

## Premières données sur l'architecture des genres *Citrus* et *Poncirus* (Rutaceae).

E. NICOLINI\*

### PRELIMINARY STUDY ON ARCHITECTURAL ANALYSIS OF TWO GENUS : *CITRUS* AND *PONCIRUS* (RUTACEAE).

E. NICOLINI.

*Fruits*, Nov.-Dec. 1991, vol. 46, n° 6, p. 653-669.

**ABSTRACT** - The method for analysing the architecture of plant is presented in the first place.

At this succeed an architectural description, supported by several drawing, of structures founded in three concerned species.

A synthesis with some explicative figures, summarizes the architectural features for each species.

In discussion, several essential subjects are developed as the **reiteration** (repetition of basal structure as expansion strategy), **spinosity** and his expression, **flowering** localization and his precocity in the example of stock suckers, and, finally, the nature of growth (determinate or unlimited) in different parts of the studied structures.

### PREMIERES DONNEES SUR L'ARCHITECTURE DES GENRES *CITRUS* ET *PONCIRUS* (RUTACEAE).

E. NICOLINI.

*Fruits*, Nov.-Dec. 1991, vol. 46, n° 6, p. 653-669.

**RESUME** - La méthode de l'analyse architecturale d'un végétal est exposée en premier lieu.

A celle-ci fait suite une description architecturale précise, appuyée par des dessins, des structures rencontrées chez les trois espèces d'agrumes abordées.

Une synthèse générale accompagnée de schémas explicatifs, résume les caractères architecturaux des structures étudiées pour chaque espèce.

Au cours de la discussion, plusieurs thèmes essentiels sont développés tels que la **réitération** (répétition d'une structure de base comme stratégie d'expansion d'un végétal), le **caractère épineux** et son expression, la localisation de la **floraison** et sa précocité dans l'exemple du rejet de souche et, enfin, la nature de la **croissance** (définie ou indéfinie) dans les différentes parties des structures étudiées.

**MOTS CLES** : Architecture - *Citrus*, *Poncirus*, Rejets de souche - Spinosity - Floraison - Croissance.

### INTRODUCTION

La famille des Rutaceae fait partie de l'ordre des Sapindales qui regroupe seize familles parmi lesquelles les Anacardiaceae, les Meliaceae, les Simaroubaceae, les Sapindaceae, ... Cet ordre se caractérise par un corps végétatif en grande majorité ligneux, des feuilles habituellement composées-pennées non stipulées, une simplification générale du plan floral, des fleurs à disque staminal très développé et la présence d'un appareil sécréteur à résines et essences (thérébenthine) qui est à l'origine de son ancien nom : l'ordre des Térébinthales.

La famille des Rutaceae, à laquelle appartiennent les agrumes, comprend près de 850 genres regroupant 1600 espèces réparties dans les régions tropicales et subtropicales tempérées et plus particulièrement en Afrique du Sud et en

Australie. Elle se distingue, au sein de l'ordre des Sapindales, par la présence de glandes à huiles essentielles dans le limbe des feuilles, des fleurs et des fruits. Un autre caractère relativement fréquent est la présence d'épines de natures diverses et la fréquence des feuilles simples.

L'étude de l'architecture de quelques individus appartenant aux deux genres, *Citrus* et *Poncirus*, a été entreprise pour deux raisons : la première était l'absence totale d'étude architecturale sur les représentants de cette famille et la seconde était la réflexion sur un problème agronomique affectant la culture de la clémentine.

Ainsi, depuis quelques années, l'exploitation de la clémentine connaît des problèmes de calibre fruitier en rapport avec une structure particulière de l'arbre : une augmentation des niveaux de ramification et une profusion de petits rameaux à la périphérie des branches maîtresses, ce qui entraîne une baisse générale du calibre des fruits portés par ces mêmes rameaux. Bon nombre d'exploitants s'interro-

\* - CIRAD-GERDAT, Laboratoire de modélisation, Parc Euromédecine II, Bat. G, B.P. 5035 - 95, rue Pierre Flourens - 34032 Montpellier Cedex 01.

gent quant à la méthode de taille à employer sur ces végétaux fruitiers méditerranéens. Même si des solutions techniques existent comme l'application du Dichlorprop (VANNIERE et ARCUSET, 1992), il est nécessaire, en premier lieu, d'étudier le développement et l'architecture de plantes plus simples appartenant à la même famille ou de même genre, et la manière dont s'établit la ramification tout au long de la vie d'un individu, avant d'entreprendre l'étude du Clémentinier et d'élaborer une méthode de taille adéquate.

### QUELQUES ELEMENTS D'ARCHITECTURE

Notre étude s'est réalisée à partir de l'utilisation de quelques caractères architecturaux simples et essentiels, élaborés par HALLE et OLDEMAN (1970), lors de la présentation de 23 modèles architecturaux. Ces caractères, utilisés dans de nombreux travaux, ont permis l'élaboration de quelques concepts indispensables. Ce chapitre est essentiellement consacré à l'énumération et à la présentation de chacun de ces caractères et concepts sur lesquels nous avons pris appui.

#### Les caractères utilisés.

- Un axe feuillé est constitué par une tige ou axe portant des feuilles. La tige est un organe globalement cylindrique ou conique, parfois à section anguleuse, terminé à une extrémité par une partie embryonnaire : le méristème apical. Les feuilles sont insérées sur la tige au niveau des noeuds. La portion de tige située entre deux feuilles consécutives est un entrenoeud.

- La croissance en longueur d'un axe feuillé s'effectue dans sa partie distale grâce à l'activité de son méristème apical. Deux processus sont mis en jeu :

- un processus de division cellulaire mettant en place les tissus des futurs organes (tiges et feuilles),
- un processus d'élongation des cellules formées conduisant à l'allongement des entrenoeuds.

La croissance peut s'effectuer :

- de façon continue lorsque le méristème terminal fonctionne sans arrêt, l'allongement des cellules et des entrenoeuds ayant lieu en même temps,
- de façon rythmique lorsque le méristème de l'axe feuillé présente une alternance régulière de phases d'activité et de repos qui se traduisent par une succession de périodes d'élongation ou d'absence d'allongement de la tige.

La portion de tige mise en place durant une période d'élongation s'appelle l'unité de croissance (HALLE et MARTIN, 1968).

La croissance est définie lorsque le méristème édificateur d'un axe se transforme en fleur, ou se nécrose et disparaît. La croissance est indéfinie quand ce méristème garde la possibilité de fonctionner indéfiniment. Les structures mises en place sont constituées d'un seul axe (monopode) ou de plusieurs axes organisés entre eux (sympodes).

- La ramification est rythmique si des zones ramifiées alternent régulièrement avec des zones non ramifiées sur un axe donné. Elle est continue si chaque méristème latéral d'un axe met en place un rameau. Elle est diffuse si l'apparition des rameaux latéraux se produit de façon irrégulière sur un axe.

Cette ramification peut être proleptique ou sylleptique. Lorsqu'un méristème latéral est formé, son développement peut être immédiat (ramification sylleptique) ou différé dans le temps (ramification proleptique). Dans ce dernier cas, il entre en repos sous forme d'un bourgeon latéral qui peut rester dormant durant de nombreuses années.

- la différenciation des axes. Un axe est orthotrope si sa direction de croissance est verticale, sa symétrie radiale et sa phyllotaxie en général spiralee. Un axe est plagiotrope si sa direction de croissance est horizontale, sa polarité dorsi-ventrale et sa phyllotaxie distique ou réorientée secondairement. Un axe est mixte s'il présente le caractère orthotrope dans sa partie proximale et plagiotrope dans sa partie distale, ou inversement.

- La sexualité est latérale si l'axe florifère peut poursuivre sa croissance. Elle est terminale lorsque le méristème terminal passe irréversiblement d'une activité végétative à une activité reproductrice.

#### Définitions et concepts.

Le modèle architectural est la structure de base mise en place par une plante dans les premiers moments de sa vie. Elle atteint un seuil de développement qui ne peut être dépassé que par l'installation de structures dupliquant de façon partielle ou totale celles mises en place au début de sa vie.

La réitération. «La réitération est un processus morphogénétique par lequel l'organisme duplique totalement ou partiellement son architecture» (OLDEMAN, 1972). Elle peut être traumatique et se produire à la suite d'une destruction d'axe afin de le remplacer, ou adaptative et survenir à un stade donné de la plante : à la limite de son pouvoir de ramification, la plante ne peut s'étendre qu'en utilisant le processus de duplication de sa structure de départ. Un complexe réitéré est le résultat de ce processus morphogénétique. C'est une structure qui reproduit partiellement ou totalement le modèle architectural de l'arbre qui le porte.

La métamorphose architecturale (EDELIN, 1984) d'une plante est le passage progressif d'un modèle architectural de base à un niveau architectural supérieur, où ce modèle architectural est répété et constitue les parties hautes de l'arbre. Elle se traduit par un changement de la direction de croissance des rameaux latéraux qui, à mesure que l'on progresse dans les étages supérieurs, sont de plus en plus redressés et ont un angle d'insertion de plus en plus petit, par rapport à l'axe porteur.



## MATERIEL ET METHODE

## Le lieu de l'étude.

La première partie de cette étude s'est déroulée dans le Jardin des Plantes de Montpellier au cours des mois de janvier et février 1989. Sous influence méditerranéenne, le climat de cette région bénéficie d'un hiver relativement doux et d'un été chaud et sec. La pluviosité est de 730 mm par an. Ces premières observations ont été suivies par une étude de 2 mois (mars et avril 1989) en Guyane (longitude 53° O, latitude 5° N). Cette région bénéficie d'un climat équatorial où alternent une saison sèche (mi-août à mi-novembre) et une saison des pluies tempérée par le «petit été de mars». La pluviosité est de 3 000 mm par an environ.

La totalité du séjour s'est déroulée dans un camp de recherche forestier aménagé par l'ORSTOM et le CTFT sur la piste de Saint Elie, non loin de Sinnamary.

## Le matériel végétal.

Le choix des espèces présentées a été orienté par la nécessité de travailler sur un matériel végétal indemne de toute taille ou élagage. Cela n'a pas toujours été possible, notamment dans le cas de *Poncirus trifoliata* (L.) RAFFINESQUE. Les observations ont été collectées sur les trois «espèces de fruits d'agrumes vrais» (JACQUEMOND et BLONDEL, 1986) suivantes :

- *Poncirus trifoliata* (L.) Raffinesque. L'orange trifoliée.

Les individus observés au Jardin des Plantes de Montpellier étaient de vieux arbres irrégulièrement traumatisés par des tailles sévères. Cette espèce originaire du centre de la Chine est essentiellement utilisée comme porte-greffe de nombreuses espèces d'agrumes.

- *Citrus volkameriana* Pasqu.

Cette espèce hybride a été obtenue en Italie. Elle a été étudiée à partir de rejets de souches et drageons issus de porte-greffe de *Citrus grandis* (L.) Osbeck (pamplemousse) sur une parcelle d'étude mise en place par le CTFT de Guyane.

- *Citrus aurantifolia* (Christm.) Swingle. La lime.

Un vieux jardin de la piste de Saint Elie, en forêt guyanaise, nous a procuré plusieurs individus issus de graine à des stades de développement différents.

## La méthode.

La méthode que nous avons utilisée pour l'étude qualitative de l'architecture de ces trois espèces est celle développée au Laboratoire de Botanique tropicale de Montpellier. Elle consiste en une approche globale d'une espèce végétale à différents moments de la vie de ses représentants, en estimant que tous, malgré une certaine variabilité, gardent les mêmes caractéristiques de développement. L'étude se poursuit depuis la graine (autant que possible \*) jusqu'à l'arbre sénescant en prenant plusieurs stades caractéristiques.

Les premiers stades de la vie de l'arbre font l'objet d'une observation très fine de ses caractères morphologiques, physiologiques et d'éventuels marqueurs extérieurs des différents stades physiologiques. A mesure que l'on progresse dans les stades supérieurs de la plante, les niveaux sont modifiés, chaque niveau contribuant à la mise en place du suivant. Ce cheminement permet d'étudier relativement aisément des individus pouvant atteindre des tailles considérables et d'en expliquer la structure.

Cette étude est largement appuyée par la représentation graphique globale, fine ou schématique, des différents individus observés. Elle utilise des concepts et des caractères architecturaux indispensables que nous avons présentés auparavant. Cette représentation graphique d'un végétal, quel qu'il soit, est nécessaire à la visualisation de son architecture et de ses différentes modalités de développement au cours de sa vie. Une telle étape apporte beaucoup plus qu'une photo car elle ne retient que l'essentiel. D'autre part, la réalisation d'un tel travail permet l'intégration complète des formes et de l'aspect physiologique et la familiarisation avec chaque sujet étudié.


## MODE DE DEVELOPPEMENT

Cette partie est consacrée à la description des différents stades de développement des trois espèces choisies.

## Symboles adoptés.

- Symboles de croissance.

Phyllotaxie opposée décussée 


Phyllotaxie spiralee 


Arrêt ou ralentissement de croissance =

Mort d'apex x

Traumatisme x

Méristème en activité ↑

Rameau tardif (schéma) 

Zones de ramification 

*Citrus aurantifolia* (Christm.) Swingle. La lime.

La germination (figure 1) est constituée d'un axe orthotrope aérien portant deux cotylédons opposés ainsi que deux feuilles simples opposées dont le pétiole est court et le limbe arrondi. L'axe orthotrope porte un méristème terminal en croissance.

La plantule (figure 2) met en évidence les premiers

\* - Au cours de notre étude, nous n'avons pas toujours disposé de matériel végétal issu de graine. Ce fut le cas de *Citrus volkameriana* et *Poncirus trifoliata*. Ces deux espèces ont donc été observées à partir de complexes réitérés issus de la souche de vieux arbres en sachant que «leur développement s'effectue selon une séquence de différenciation semblable à celle de la plante issue de germination» (BARTHELEMY, 1988).

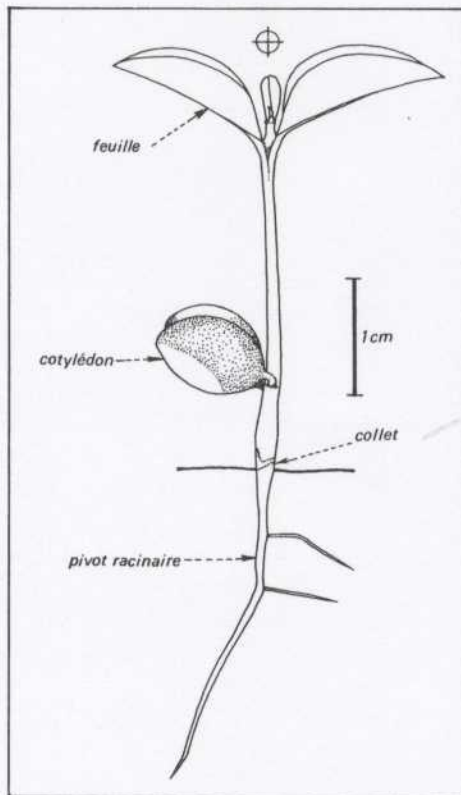


FIGURE 1 - Germination de limettier *Citrus aurantifolia* (Christm.) Swingle.

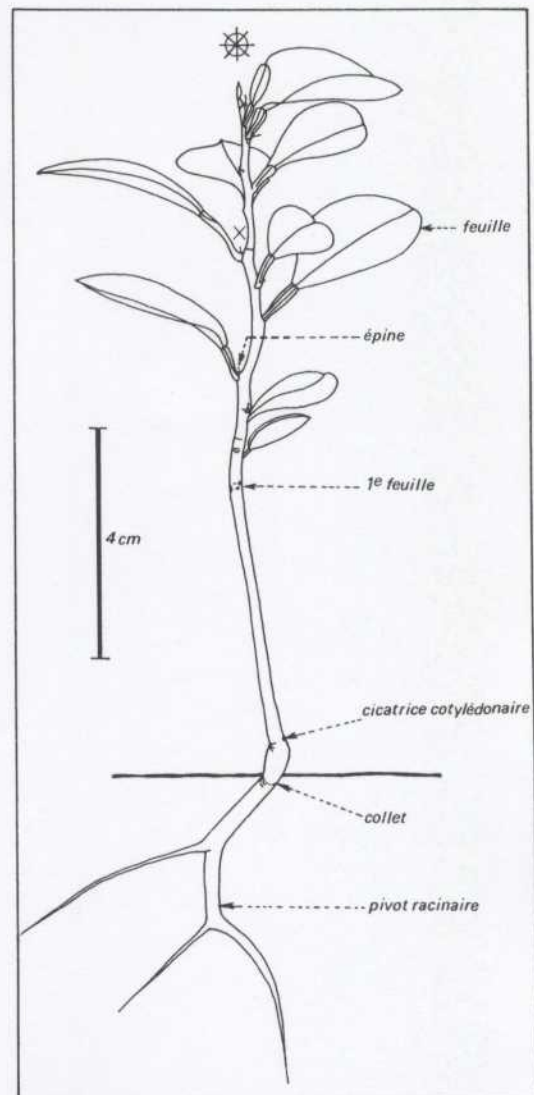


FIGURE 2 - Plantule de 8 à 10 semaines (*C. aurantifolia*).

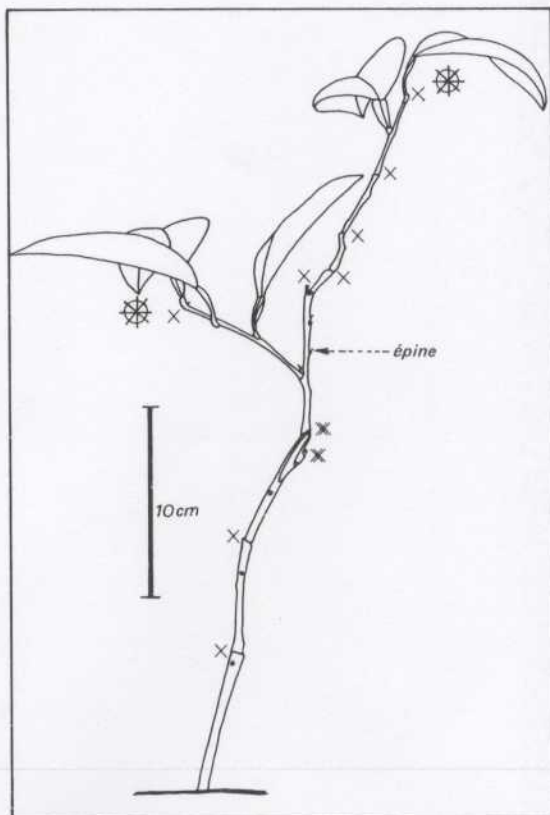


FIGURE 3 - Jeune plante de limettier (*C. aurantifolia*).

stades de développement de la lime. Non ramifiée, elle a une phyllotaxie alterne spiralee. Ses cotylédons ont disparu. A l'aisselle des feuilles, ayant un pétiole ailé et un limbe plus allongé, existe une épine sylleptique (non visible sur la figure car trop petite) dont la base est aplatie longitudinalement par rapport à l'axe qui la porte. Le développement de l'axe orthotrope met en évidence une alternance de périodes de repos et d'activité du méristème terminal. Les ralentissements de croissance sont marqués, soit par un changement de couleur de l'écorce ou la présence d'une feuille écailleuse réduite, soit par une ligne cicatricielle tout autour de l'axe orthotrope laissée par les écailles qui protégeaient le méristème édificateur. Dans ce dernier cas, le méristème terminal s'est nécrosé et la continuation de l'axe principal a été prise en charge par le méristème latéral subterminal.

La jeune plante (figure 3) dont la partie distale est inclinée, est constituée d'un empilement de plusieurs unités de croissance de trois à six entrenoeuds environ. Une né-



crose apicale survient au terme de l'édification de chacune. Chaque mort d'apex est marquée par un coude du tronc orthotope à l'emplacement de l'événement. La croissance est définie. La plante est alors une petite structure mixte ayant une partie proximale dont la direction de croissance verticale est différente de celle de sa partie distale. Cette structure peut être ramifiée ou non.

La jeune plante porte un unique rameau latéral plagiotrope. Cet axe feuillé proleptique a une croissance définie. Il est constitué d'une unité de croissance dont la phyllotaxie est alterne spiralée. Par torsion des pétioles, les feuilles sont disposées dans un plan horizontal. D'autres axes latéraux situés plus bas ont disparu (traumatisme visible : ✕).

A ce stade, les épines, peu visibles sur le dessin car en partie englobées par la croissance en diamètre de l'axe

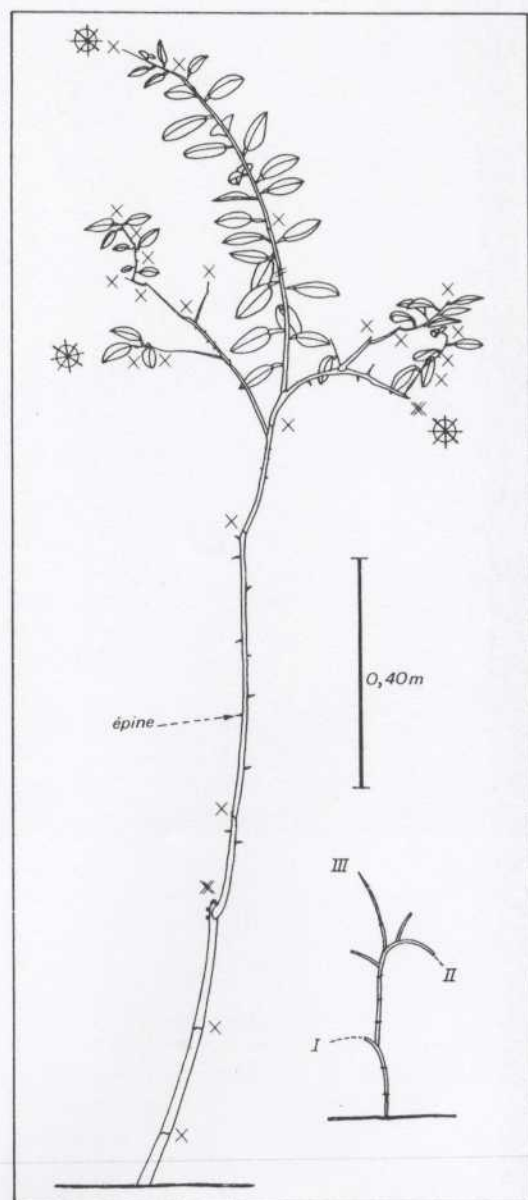


FIGURE 4 - Jeune plant de limettier (*C. aurantifolia*).

porteur, atteignent leur taille la plus importante (2 mm) sur l'unité de croissance médiane de la plante.

L'architecture des individus plus âgés (figure 4) est plus complexe. Un individu est constitué de plusieurs structures mixtes empilées.

La première structure mixte basale présente une structure similaire à celle décrite précédemment. Sa partie distale est morte et a totalement disparu laissant une cicatrice pareille à un traumatisme (✕). Le relais proleptique présent sous ce traumatisme constitue une seconde structure mixte qui porte à son tour plusieurs axes orthotropes proleptiques sur sa zone de courbure. L'axe le plus développé au centre de celle-ci est une structure mixte supplémentaire. Elle est composée de plusieurs unités de croissance. Une nécrose apicale survient seulement au terme de la seconde unité de croissance en partant de la base tandis que, par la suite, cet événement se produit toujours au terme de l'édification d'une unité de croissance. Les structures situées de part et d'autre de lui sont plus petites et ont une croissance entièrement définie.

La première structure mixte ne présente pas d'épines visibles. Celles-ci, de petite taille, ont été englobées par la croissance cambiale de l'axe porteur.

Sur la seconde, les épines sont présentes sur toutes les unités de croissance et elles atteignent une taille maximale à partir du quatrième noeud basal environ de la première unité de croissance, puis leur taille diminue progressivement jusqu'à la fin de la dernière unité de croissance. Les axes latéraux portent également des épines sur leur première unité de croissance.

La dernière structure mixte porte des épines plus petites que celles de la structure dont elle est issue.

Le jeune arbre (figure 5) est un rejet de souche constitué de plusieurs structures mixtes de tailles croissantes. Les parties basales des structures II et III sont constituées par plusieurs unités de croissance successives mises en place de façon indéfinie par un méristème édificateur qui s'est ensuite nécrosé. En revanche, sur la partie périphérique horizontale de chacune de ces structures mixtes, chaque unité de croissance est terminée par une nécrose apicale. Le fonctionnement de chaque méristème édificateur est entièrement défini. Cette diminution progressive du caractère indéfini de la croissance de la base vers la périphérie est associée à la mise en place de fourches sous les nécroses apicales des parties horizontales (●).

La structure mixte II porte de nombreuses structures proleptiques verticales orthotropes (figure 5 ✕) qui ont une taille de plus en plus petite à mesure que l'on s'approche de son extrémité distale. Cette ramification verticale apparaît ultérieurement à l'édification de la structure qui la porte. Cet envahissement affecte aussi la structure mixte III.

Des rameaux latéraux sylleptiques (figure 5 \*) peuvent apparaître sur une grande structure mixte. Leur phyllotaxie est alterne spiralée et leur croissance est définie. Cependant leur partie basale montre plusieurs unités de croissance successives édifiées de façon indéfinie avant que le méristème terminal ne meure. La direction de croissance de ces rameaux latéraux est perpendiculaire à celle de l'axe qui les

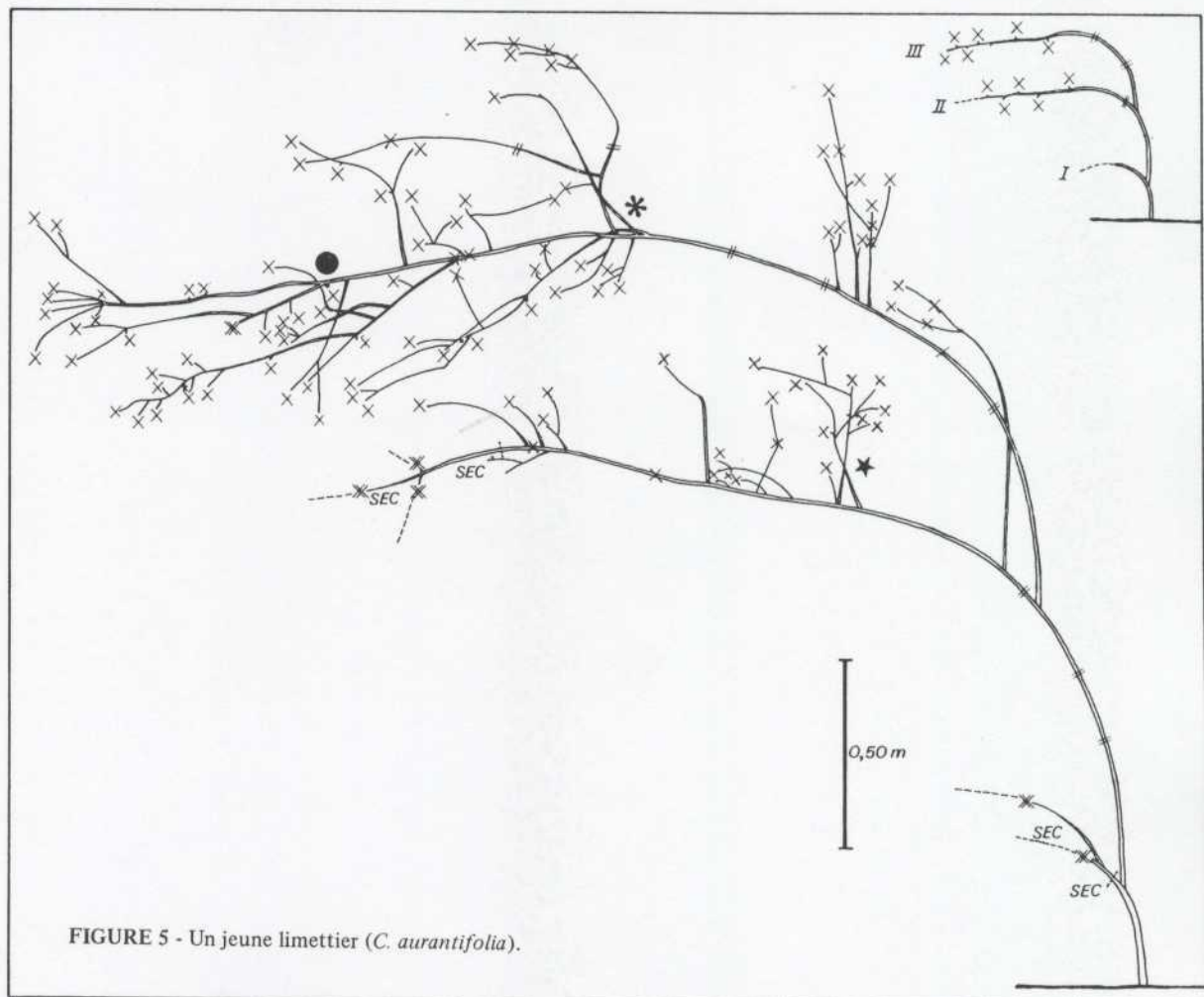


FIGURE 5 - Un jeune limettier (*C. aurantifolia*).

porte dans leur partie basale et parallèle sur leur partie distale. Ce changement de direction de croissance est accompagné d'une diminution de la taille des unités de croissance et de la mise en place de fourches.

La taille moyenne des épines, non représentées sur la figure 5, est progressivement réduite lorsque l'on progresse vers la partie distale de chacune de ces structures mixtes et dans la série croissante de ces dernières.

***Poncirus trifoliata* (Linne) Raffinesque, l'orange trifoliée.**

L'étude de *Poncirus trifoliata* a été réalisée à partir de l'observation de vieux arbres d'environ 4 m de haut et sévèrement taillés. A leur base se sont développés de grands rejets orthotropes qui constituent la cime de l'arbre. L'arbre adopte ainsi un aspect buissonnant.

● Organisation d'un rejet de souche.

La figure 6 représente un rejet de souche constitué de deux structures mixtes empilées. La phyllotaxie est entièrement alterne spiralee d'indice 2/5. La première structure

mixte (A) a son extrémité sèche. La seconde (B) est dédoublée par la formation de 2 relais ayant un développement équivalent. D'autres fourches sont visibles sur la partie horizontale de l'ensemble. La croissance est entièrement définie, une nécrose apicale survenant au terme de l'édification de chaque unité de croissance.

Le complexe réitéré de la figure 7 illustre l'organisation générale de la ramification. Celui-ci est formé d'un tronc constitué de plusieurs unités de croissance ramifiées. Sur chaque unité de croissance du tronc, les rameaux latéraux plagiotropes proleptiques apparaissent et se ramifient à leur tour. Leur phyllotaxie est alterne spiralee, cependant les rameaux épines et les rameaux de 3e, 4e et 5e ordres sont disposés dans un plan dorsi-ventral par torsion secondaire. Il existe différentes catégories de rameaux :

- des rameaux plongeants à géotropisme positif (figure 8), distaux sur l'unité de croissance porteuse. Ils sont constitués de 1 à 3 unités de croissance portant rarement des rameaux proleptiques. Une nécrose apicale est présente au terme de chacune de ces unités de croissance. La sexualité en est, en général, absente ;

- des rameaux obliques (figure 9) situés sous l'apex de l'unité de croissance porteuse, à géotropisme négatif ou nul. Ils



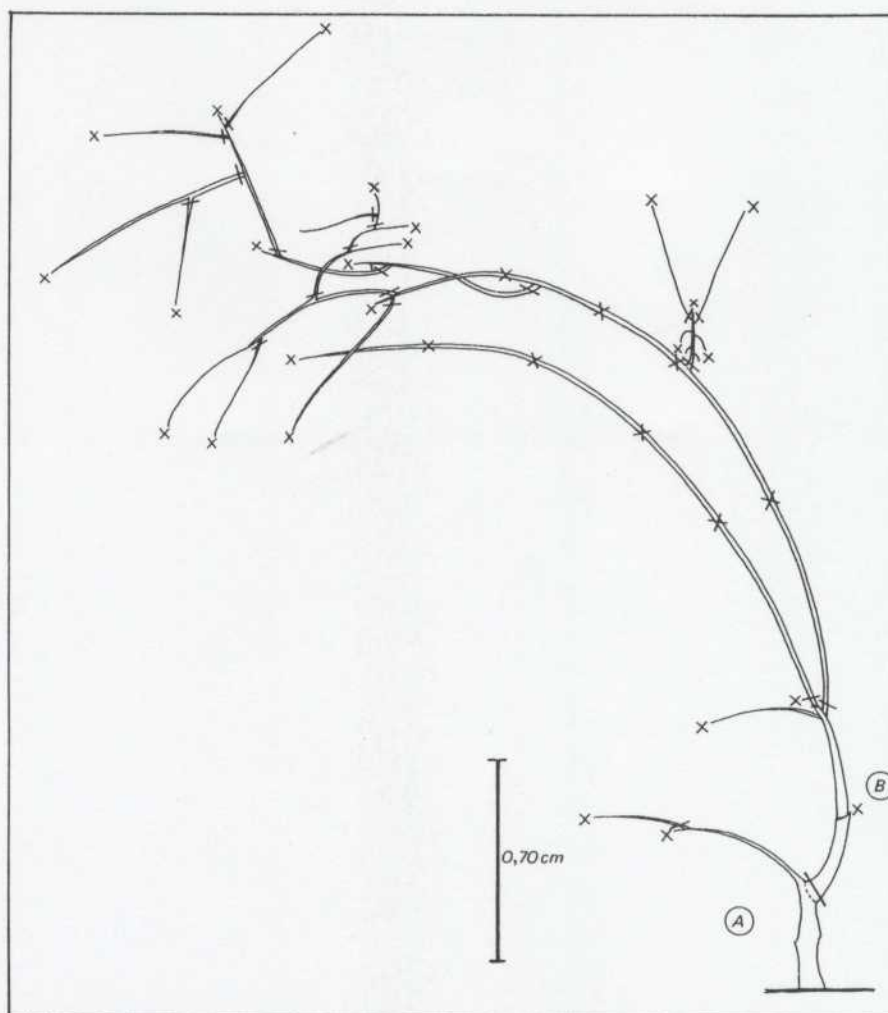


FIGURE 6 - Rejet de souche de *Poncirus trifoliata* (Linné) Raffinesque.

sont constitués de N unités de croissance dont la croissance est définie et ramifiées jusqu'à l'ordre 5 ;

- des rameaux courts à entrenoeuds réduits. C'est la catégorie ultime ;

- des rameaux épinés présents sur tous les ordres d'axe dont la croissance est également définie (figure 13).

Sur la première unité de croissance de la partie inférieure du tronc (figure 7), un rameau plongeant est visible. Sur l'avant-dernière unité de croissance distale, ces rameaux plongeants sont absents et ont fait place à des rameaux obliques. Les unités de croissance médianes portent des rameaux où le géotropisme est intermédiaire.

Sur les unités de croissance proximales du tronc, les rameaux latéraux sont ramifiés jusqu'à l'ordre 5. Sur les branches latérales, situées sur des unités de croissance supérieures de ce tronc, à partir du 3<sup>e</sup> niveau, apparaissent des fourches, résultats de l'émission de 2 relais subapicaux sur un élément de sympode. Ce phénomène est à rapprocher de celui qui touche le tronc.

Sur le complexe réitéré de la figure 7, le caractère épineux omniprésent sur tous les ordres d'axes, est de moins en moins prononcé à mesure que l'on progresse vers la partie distale du tronc. Les épines ont disparu sur la dernière unité de croissance du tronc orthotrope ainsi que sur celles des branches plagiotropes latérales des derniers étages de rameaux.

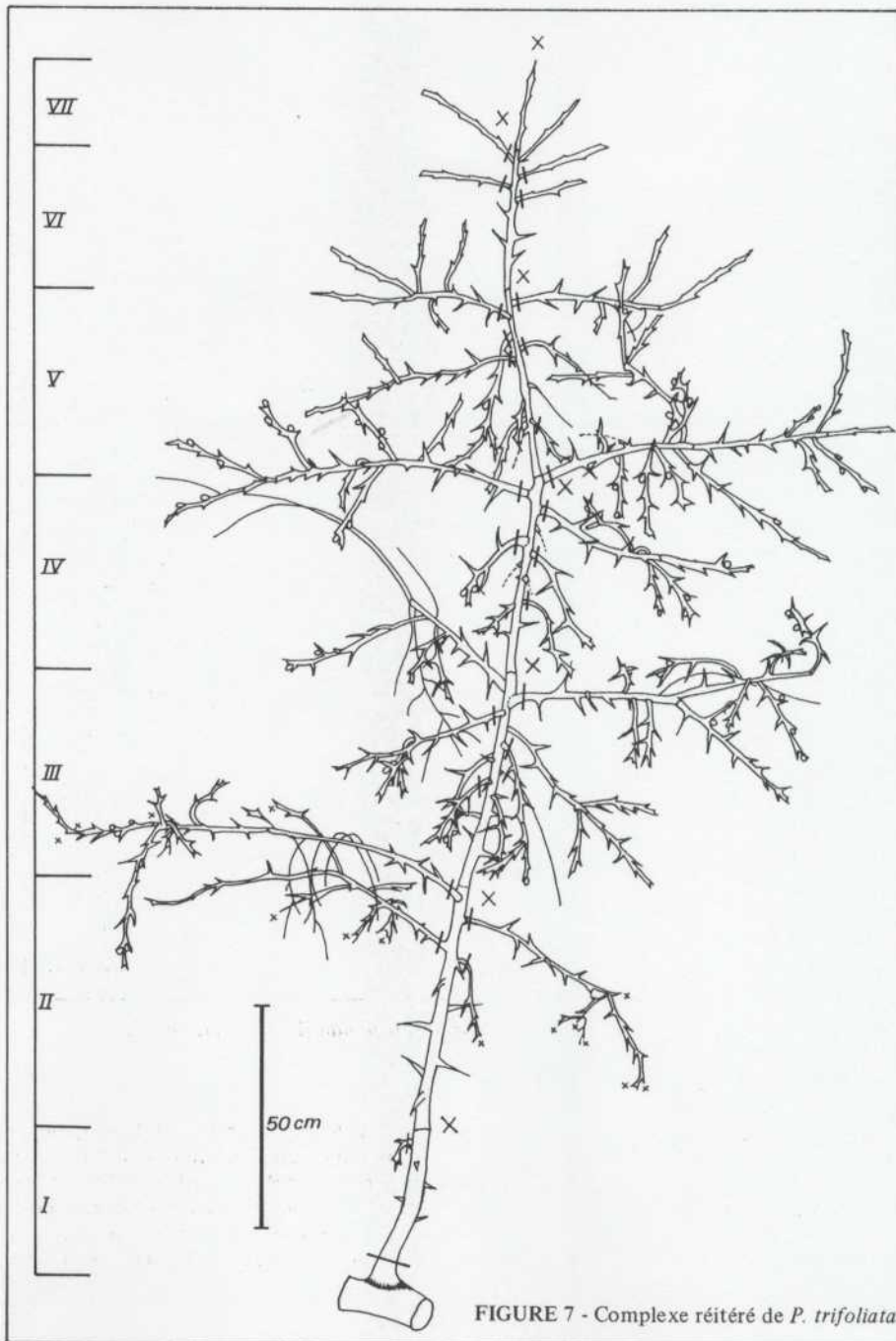
● Organisation de l'unité de croissance.

La figure 10 représente un petit complexe réitéré. Ce sympode est constitué de 2 unités de croissance :

- une première unité de croissance ramifiée proleptiquement et de façon acrotone (I),

- une seconde unité de croissance (II) qui est constituée par les deux relais orthotropes équivalents.

L'apex des différentes unités de croissance se nécrose (figure 11). Une coupe longitudinale d'un rameau à l'emplacement d'un coude (figure 11 A) montre que sa moelle

FIGURE 7 - Complexe réitéré de *P. trifoliata*.

est discontinuë à l'endroit d'une nécrose apicale. Ce procédé met en évidence la mise en place du relais par un méristème latéral.

La ramification a une nature proleptique (figure 12) mise en évidence par le rétrécissement de la moelle centrale à son insertion sur celle de l'axe porteur. Les rameaux apparaissent de façon acrotone sur la zone apicale de la première unité de croissance I, à l'aisselle des dernières feuilles assimilatrices.

A l'aisselle d'une feuille est une épine sylleptique por-

tant sur sa base aplatie longitudinalement un bourgeon écaillé dormant (figure 13).

Ces épines sylleptiques (figure 14), présentant intérieurement une moelle très développée, apparaissent sur le tiers basal d'une unité de croissance. Elles ne chutent pas et sont englobées par la croissance secondaire de l'axe porteur (figure 15).

La sexualité apparaît à l'aisselle d'une feuille, sur l'arête supérieure de la base aplatie de l'épine sylleptique, à partir du bourgeon écaillé : un bourgeon peut donner, soit une fleur, soit un axe végétatif.



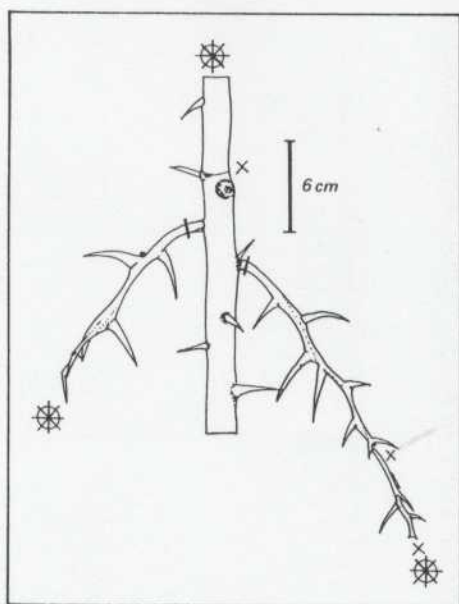


FIGURE 8 - Rameaux plongeants de *P. trifoliata*.

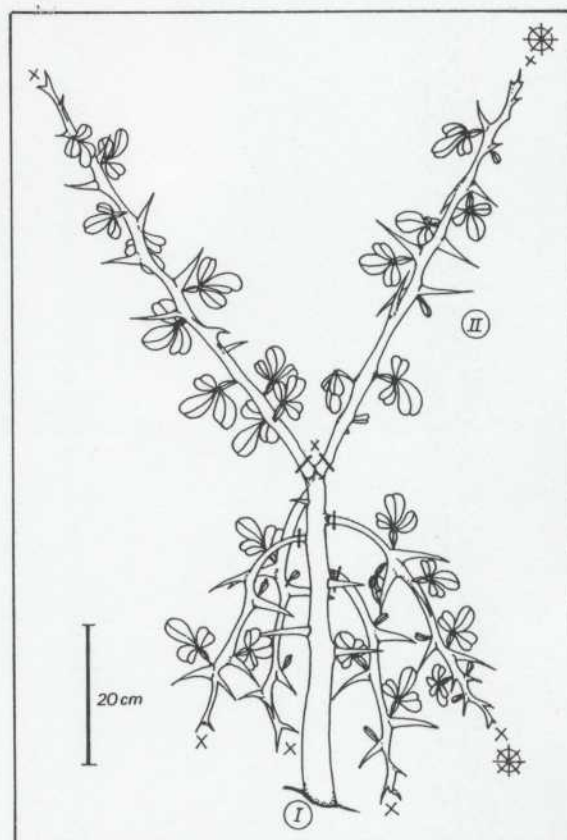


FIGURE 10 - Complexe réitéré de *P. trifoliata* constitué de deux unités de croissance.

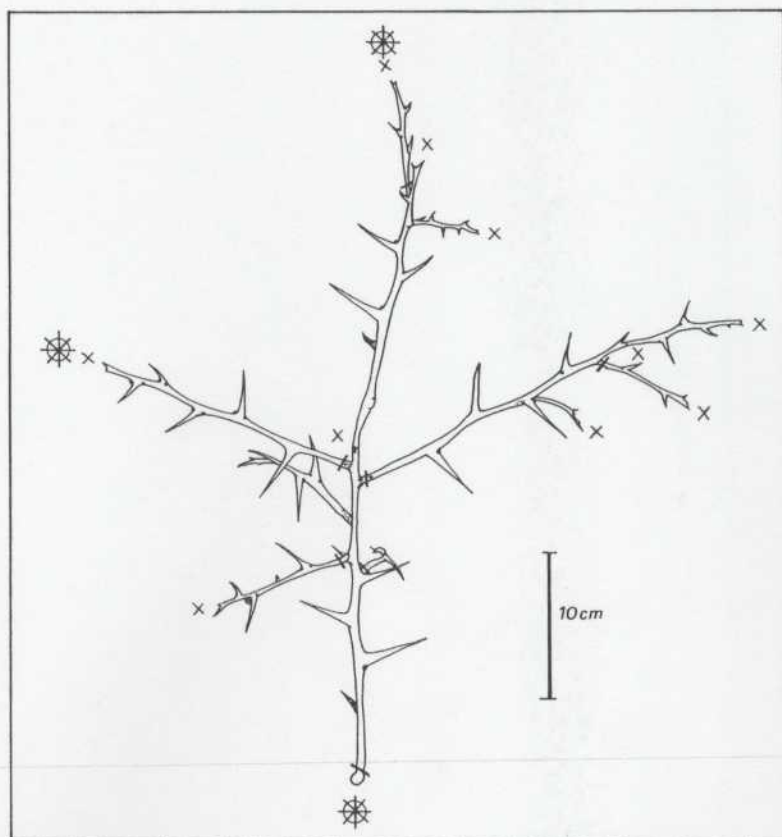


FIGURE 9 - Rameaux obliques de *P. trifoliata*.

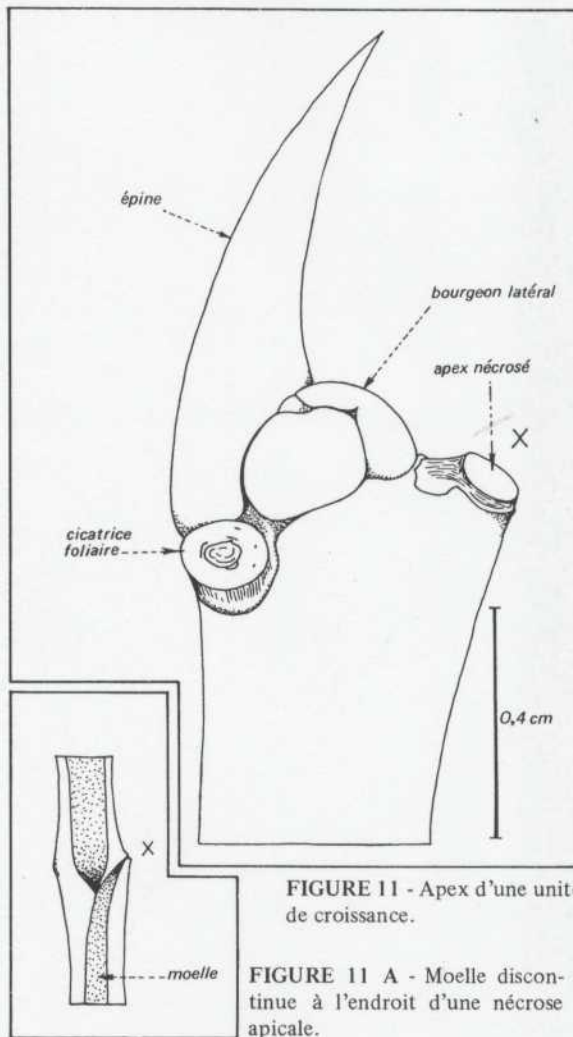


FIGURE 11 - Apex d'une unité de croissance.

FIGURE 11 A - Moelle discontinue à l'endroit d'une nécrose apicale.

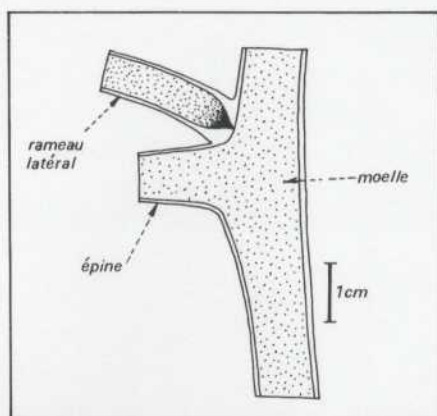


FIGURE 12 - Détail du rétrécissement de la moelle centrale d'un rameau à son point d'insertion sur l'axe porteur.

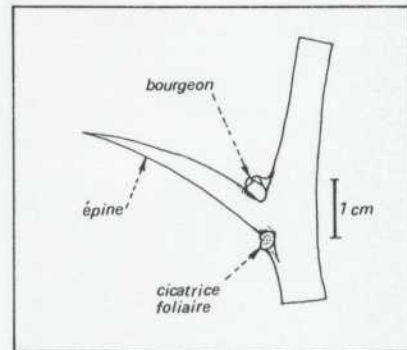


FIGURE 13 - Epine sylleptique à l'aisselle d'une feuille, portant sur sa base un bourgeon écaillieux dormant.

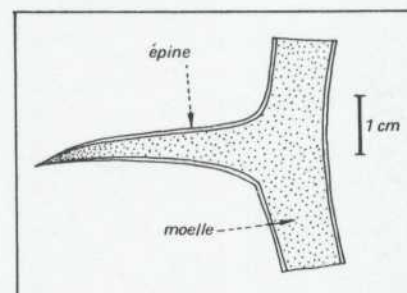


FIGURE 14 - Moelle continue d'une épine sylleptique.

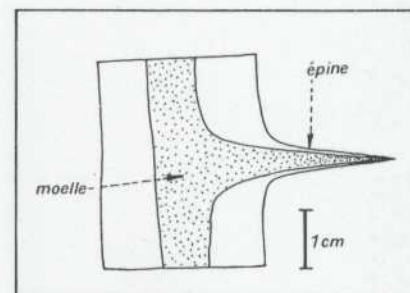


FIGURE 15 - Epine progressivement englobée par la croissance secondaire de l'axe porteur.

#### *Citrus volkameriana* Pasqu.

Les rejets de souche ou «complexes réitérés» étudiés n'excèdent pas 6 m de haut.

Un rejet de souche (figures 16 et 17) a une phyllotaxie entièrement alterne spiralee d'indice 2/5. Il est constitué d'un tronc vertical composé dans sa majeure partie d'unités de croissance successives mises en place par un méristème édificateur avant qu'il ne meurt. Elles sont séparées par des zones où les entrenœuds ont une taille légèrement réduite signalant un ralentissement ou un arrêt de la croissance.

En périphérie, une nécrose apicale survient presque toujours au terme de l'édification d'une unité de croissance : le tronc est composé d'unités de croissance édifiées par des méristèmes dont le fonctionnement est défini.



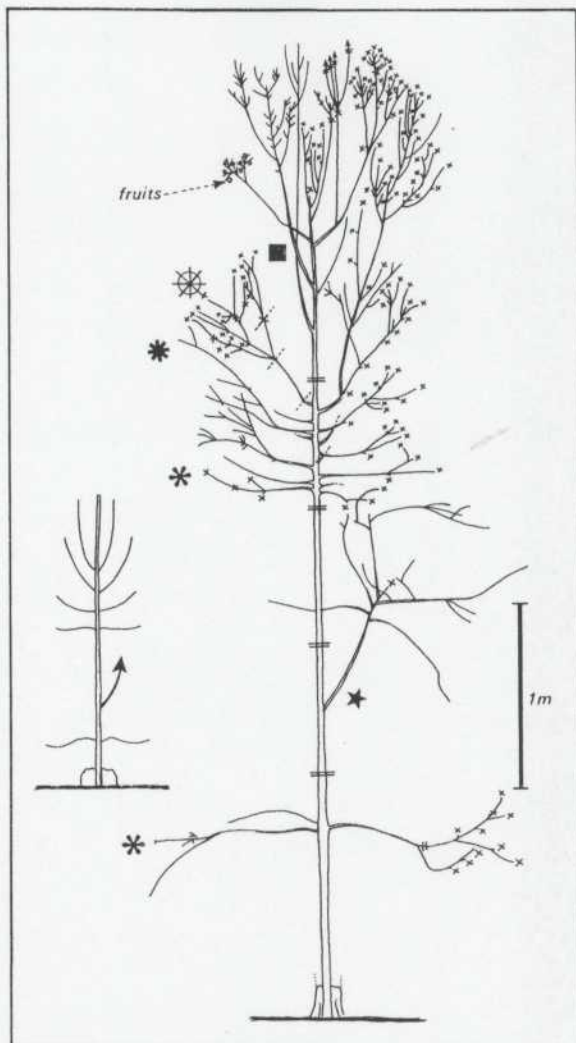


FIGURE 16 - Aspect général d'un rejet de souche de *Citrus volkameriana* Pasqu.

Le tronc est ramifié de façon rythmique.

Les premiers rameaux latéraux (\*) situés dans le bas du rejet sont plagiotropes, sylleptiques et constitués d'unités dont la croissance est définie et dont la taille diminue à mesure qu'elles sont situées plus près de la périphérie. Un ou plusieurs relais sont présents sous une nécrose apicale.

Les rameaux situés au début de la cime du rejet ont les mêmes caractéristiques que celles des rameaux du bas.

Les rameaux immédiatement supérieurs (\*) sont plus dressés. Ils ont un nombre de niveaux de fourche supérieurs à ceux des rameaux décrits précédemment. Leur unité de croissance basale a une taille supérieure à celle de la première unité de croissance d'un rameau inférieur. A mesure que l'on approche de la partie distale d'un de ces rameaux, la taille de ses unités de croissance est plus petite.

Les rameaux (■) situés dans le haut d'un rejet sont verticaux. Ils apparaissent de façon diffuse et sont prolep-

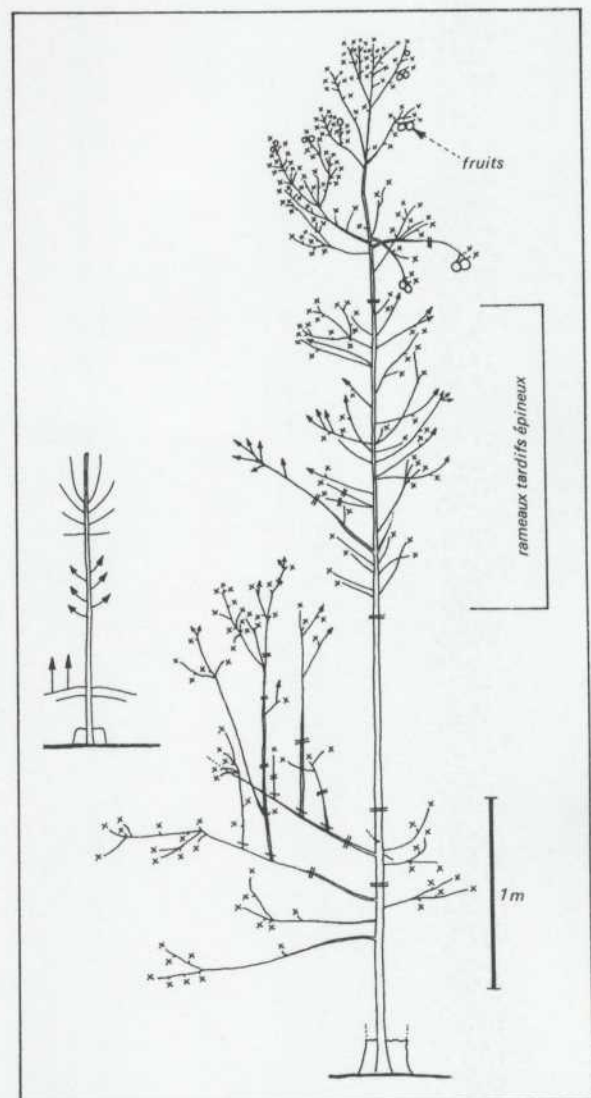


FIGURE 17 - Aspect général d'un autre rejet de souche de *C. volkameriana*.

tiques. Ils sont constitués dans leur partie basale, de plusieurs unités de croissance successives édifiées par un même méristème. Dans leur partie distale, ils sont constitués d'unités de croissance terminées chacune par une nécrose apicale. Ces unités de croissance périphériques sont comparables à celles représentées par les figures 18 et 19.

A mesure que l'on s'éloigne du tronc et à l'occasion de chaque mort d'apex, les aisselles foliaires situées sous la nécrose apicale d'une unité de croissance semblent émettre plusieurs rameaux latéraux et plusieurs relais. En réalité, un axe simultanément à son édification, peut émettre un axe de taille voisine à partir d'un bourgeon issu de l'aisselle d'une de ses préfeuilles ou de celles des feuilles situées immédiatement après (figures 18 et 19).

Ce phénomène qui s'amplifie à mesure que l'on approche de la périphérie de la ramification se produit également sur la périphérie du tronc (figure 17).

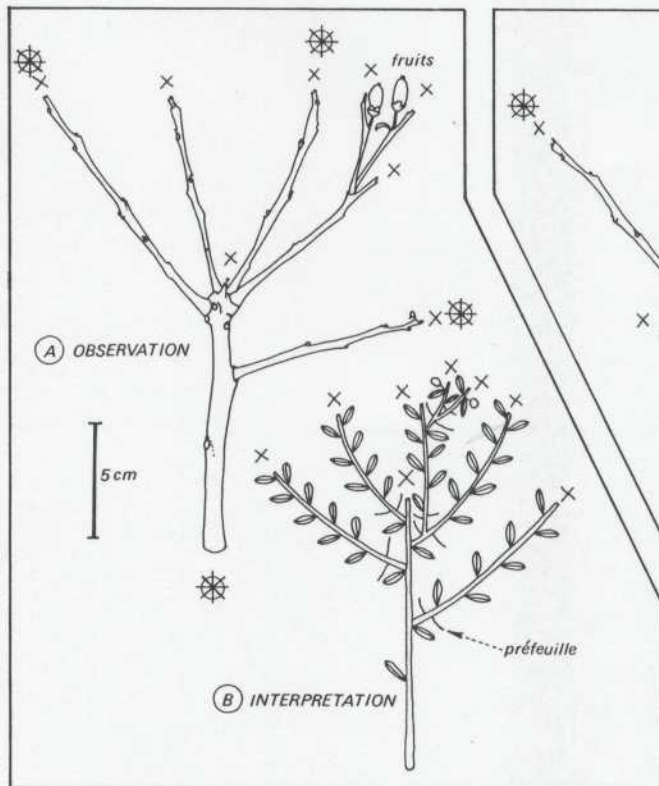


FIGURE 18 - Structures sympodiales portant de jeunes fruits sur la périphérie de la cime d'un rejet de souche de *C. volkameriana*.

Les unités de croissance périphériques de la cime d'un rejet sont toutes équivalentes.

La sexualité latérale apparaît à la périphérie des rameaux latéraux horizontaux ou verticaux qui constituent la cime du rejet (figures 16, 20, 17) portée par de petites unités de croissance de trois à cinq entrenœuds (figure 18). Leur croissance est définie.

Un rejet (figure 20) présente fréquemment la structure suivante :

Une première structure mixte dont les caractéristiques architecturales sont semblables à celles du rejet décrit précédemment porte sur son tronc vertical une seconde structure (★) qui reproduit les mêmes caractéristiques architecturales que la première. Cependant, le «tronc» de cette seconde structure a mis en place deux grands relais orthotropes équivalents, ramifiés dans les mêmes conditions que celles de l'individu de la figure 16.

Le caractère épineux est totalement absent sur le tronc des rejets de souche observés, même après vérification par une coupe longitudinale de ceux-ci. Les épines sont présentes parfois sur la ramification et ont une petite taille.

#### SYNTHÈSE ET DISCUSSION

Une première partie est consacrée à la synthèse des caractères architecturaux de chaque espèce étudiée. Elle est

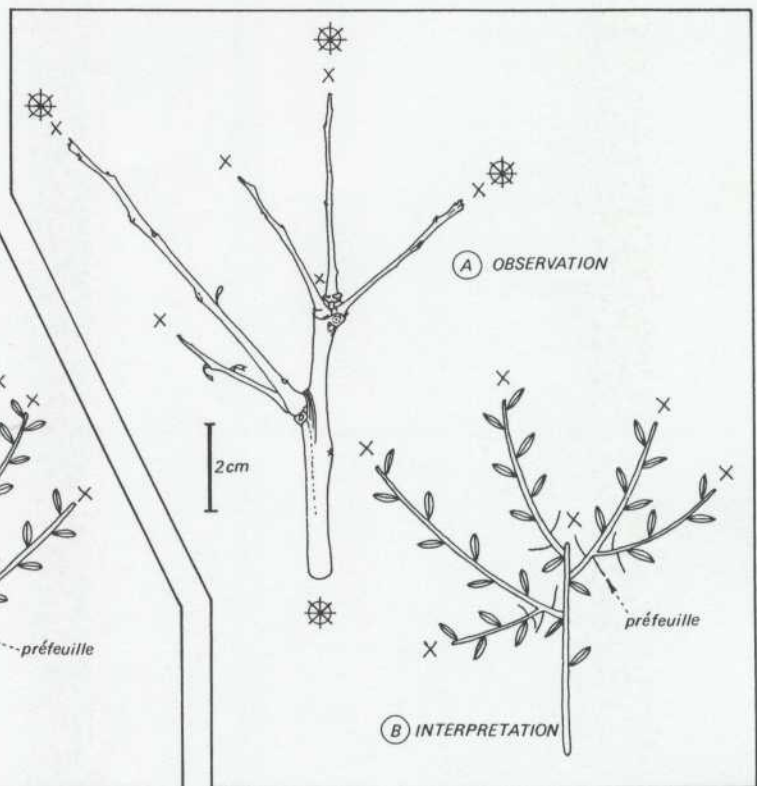


FIGURE 19 - Structures sympodiales situées sur la périphérie de la cime d'un rejet de souche de *C. volkameriana*.

suivie d'une synthèse des caractères communs à ces trois espèces et d'une discussion.

#### *Poncirus trifoliata* (Linne) Raffinesque.

Le mode de développement de *Poncirus trifoliata* a fait l'objet de la réalisation de deux schémas de croissance résumant différents phénomènes :

- un schéma mettant en évidence le développement d'un complexe réitéré (figure 21) ;

- un schéma montrant le redressement progressif des branches latérales de chaque étage de rameaux (figure 22) et ne prenant en compte que l'orientation spatiale des axes latéraux.

#### ● Schéma et modèles de croissance.

Le tronc est un empilement d'unités de croissance dont l'apex est nécrosé. Il constitue une structure qui se courbe à mesure qu'elle vieillit. Un vieil individu est formé de plusieurs structures mixtes empilées, ou apparaissant sur la souche de l'arbre. Sur la figure 21, au niveau de la partie distale, le tronc a disparu : rameaux et tronc principal sont indiscernables.



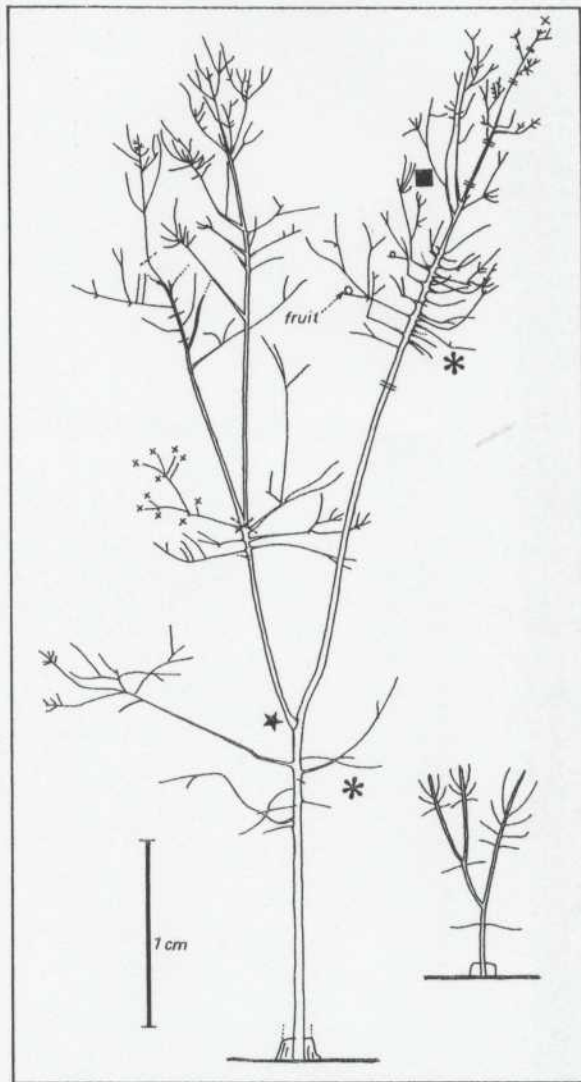


FIGURE 20 - Structure fréquemment rencontrée d'un rejet de souche de *C. volkameriana*.

*Citrus aurantifolia* (Christm.) Swingle.

● Schéma architectural.

Le schéma du mode de développement de la lime est représenté par la figure 23.

Le tronc est constitué par l'empilement de structures mixtes de plus en plus importantes, les plus basaux ayant perdu leur partie distale plagiotrope (←→). La partie basale d'une grande structure mixte est constituée par plusieurs unités de croissance successives édifiées par un même méristème tandis qu'en périphérie, une nécrose apicale survient toujours au terme de l'édification d'une unité de croissance.

Sur la partie plagiotrope de la dernière structure mixte, les rameaux latéraux adoptent une direction de croissance de plus en plus proche de celle du tronc. Ils sont constitués d'unités de croissance dont la taille est d'autant plus petite qu'elles sont plus proches de la périphérie.

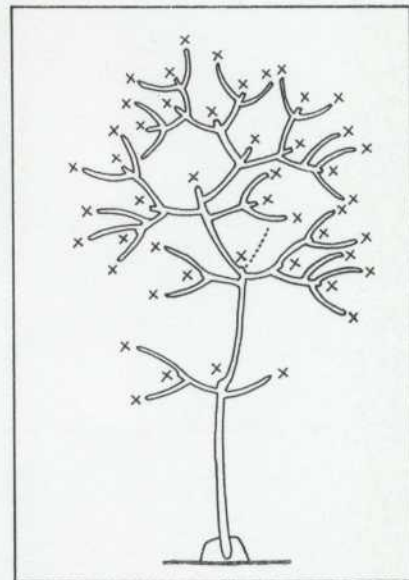


FIGURE 21 - Schéma de développement d'un rejet de souche de *P. trifoliata*.

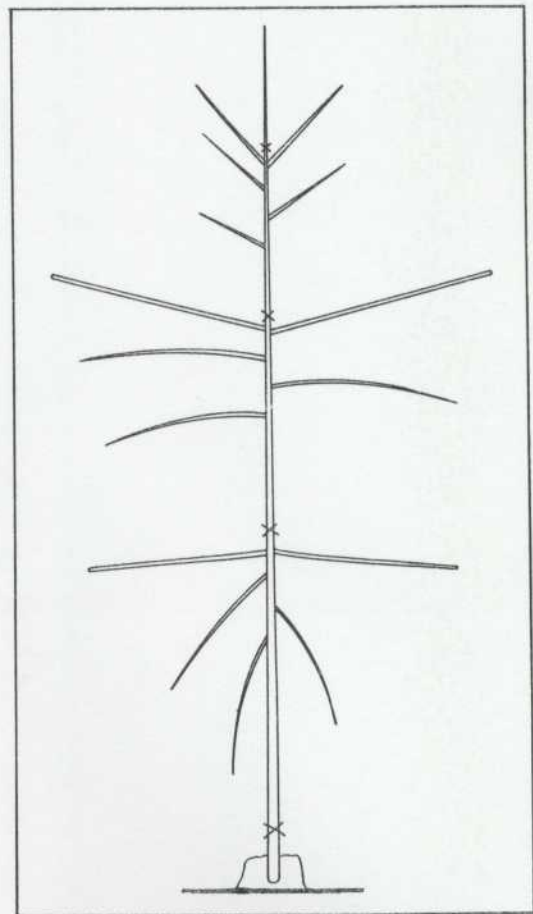


FIGURE 22 - Schéma de redressement de la ramification séquentielle sur un rejet de souche de *P. trifoliata*.

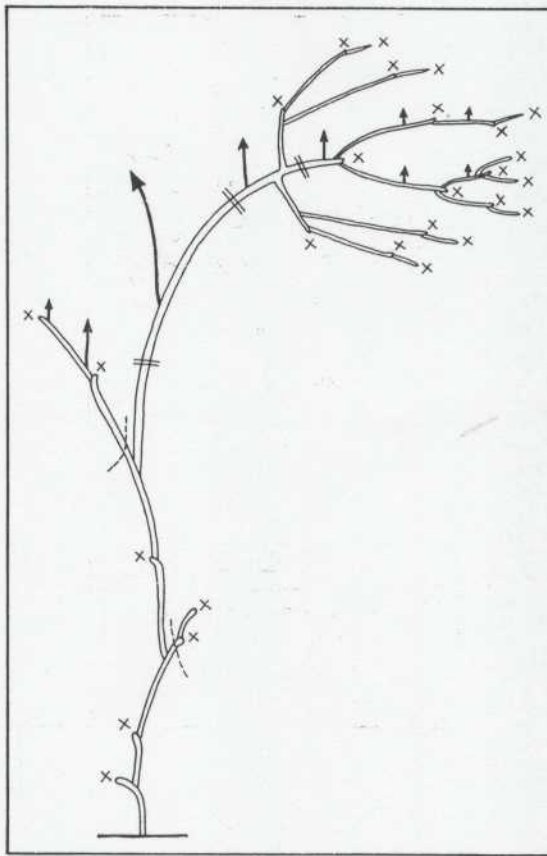


FIGURE 23 - Schéma du mode de développement de la lime.

Sur cette partie de la structure mixte, une mort d'apex est associée à la formation d'une fourche.

En périphérie, toutes les unités de croissance sont équivalentes.

La partie distale de *C. aurantifolia* montre beaucoup d'analogie avec celle de *C. volkameriana*, cependant la floraison n'a pu être observée sur cette espèce.

#### *Citrus volkameriana* Pasqu.

##### ● Schéma architectural.

Le résumé graphique des caractéristiques architecturales de rejets de *Citrus volkameriana* est représenté par la figure 24.

Le tronc est constitué dans sa majeure partie d'unités de croissance édifiées par un méristème unique tandis qu'en périphérie, chaque unité de croissance est édifiée par un méristème dont le fonctionnement est défini (nécrose apicale).

Les rameaux latéraux adoptent une structure modulaire où chaque mort d'apex est associée à l'émission de un ou plusieurs relais plus petits que leur porteur.

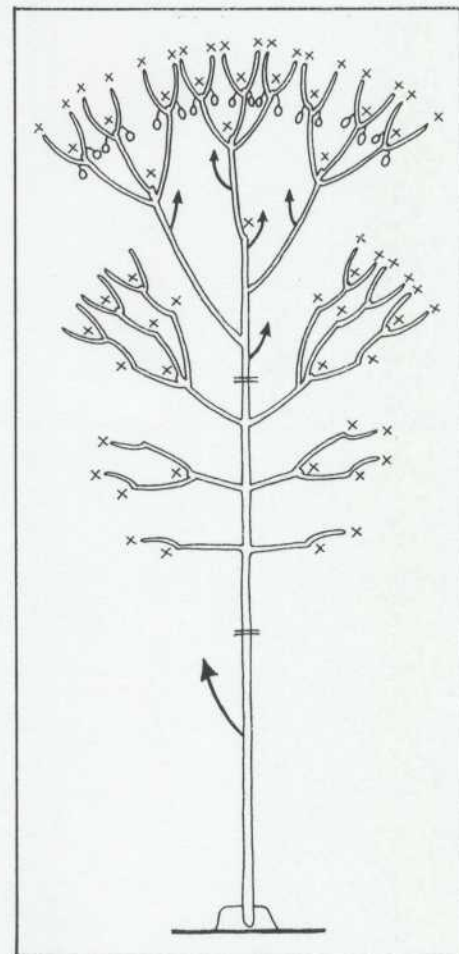


FIGURE 24 - Résumé graphique des caractéristiques architecturales d'un rejet de souche de *C. volkameriana*.

Au fur et à mesure que l'on progresse le long du tronc, les rameaux latéraux sont plus redressés, ont des unités de croissance de plus grande taille et présentent des fourches plus nombreuses. Les rameaux latéraux verticaux du haut d'un rejet reproduisent de façon plus réduite les structures architecturales du tronc.

La cime du rejet est constituée. En périphérie de cette cime, toutes les unités de croissance sont équivalentes.

La floraison apparaît latérale sur les unités de croissance de la périphérie de la cime.

Un rejet de souche constitue une structure mixte. Un individu dans son ensemble est composé d'un empilement de structures mixtes.

#### Discussion

Malgré qu'elle ne porte que sur un très petit nombre d'espèces, quelques éléments architecturaux principaux ressortent de cette brève étude.



### ● La réitération.

Durant sa période juvénile, un *Citrus* issu de graine met en place plusieurs unités de croissance successives, dont l'apex est nécrosé, qui s'agencent et constituent une structure mixte décrite précédemment. Les structures mixtes successives sont de plus en plus grandes. Elles sont alors constituées d'une partie basale orthotrope, comportant plusieurs unités de croissance successives où les nécroses apicales sont relativement rares, et d'une partie distale plagiotrope, résultat de la courbure de l'axe orthotrope, constituée uniquement d'unités de croissance édifiées chacune par un méristème dont le fonctionnement est défini. Une grande structure mixte est formée d'un tronc qui émet des rameaux latéraux. Ces derniers sont de plus en plus ramifiés et redressés à mesure qu'ils apparaissent sur le tronc. C'est la métamorphose. La structure parvient à un ordre de ramification ultime qui l'oblige pour s'agrandir, à dupliquer sa structure de base formant ainsi sa cime. Celle-ci est formée de plusieurs complexes réitérés proleptiques. Le tronc n'est plus une structure dominante.

Cette structure mixte porte une autre structure mixte, sur sa zone de courbure, qui la duplique totalement.

L'existence de cette duplication par métamorphose et l'empilement des structures mixtes suggère que chacune a son propre devenir, une certaine indépendance de son développement par rapport à l'arbre entier. Sa durée de vie est relativement courte et ne semble constituer qu'une marche permettant à l'individu entier d'atteindre un stade morphogénétique supérieur. Un individu se constitue par empilement et chaque nouvel empilement permet à la plante de parvenir à un niveau d'organisation supérieur. Cette hypothèse est appuyée par les modalités d'apparition des rameaux épineux et par la nature de la croissance tout au long du développement d'une structure mixte.

Les épines caractérisent une phase juvénile (WEBBER et BATCHELOR, 1948 ; BOUZID, 1970 ; DEMNI-MARZOUK, 1978). Si l'on considère une unité de croissance, les épines apparaissent avec une taille maximale à partir des troisièmes et quatrièmes entrenœuds proximaux, puis sur les entrenœuds suivants, elles ont une taille décroissante à mesure que l'on s'approche de l'apex nécrosé où elles ont disparu. L'unité de croissance suivante apparaîtra sur le noeud subterminal. Elle reproduira les mêmes modalités d'apparition du caractère épineux mais avec une légère diminution de la taille moyenne de ses épines. L'empilement de ces unités de croissance ayant chacune un apex nécrosé, légèrement différentes à mesure qu'elles apparaissent, constitue une structure mixte épineuse dans la partie proximale orthotrope et dépourvue d'épines sur la partie distale plagiotrope.

Ces épines apparaissent sur les premières structures mixtes d'un individu puis s'estompent dans la série croissante de celles-ci. Cette disparition, à mesure que l'on s'élève dans l'arbre, met en évidence le fait que chaque structure mixte apparue amène une nouvelle progression du stade morphogénétique de la plante, contribuant ainsi à la maturation générale de l'arbre puis à son vieillissement. Ces épines, présentes sur toutes les unités de croissance, plus importantes sur les unités de croissance médianes, disparaissent sur la partie distale d'une structure mixte. Le relais supérieur

montre à nouveau ce caractère dans les mêmes conditions que précédemment, cependant la taille moyenne des épines est moindre. Il faut souligner le fait qu'un relais proleptique apparaît souvent bien après que plusieurs périodes de croissance se soient succédées sur la partie distale plagiotrope de son porteur. NOZERAN *et al.* (1983) ont montré que «lorsqu'un méristème est soumis à un arrêt de fonctionnement suffisamment long ..., il est le siège d'un renouveau puisqu'il donne ensuite naissance à un axe orthotrope présentant certains caractères juvéniles», les caractères juvéniles sont ici les rameaux épineux. Chaque émission d'un sympode est l'occasion d'un «renouveau», stade inférieur à celui atteint par la partie distale non épineuse d'une structure mixte porteuse. Cependant, ce stade juvénile sera malgré tout supérieur au stade juvénile du porteur qui a également subi un «renouveau» lors de son apparition. De ce fait, à mesure que les structures mixtes s'accroissent, l'arbre grandit et vieillit. Chaque unité d'un niveau donné d'organisation est formée par l'empilement d'unités d'un niveau immédiatement inférieur.

### ● La floraison et la croissance par rapport à l'effet «rejet de souche».

Par rapport à un individu issu de graine, un rejet de souche n'est pas limité par un système racinaire faible au moment de son apparition. Il exprime ses caractéristiques architecturales totalement et rapidement pour parvenir à des stades qui demanderaient plusieurs années à des individus issus de graines. Un rejet de souche acquiert à son apparition un port dressé et une croissance indéfinie qui devient définie dans sa partie périphérique. *C. aurantifolia* dont les individus observés étaient issus de graine, montre des caractéristiques de développement similaires à celle de *C. volkameriana* mais indique que les premiers stades de développement ont une croissance indéfinie moins marquée mais présente, un caractère épineux bien visible et une floraison qui n'est pas encore apparue au moment de nos observations.

La floraison, sur un rejet de souche de *C. volkameriana*, apparaît après l'édification de la cime de la première structure mixte. Elle est mise en place au terme d'un redressement par métamorphose des rameaux latéraux au moment où les unités de croissance du tronc et celles des branches sont devenues indiscernables. L'apparition de la floraison est accompagnée par la diminution progressive des unités de croissance du tronc et des branches. Elle se trouve ainsi cantonnée à la périphérie de la cime formée par le tronc durant sa «phase végétative». Elle se présente dans une zone où les structures en place sont incapables d'édifier des unités de croissance de grande taille dont l'activité serait purement végétative. Cette zone présente parfois de toutes petites épines.

La «phase végétative» peut donc être définie comme la période durant laquelle un complexe réitéré, à partir du moment où il a commencé sa croissance, est inapte à fleurir (BARTHELEMY, 1988). La floraison s'intensifiera par la suite aux dépens de la phase végétative.

Cette floraison arrive assez rapidement après le début de la croissance du complexe réitéré représenté par le rejet. La phase végétative est relativement courte alors que sur un individu issu de graine, la floraison n'est pas encore apparue après l'empilement de plusieurs structures mixtes.



La croissance rythmique indéfinie qui s'exprime par l'édification de plusieurs unités de croissance successives (REED et Mac DOUGAL, 1937 ; NOZERAN, DEMNI, BOUZID et ROSSIGNOL-BANCILHON, 1983 ; DEMNI, BOUZID, ROSSIGNOL-BANCILHON et NOZERAN, 1986) à partir d'un méristème avant que celui-ci ne meure, peut être plus ou moins prononcée. Les rejets de souche de *Citrus volkameriana* que nous avons présentés expriment immédiatement ce caractère très marqué lors de l'établissement de leur axe principal.

Ce caractère de la croissance a également été observé par NOZERAN *et al.* (1983) sur des axes orthotropes de germination de bigaradiers (*Citrus aurantium* L.) en conditions contrôlées et par LAVARENNE-ALLARY (1965) sur des rejets de souche de chênes. Les observations de cette dernière ont également porté sur des taillis d'âge différents et sur de vieux arbres. Le développement d'un rejet de souche de chêne se déroule durant plusieurs mois sans arrêt marqué. Des périodes de croissance rapides alternent avec des périodes de croissance lentes et chaque reprise de l'activité du méristème correspond aux différentes vagues de croissance (avril, juin, août et septembre) observées sur des axes de moindre vigueur, tels que des taillis de 2 à 10 ans. Ceux-ci, à mesure qu'ils vieillissent, marquent une dormance très nette entre ces périodes. Avec l'âge, le nombre de périodes d'activité annuelles diminue. Sur de vieux arbres, ce polycyclisme a pratiquement disparu.

Cette disparition de la «croissance par vagues» (LAVARENNE-ALLARY, 1965) s'observe très bien dans la partie basale d'un rejet de souche de *C. volkameriana*. Sur sa partie distale, les arrêts sont plus marqués et signalés par des nécroses apicales. Cependant, n'ayant pas réalisé de suivi de croissance, nous ne pouvons nous prononcer sur l'âge de ces rejets de souche et le nombre de cycles annuels mis en place par eux tout au long de leur développement.

En ce qui concerne *C. aurantifolia*, où les individus étaient issus de graine, cette croissance indéfinie n'apparaît très marquée qu'après l'édification de plusieurs structures mixtes empilées mais elle suit les mêmes modalités que celles observées chez un rejet de souche.

D'autres rejets issus d'un même individu et de même dimension mettaient en évidence quelques morts d'apex au niveau des 2/3 basaux de leur tronc, cependant ils décrivaient de façon moins claire les différentes phases de la mise en place de leur cime ; celles-ci, néanmoins, présentaient les mêmes caractéristiques architecturales que celles de la cime d'un rejet dont l'axe principal a une croissance indéfinie dans sa majeure partie.

D'autre part, une absence totale d'épine sur le tronc d'un rejet amène à penser que celui-ci ne présente pas de stade de jeunesse, en ajoutant que l'espèce *C. volkameriana* est capable d'exprimer, comme nous l'avons constaté sur certains rejets, un caractère épineux très important.

Ces rejets de souche sont issus d'arbres vieux, chacun étant édifié par un méristème de départ ayant subi une longue période de dormance. De ce fait, ils sont le siège d'un «renouveau», cependant celui-ci ne leur permet pas de revenir à des stades de juvénilité soulignés par une spinosité abondante.

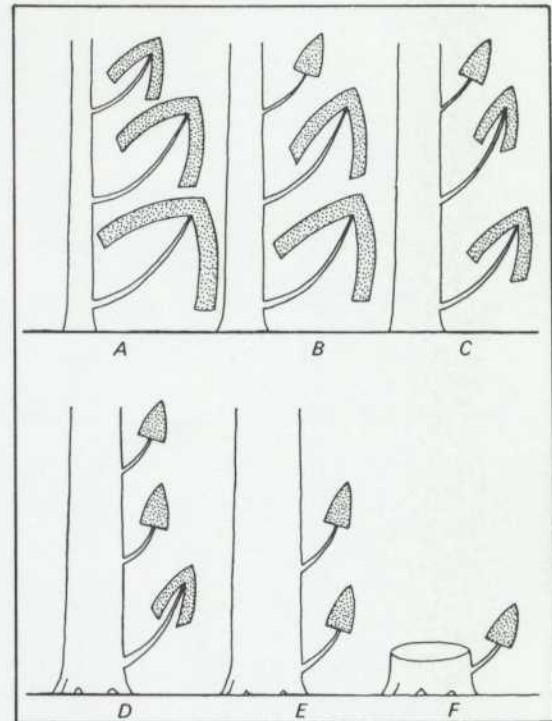


FIGURE 25 - Représentation schématique de la répartition des inflorescences (en pointillé) sur les complexes réitérés, en fonction de leur position sur la plante mère et l'âge de celle-ci (d'après BARTHELEMY, 1988).

Ces rejets de souche ne semblent pas s'éloigner du stade physiologique de l'individu qui le porte et ce renouveau reste relatif. Ce phénomène a été largement mis en évidence par BARTHELEMY (1988) à partir d'observations réalisées sur de vieux arbres qui donnaient naissance à des rejets ou de la réitération proleptique très proche du collet de l'arbre (figure 25 d'après BARTHELEMY, 1988). Ceux-ci montraient un développement plus réduit, une phase végétative plus courte, des caractères de juvénilité moins marqués, une floraison plus précoce à mesure qu'ils étaient situés de plus en plus haut sur l'arbre, ou qu'ils apparaissaient sur des arbres de plus en plus vieux.

## CONCLUSION

Les trois espèces ayant fait l'objet de notre étude ont un point commun primordial : un développement sympodial où chaque individu est un empilement d'unités à des niveaux différents.

Dans ce mode de développement où chaque unité apparue diffère de celle qui la porte par une variation délicate du stade morphogénétique, il serait intéressant d'entamer des investigations sur le devenir et l'évolution des complexes réitérés suivant le vieillissement d'un individu.

Un complexe réitéré total ne parvient-il pas à un stade physiologique voisin de celui de la sénescence en périphérie de sa cime ? Celle-ci ne semble pas pouvoir produire d'axes capables de la régénérer. Le phénomène s'amplifie avec le temps, la croissance définie généralisée et la courbure



du sympode suggèrent que celui-ci est arrivé à la fin de sa vie.

Pour en revenir au problème qui nous avait été posé, celui d'une baisse de calibre moyen des fruits provoquée par une profusion des rameaux fruitiers, cette profusion qui se produit chez le clémentinier pourrait-elle être le résultat de la fragmentation rencontrée chez les espèces appartenant au genre *Citrus* et que nous avons observées ?

Cette première approche architecturale du genre *Citrus*,

va permettre de se pencher sur des plantes plus complexes appartenant au même genre, telles que le clémentinier. Un matériel procurant suffisamment de stades de développement permettra de cerner le problème qui se pose aux arboriculteurs.

Ultérieurement, ce végétal pourrait faire l'objet d'une étude de ses réactions à différents traumatismes provoqués. Celle-ci permettra alors l'élaboration d'une stratégie de taille adaptée au végétal concerné.

## BIBLIOGRAPHIE

- BARTHELEMY (D.). 1988.  
Architecture et sexualité chez quelques plantes tropicales : le concept de floraison automatique.  
*Thèse, USTL, Montpellier II*, 262 p.
- BOUZID (S.). 1970.  
Contribution à l'amélioration des Citrus.  
*Rapport de DEA, Paris Sud (Orsay)*.
- DEMNI-MARZOUK (S.). 1978.  
Etude de la morphogénèse du bigaradier (*Citrus aurantium* L.) et analyse préliminaire de sa multiplication végétative *in vitro*.  
*Rapport de DEA, Université de Tunis*.
- DEMNI (S.), BOUZID (S.), ROSSIGNOL-BANCILHON (L.) et NOZERAN (R.). 1986.  
Effet des feuilles sur la croissance et le développement de jeunes individus de bigaradier (*C. aurantium* L.).  
*Bull. Soc. Sci. Nat. Tunisie*, t. 17, 53-59.
- EDELIN (C.). 1984.  
L'architecture monopodiale : l'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale.  
*Thèse Doctorat d'Etat, Montpellier II*, 258 p.
- HALLE (F.) et MARTIN (R.). 1968.  
Etude de la croissance rythmique chez *Hevea brasiliensis* Müll. Arg. (Euphorbiaceae - Crotonoideae).  
*Adansonia*, sér. 2, 8 (4), 475-503.
- HALLE (F.) et OLDEMAN (R.A.A.). 1970.  
Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux.  
*Ed. Masson, Paris*, 178 p.
- JACQUEMOND (C.) et BLONDEL (L.). 1986.  
Contribution à l'étude des porte-greffe d'agrumes : le *Poncirus trifoliata*.
- Première partie : Etude des caractères botaniques.  
*Fruits*, 41 (5), 303-339.
- LAVARENNE-ALLARY (S.). 1965.  
Recherches sur la croissance des bourgeons de chêne et de quelques autres espèces ligneuses.  
*Annales des Sciences forestières*, tome XXII, Fasc. 1, 7-39.
- NOZERAN (R.), DUCREUX (G.) et ROSSIGNOL-BANCILHON (L.). 1982.  
Réflexion sur les problèmes de rajeunissement chez les végétaux.  
*Bull. Soc. Bot. Fr.*, n° 129, 1982 (2), 107-130.
- NOZERAN (R.), DEMNI (S.), BOUZID (S.) et ROSSIGNOL-BANCILHON (L.). 1983.  
Analyse du comportement morphogénétique de jeunes bigaradiers (*Citrus aurantium* L.) (Rutaceae).  
*Bull. Soc. Bot. Fr.*, n° 130, 1983 (2), 109-129.
- OLDEMAN (R.A.A.). 1974.  
L'architecture de la forêt guyanaise.  
*ORSTOM, Mémoire 73*, 204 p.
- REED (H.S.) and Mac DOUGAL (D.T.). 1937.  
Periodicity in the growth of the young orange tree.  
*Growth*, 1, 371-373.
- VANNIERE (H.) et ARCUSET (P.).  
Incidences des pulvérisations de dichlorprop sur la croissance et le calibre final des fruits du clémentinier commun (*Citrus reticulata* BLANCO) en Corse.  
*Fruits*, Numéro spécial Agrumes 1992.
- WEBBER (H.J.) and BATCHELOR (L.D.). 1948.  
The Citrus industry, vol. 1, History, Botany and Breeding.  
*Berkeley, Los Angeles, Univ. of California*, 611 p.

Reçu janvier 1991  
Accepté novembre 1991

## PRIMOS DATOS SOBRE LA ARQUITECTURA DE LOS GENEROS *CITRUS* Y *PONCIRUS* (RUTACEAE).

E. NICOLINI.

*Fruits*, Nov.-Dec. 1991, vol. 46, n° 6, p. 653-669.

RESUMEN - El método de análisis arquitectural de un vegetal es expuesto en primer lugar. Este es seguido de una descripción arquitectural precisa, apoyada por diseños, y estructuras encontradas en las tres especies de agrinos abordadas.

Una síntesis general que es acompañada de esquemas explicativos, resume los caracteres arquitecturales de estructuras estudiadas para cada especie. En el transcurso de la discusión, varios temas esenciales son desarrollados tales como la **reiteración** (repetición de una estructura de base como estrategia de expansión de un vegetal), el **carácter espinoso** y su expresión, la localización de la **floración** y su precocidad en el ejemplo del retoño del tronco y, finalmente la naturaleza del **crecimiento** (definida o indefinida) en las diferentes partes de las estructuras estudiadas.