRONQUIST (1988) classe la famille dans la sous-classe des *Rosidae*, ordre des *Celastrales*. Selon lui, les *Celastrales* seraient issues des *Rosales*, avec une branche divergente vers les *Rhamnales*. Les *Euphorbiales* seraient issues des *Celastrales*. Il inclut dans les *Aquifoliaceae* les genres *Ilex* L., *Phelline* Labill., *Nemopanthus* Raf., mais aussi *Sphenostemon* Baill., que LOESENER (1901) avait rejeté.

DAHLGREN (1983) et EHRENDORFER (1991) sortent les *Phelline* des *Aquifoliaceae* pour en faire une famille, et placent les *Aquifoliaceae* et les *Phellinaceae* dans les *Cornales*, en raison entre autres de leur ovule unitégumenté.

THORNE (1983 et 1992) place les *Aquifoliaceae* parmi les *Theales*. Des études moléculaires récentes de SPICHIGER & al. (1993) et SAVOLAINEN & al. (1994) montrent une cohésion certaine entre *Ilex* L., *Phelline* Labill. et *Nemopanthus* Raf. qui tend à prouver l'unité de la famille des *Aquifoliaceae*. Ces études montrent aussi un regroupement des *Aquifoliaceae* avec les *Icacinaceae*, à rapprocher des *Theales*. Les résultats corroborent le polyphylétisme des *Celastrales* sensu Cronquist, déjà évoqué par LOBREAU-CALLEN (1977). Cet ordre, tel que conçu par CRONQUIST (1981), regroupe au moins deux phylums: les *Celastrales* sensu stricto (*Celastraceae* et *Hippocrateaceae*) proches des *Euphorbiales* et des *Rosales*, et les *Aquifoliaceae* (*Ilex*, *Nemopanthus*, *Phelline*) proches des *Theales* et des *Icacinaceae* (SPICHIGER & al., 1993).

BRUMMITT (1992) ne retient que les genres *Ilex* et *Nemopanthus* et élève au rang de famille les genres *Phelline* (*Phellinaceae*) et *Sphenostemon* (*Sphenostemonaceae*).

1.2. HISTOIRE, PHYLOGÉNIE ET ÉVOLUTION DU GENRE ILEX

Le genre *Ilex* est décrit en 1753 par LINNÉ. Il compte à l'époque cinq espèces: *Ilex aquifolium*, *I. cassine*, *I. asiatica* (que LOESENER (1901) ne reconnaît pas comme un nom valable, mais dont l'espèce lui semble apparentée à *I. crenata* Thunb. (LOESENER, 1942)), ainsi que *I. cuneifolia* et *I. dodonaea* qui ont été mis en synonymie respectivement dans les genres *Trichilia* (*Meliaceae*) et *Comocladia* (*Anacardiaceae*) (LOESENER, 1942; MABBERLEY, 1987). LOESENER en 1901 décrit environ 300 espèces pour le monde entier, dont 150 environ pour les néotropiques. Ce sont 150 nouvelles espèces environ qui seront décrites depuis le début du siècle à nos jours pour ces mêmes néotropiques.

L'unité du genre n'a jamais été remise en question. Sa position au sein des *Aquifoliaceae* non plus. C'est plutôt la position de la famille qui sera discutée, ou la présence d'autres genres en son sein. LOESENER (1901; 1942) place les *Ilex* L. aux côtés du genre *Nemopanthus* Raf., dans la tribu des *Iliceae*. *Nemopanthus* se distingue des *Ilex* par un calice très réduit, ses pétales étroits, libres, linéaires, qui ne se recouvrent pas. La seconde tribu, *Phellinae*, ne comprend qu'un genre, *Phelline* Labill., qui se distingue par ses pétales libres, à préfloraison valvaire, prolongés à leur apex par une petite pointe recourbée vers l'intérieur de la fleur.

Dans sa monographie de 1901, LOESENER définit pour la première fois une organisation interne au genre. Il décrit quatre Sous-Genres: *Byronia* Endl., auparavant considéré comme un genre, *Yrbonia*, *Euilex* et *Prinus* (L.) Maxim. *Byronia* et *Euilex* se divisent respectivement en deux et quatre séries. Les séries de *Euilex*, ainsi que le Sous-Genre *Prinus* se divisent en sections, vingt-six en tout. Il adjoindra à cette classification un cinquième Sous-Genre en 1942: *Rybonia*.

Prinus est principalement caractérisé par des feuilles décidues, *Rybonia* par des feuilles opposées, les autres Sous-Genre ayant des feuilles alternes sempervirentes. D'autres caractères retenus par LOESENER (1901; 1908; 1942) sont la position des inflorescences, l'isomérie ou l'hétéromérie, le nombre d'ovules par loge, la taille et l'épaisseur des feuilles, les ponctuations sous le limbe, etc.

HU en 1949-50 publie une monographie des *Ilex* de Chine. Cet auteur se base sur la classification de LOESENER (1901; 1908; 1942), et décrit six nouvelles séries et trois nouvelles sections. Elle change de position taxonomique huit sections ou sous-section pour les monter au niveau de séries, alors que deux séries sont descendues au niveau de section. HU va tenter en 1967 de donner des tendances évolutives et des voies de migration dans la région ouest-Pacifique au sein du genre. Elle considère que l'espèce la plus primitive est *Ilex hawaiensis*, et *Ilex aquifolium* l'une des plus évoluées. Cet auteur propose les tendances évolutives suivantes:

- une réduction du nombre de pièces florales,
- une spécialisation des rameaux (rameaux portant des feuilles à rameaux portant des fleurs),
- une transition feuilles persistantes-feuilles caduques,
- une réduction de la taille des feuilles,
- une simplification des inflorescences.