

Zeitschrift: Saussurea : journal de la Société botanique de Genève
Herausgeber: Société botanique de Genève
Band: 28 (1997)

Artikel: Systématique des plantes à fleurs : historique et situation présente
Autor: Spichiger, Rodolphe / Savolainen, Vincent / Figeat, Murielle
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-1099128>

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: 16.04.2026

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

Systematique des plantes à fleurs: historique et situation présente

RODOLPHE SPICHIGER
VINCENT SAVOLAINEN
& MURIELLE FIGEAT

RÉSUMÉ

SPICHIGER, R., V. SAVOLAINEN & M. FIGEAT (1997). Systematique des plantes à fleurs: historique et situation présente. *Saussurea* 28: 1-46. En français, résumés français et anglais.

Le but de cet article est de présenter l'histoire de la botanique systematique et de donner une vue générale de la classification des Angiospermes, basée sur notre cours de botanique à l'Université de Genève, mis à jour grâce aux résultats de la systematique moléculaire. Les lignées suivantes sont proposées: *Magnoliidae* (lignées nymphéaliennes, pipéraliennes, illiciales et magnoliales); *Liliidae* (= Monocotylédones) (lignées araliennes, alismatiales, liliales et commelinales); le complexe renonculalien (lignées renonculaliennes, nélumbonales, protéales, trochodendrales et buxaliennes); *Caryophyllidae* (lignées caryophyllales et polygonales); *Rosidae* (lignées saxifragales, dilléniales, rosales, santalales, linales, capparales, malvales, sapindales, géraniales, célastrales et myrtales); *Asteridae* (lignées éricales, gentianales et astérales).

ABSTRACT

SPICHIGER, R., V. SAVOLAINEN & M. FIGEAT (1997). Systematics of Angiosperms: historical review and present state. *Saussurea* 28: 1-46. In French, French and English abstracts.

The aim of this paper is to review the history of systematic botany and to give a general picture of *Angiospermae* classification based on our formal botanical course at the University of Geneva updated with the results of molecular systematics. The following lineages are proposed: *Magnoliidae* (Nymphaealian, Piperalian, Illicialian and Magnolialian lineages); *Liliidae* (= *Monocotyledonae*) (Aralian, Alismatalian, Lilialian and Commelinalian lineages); the ranunculalian grade (Ranunculalian, Nelumbonian, Protealian, Trochodendralian and Buxalian lineages); *Caryophyllidae* (Caryophyllalian and Polygonalian lineages); *Rosidae* (Saxifragalian, Dillennialian, Rosalian, Santalalian, Linalian, Capparalian, Malvalian, Sapindalian, Geranialian, Celastralian and Myrtalian lineages); *Asteridae* (Ericalian, Gentianalian and Asteralian lineages).

Le plus vieux métier du monde est probablement celui de taxonomiste, si l'on en croit l'un des plus anciens ouvrages de l'Humanité: "L'Eternel Dieu forma de la terre

tous les animaux des champs et tous les oiseaux du ciel, et il les fit venir vers l'homme pour voir comment il les appellerait, et afin que tout être vivant portât le nom que lui donnerait l'homme. Et l'homme donna des noms à tout le bétail, aux oiseaux du ciel et à tous les animaux des champs (Gen 2, 19-20)". Ce texte ayant été écrit durant la captivité du peuple juif à Babylone et donc inspiré par la mythologie sumérienne, l'origine de la classification doit remonter à deux ou trois milliers d'années avant notre ère. "Pour des raisons alimentaires, vestimentaires, culturelles ou médicinales, l'homme dès ses origines a porté son attention sur les plantes de son entourage" (BURDET & al., 1990).

On peut supposer que la faculté de différencier les espèces a constitué une condition indispensable à la survie des premiers hommes tant pour repérer les espèces comestibles que pour éviter les plantes toxiques ou les animaux dangereux. Comme le dit CRONQUIST (1988): "Our eyes are our primary means of learning about the world. Vision provides an instantaneous wealth of data for our minds to organize. We see size, form, color, and pattern. Most important of all is pattern. Our evolutionary heritage conditions us to its recognition, classification, and incorporation into our memory-bank. Those of our potential ancestors who could not at a glance distinguish a sabre-toothed tiger from a deer, did not live to become our ancestors". Ainsi, le chasseur-cueilleur du Paléolithique a dû être un taxonomiste virtuose pour garantir sa survie. L'étude des sociétés dites primitives nous le confirme (Pygmées, Indiens d'Amazonie, Papous, etc.). Aujourd'hui encore nos paysans conservent eux aussi une solide connaissance de leur milieu, de sa composition, de son utilisation et de son fonctionnement.

On peut dater la dilution de la qualité naturaliste de l'ère industrielle qui a regroupé les êtres humains dans de vastes agglomérations. Ces villes ont isolé l'homme de son environnement originel tout en le mettant en contact avec des espèces tolérantes au milieu urbain mais bien différentes de celles qui avaient participé depuis des millénaires à son développement. Il n'était dorénavant plus nécessaire de savoir reconnaître une espèce végétale sauvage pour se nourrir, ou un prédateur potentiel pour l'éviter ou le combattre.

Le but de cet article est de rappeler les bases historiques de la systématique des plantes à fleurs, de faire le point sur les connaissances présentes et enfin de proposer une classification basée sur les dernières contributions apportées, entre autres, par la biologie moléculaire. Nous espérons que cet article sera d'abord utile aux étudiants en biologie.

Histoire de la classification botanique

D'après LAWRENCE (1951) la classification botanique est l'un des trois éléments de la taxonomie, science qui consiste à identifier, à classer et à nommer le matériel végétal. La classification est l'arrangement de plantes, ou de groupes de plantes en catégories hiérarchisées selon un concept évolutif et un système nomenclatural. Comme nous le verrons, la classification des plantes selon des hypothèses évolutives est relativement moderne car durant des siècles, la classification botanique a rangé des entités considérées comme immuables.

Les classifications vernaculaires, la parataxonomie

Pour les chasseurs-cueilleurs, qu'ils soient du Paléolithique ou du XX^e siècle, le monde végétal constitue la source où l'on s'approvisionne en nourriture, en fibres, en matériaux de construction, en médicaments, en produits toxiques divers, etc. Les plantes fournissant ces produits font l'objet de classifications vernaculaires. On utilise en priorité l'allure générale, l'écologie, l'odeur du bois ou des feuilles, les caractères des exsudats (sève, latex), la façon dont se desquame ou s'arrache l'écorce, la symbiose avec des animaux (fourmis). Dans nos inventaires en Amazonie péruvienne ou au Paraguay, nous utilisons de tels moyens d'identification car ils permettent de regrouper les échantillons récoltés en "morphospecies", c'est-à-dire en entités biologiques identiques auxquelles nous ne pouvons pas encore attribuer de nom scientifique. Ces classifications vernaculaires n'utilisent pas les organes floraux, sauf s'ils sont remarquables par la forme ou la couleur. Malgré cela, il faut relever que ces moyens empiriques de détermination sont précis et que le nom vernaculaire correspond souvent à un concept taxonomique scientifique (famille, genre, parfois espèce). Ces classifications, qui utilisent d'autres principes que ceux de la taxonomie scientifique, sont nommées "Parataxonomies".

Bien que délaissées par les scientifiques des XVIII^e et XIX^e siècles, les classifications parataxonomiques ont légué aux floristes et aux monographes modernes de précieuses informations sur les usages médicaux et autres utilisations traditionnelles.

Les prémisses de la classification: de l'Antiquité au Moyen-Age

- *Aristote* (384-322 av. J-C) fut le précurseur de la biologie, et plus particulièrement de la systématique. Il utilise le terme *genos* pour désigner un taxon et préconise l'utilisation de plusieurs caractères pour discriminer les êtres vivants. Aristote a décrit l'ordre naturel sous forme d'une série, la *scala naturae*, qui commence avec des organismes simples et qui, en passant par des organismes plus complexes, aboutit à l'homme. D'après lui, la limite entre les organismes voisins est difficile à établir car la nature a réalisé toutes les formes intermédiaires. La classification biologique a été influencée par les principes aristotéliens jusqu'au XIX^e siècle.

De l'Antiquité au Moyen-Age, les classifications reposaient sur l'utilisation de la plante, de ses propriétés alimentaires, aromatiques, médicinales ou toxiques. Citons les auteurs suivants:

- *Théophraste* (370-285 av. J-C). Philosophe grec, disciple d'Aristote, il fut appelé le "père de la botanique". Il établit une classification artificielle en quatre groupes principaux: herbes, sous-arbrisseaux, arbrisseaux et arbres. Il détermina 500 plantes, releva certaines différences morphologiques (corolle, position de l'ovaire, types d'inflorescences, etc.). Son œuvre fit référence jusqu'à la fin du Moyen-Age.
- *Plin*e (23-79). Naturaliste romain, il écrivit une grande encyclopédie, son *Historia naturalis* en 37 volumes, dont neuf traitent des plantes médicinales. Plin e s'est conformé à la botanique de Théophraste tout en compilant les informations d'autres auteurs romains. Les quelque 300 noms de plantes qu'il ajoute à ce qui était déjà connu relèvent plus de la poésie que de la réalité biologique.

- *Dioscoride* (1^{er} siècle après J-C). Médecin militaire grec dans l'armée romaine, il acquit une grande connaissance des plantes médicinales. Son *Materia medica* décrit 600 plantes médicinales, donc 100 plantes nouvelles par rapport au catalogue de Théophraste. L'ouvrage de Dioscoride fit référence dans le domaine de la médecine pendant 1500 ans.

Du début de l'ère chrétienne jusqu'au XII^e siècle, les sciences naturelles ont régressé en Occident, suspectées par l'Eglise de déviationnisme diabolique. Les biologistes étaient à la fois alchimistes et médecins, mais sentaient toujours le soufre. Citons par exemple:

- *Albertus Magnus (Albert le Grand)* (1193-1280). Alchimiste, il décrit dans son *De vegetalis* de nombreuses plantes. Il fut le premier à différencier les monocotylédones des dicotylédones à partir de la structure de la tige. D'après Albert, la fonction décide de la forme des organes. Elle est donc capitale pour la classification. Il établit une méthode consistant à délimiter les taxons sur la base de ce seul critère, contrairement à ce que préconisaient Aristote et Théophraste. C'est une régression par rapport aux classiques.

Les premières classifications scientifiques: les XVI^e et XVII^e siècles

La découverte du Nouveau-Monde a mis à disposition des naturalistes un matériel nouveau qui n'avait plus grand chose à voir avec les références européennes. La botanique devient une science plus abstraite. On ne pouvait plus seulement nommer ces nouvelles plantes d'après leurs propriétés ou leur allure générale, puisque, la plupart du temps, on ne les avait pas observées dans leur milieu d'origine. La plante séchée, conservée et parfois dessinée devient matériel de référence; l'oeil, aidé par la loupe, remplaçait le toucher et l'odorat. La variabilité de l'appareil floral, qu'on pouvait mieux observer grâce à des instruments d'optique, permettait de distinguer des plantes végétativement semblables. Le besoin d'une classification plus précise se fait sentir; l'invention de l'imprimerie facilite la diffusion de l'information. On décrit plus précisément les plantes, on les mesure. La mesure intervient dans l'étude de la nature vivante. Les dessins de Léonard de Vinci et d'Albrecht Dürer sont remarquables par leur précision scientifique. Citons entre autres les botanistes suivants:

- *Otto Brunfels* (1464-1534). Herboriste allemand, il décrit les plantes utilitaires et médicinales, qu'il illustre avec soin. Il distingue les plantes à fleurs des plantes sans fleur.
- *Luca Ghini* (1490-1556). On le considère comme l'inventeur de l'herbier, appelé aussi *herbarium vivum*, *hortus siccus* (jardin sec) ou *hortus hiemalis* (jardin d'hiver). Il participa à la création des jardins botaniques de Pise et Florence, premiers jardins européens voués à l'étude des plantes.
- *Jérôme Bock* (1498-1554), *Leonhard Fuchs* (1501-1566), *Valerius Cordus* (1515-1544): autres herboristes allemands du XVI^e siècle, à qui l'on doit de nombreuses descriptions et illustrations à partir de matériel vivant (plantes en fleurs et en fruits).
- *Andrea Caesalpino* (1519-1603): à partir de la classification de Théophraste, cet élève de Ghini propose de nouvelles subdivisions: 1500 végétaux connus regroupés dans 15 classes, selon les habitats, certains caractères végétatifs, carpologiques, des graines et des fleurs. Césalpin dresse un système nouveau

en utilisant des disciplines peu utilisées jusqu'alors telles que la morphologie et les mathématiques. Il rejette l'utilisation des propriétés des plantes pour la classification et pour l'identification préconisée par certains Anciens et propose une description basée sur le nombre et la forme. Il établit son système sur les variations de l'organe fructifère. Césalpin a été le premier botaniste à comprendre que l'embryon est un caractère fondamental en systématique.

- Les frères *Bauhin* furent contemporains de Césalpin. Ils marquèrent la classification végétale de manière durable. *Johannes Bauhin le Jeune* (1541-1612), surnommé le “père de la Botanique” comme Théophraste, est un huguenot réfugié d'abord à Bâle. Il a travaillé avec Fuchs à Tübingen et avec Rondelet à Montpellier. Fixé à Genève comme “médecin de la Seigneurie” (1568-1570), on lui doit la première étude floristique d'importance de la région genevoise (BURDET & al., 1990). Son *Historia plantarum universalis* (ouvrage posthume, 1650-1651) contient les descriptions de 5000 taxons. C'est la première fois qu'un grand nombre de plantes européennes sont décrites de manière identifiable. Il a probablement communiqué de nombreuses plantes suisses et genevoises à *Jacques Daléchamps* (1513-1588) qui semble avoir été le premier collecteur dans le bassin genevois. Son frère *Kaspar Bauhin* (1560-1624), pasteur et médecin genevois, fonde le premier jardin botanique de cette ville. Il publie dans son *Pinax* (1623) une liste de 6000 plantes avec leur synonymie. Il invente un système binominal de nomenclature pour nommer les plantes qu'il décrit. Ce système sera repris et systématisé par Linné. Il utilise les notions de genre et d'espèce. Les noms génériques donnés par Bauhin sont devenus d'usage courant grâce à Linné. Pour distinguer les taxons, Bauhin ne se contente pas d'un seul caractère comme Césalpin, mais utilise plusieurs caractères. Il n'a pas créé de système, mais son *Pinax* marque incontestablement le début de la floristique moderne (DE WIT, 1994).
- *John Ray* (1627-1705). Il décrit 18.000 espèces. C'est l'inventeur du concept moderne d'espèce qu'il définit dans son *Historia plantarum* (1686-1704). Il reprend les idées qu'il estime intéressantes de ses prédécesseurs – entre autres celles de Bauhin – et définit les espèces selon leurs ressemblances morphologiques en utilisant un grand nombre de caractères. Il met en évidence les cryptogames sous le nom d'*Imperfectae*. Il est le premier botaniste à utiliser les grandes divisions: monocotylédones (*one cotyledon*) et dicotylédones (*two cotyledons*). Il est à l'origine de la *classification naturelle*, c'est-à-dire d'une classification utilisant de nombreux caractères. Il ne retient cependant pas le concept binominal de Bauhin. Il influencera beaucoup les Jussieu et les de Candolle (voir plus loin). Il a introduit dans la systématique la méthode dichotomique (DE WIT, 1994). Pour la botanique genevoise, Ray a esquissé une première flore de la région (BURDET & al., 1990).
- *Pierre Magnol* (1638-1715). Professeur de botanique et directeur du jardin botanique de Montpellier, il a eu l'occasion de rencontrer Ray et de lui présenter son concept de *familia*. Les familles que Magnol a proposées sont toujours valables aujourd'hui.
- *Joseph Pitton de Tournefort* (1656-1708). Cet ami de Magnol introduit le concept moderne de genre qu'il définit comme l'unité de base de la classification, considérant les espèces comme des variétés du genre. Ce concept générique sera repris par Linné. Il regroupe 10.000 espèces en 700 genres et 22 classes. Le classement de Tournefort est basé principalement sur la corolle,

comme l'avait recommandé *Augustus Quirinus Rivinus*, en allemand, *Bachmann* (1652-1723). Il utilise les concepts d'“*Apétales*”, de “*Monopétales*” (= Gamopétales ou Sympétales) et de “*Polypétales*” (= Dialypétales). Son système est rigoureusement dichotomique. Il n'attache que peu d'importance au nombre de cotylédons.

A la Renaissance, le milieu était considéré comme le facteur primordial pour la classification des plantes. S'y ajoutent dès le XVI^e siècle un certain nombre de caractères morphologiques. Au XVII^e siècle, Ray recommande l'utilisation d'un maximum de caractères. Avant Linné, les concepts modernes de cryptogames, de monocotylédones et de dicotylédones sont établis (Ray), ainsi que les bases de la nomenclature binominale (K. Bauhin), les notions de genre (Tournefort) et d'espèce (Ray). Les naturalistes décrivent les plantes de plus en plus minutieusement en comptant et en mesurant les organes.

Linné: l'invention de la nomenclature moderne

Carl von Linné (1707-1778) fut professeur de botanique et de médecine à l'université d'Uppsala (Suède). Il est considéré comme le père de la taxonomie. Il inventa une classification basée sur les différences des organes sexuels: 24 classes selon le nombre, l'assemblage et la longueur des étamines (*Monandria*, *Diandria*, etc.) et selon le nombre des styles. Une telle classification, basée sur un nombre restreint de caractères, est qualifiée d'artificielle. Linné était conscient que son système n'avait rien de naturel, mais d'un point de vue pratique il lui permit de classer tout le matériel botanique connu à son époque. Il améliore le binôme nomenclatural, déjà proposé par K. Bauhin, reprend la notion de genre selon Tournefort et donne à l'espèce sa signification moderne en s'inspirant du concept de Ray.

Linné a exploité, interprété et mis en ordre les données de ses prédécesseurs. Comme l'écrit DE WIT (1994), l'influence incomparable de son œuvre tient dans sa qualité et celle-ci repose – entre autres – sur son résumé magistral des données du passé. Jusque-là, les espèces étaient décrites par de courtes phrases latines de quelques mots, nommées *polynômes*. Linné, dont l'ambition était de nommer tout le minéral, le végétal et l'animal existant, a utilisé ce système polynominal dans le *Species plantarum* (1753) en apportant une innovation qui allait être le fondement de la nomenclature binominale moderne: dans la marge des descriptions polynominales de chaque espèce du *Species plantarum*, il ajouta un résumé constitué d'un seul mot qui, combiné avec le nom générique, allait donner une abréviation en deux mots (binominale) de la description polynominale. Le système nomenclatural moderne était né.

Exemple: la pâquerette s'appelait “*Bellis scapo nudo uniflora*” ou “*Bellis sylvestris minor*” selon les auteurs avant 1753. Ces noms sont des polynômes. Dans le *Species plantarum*, Linné l'appelle du binôme “*Bellis perennis*”, nom scientifique qu'elle garde encore aujourd'hui.

Pour la botanique, Linné est l'auteur de trois ouvrages encyclopédiques:

- le *Systema naturae* (1735) (présentation de son système de classification des trois règnes de la nature, minéral, végétal et animal);
- le *Genera plantarum* (1737) (description des genres). Dans l'appendice de la sixième édition (1764), il fait la liste de 58 “ordres naturels”;

- le *Species plantarum* (1753) (catalogue et manuel pour l'identification des plantes connues à son époque).

Avec le *Species*, Linné a été le premier auteur d'une flore mondiale, travail gigantesque regroupant toute l'information botanique disponible à cette époque. De plus, cet ouvrage représente le point de départ de la nomenclature moderne de la plupart des végétaux.

Jusqu'à et y compris pour Linné, la nature vivante était création divine. Les *essentiae* avaient été créées une fois pour toutes lors des événements cités dans le livre de la Genèse. Pour Linné, l'*essentia* c'est-à-dire un groupe quelconque d'organismes semblables se distingue d'une autre *essentia* par la *differentia*. La *definitio* est la description de l'*essentia*. Ainsi la nomenclature binominale reflète précisément l'*essentia* générique réduite à un seul mot, le nom de genre, à laquelle est adjointe un seul autre mot, l'épithète spécifique, indiquant la *differentia* spécifique. Ce genre de classification, qualifiée d'essentialiste, a eu son apogée avec Linné et ses disciples (Thunberg, Willdenow).

Les classifications naturelles et les fondements de la systématique moderne: l'école française, de Candolle, Bentham & Hooker

A la fin du XVIII^e siècle, les explorations des zones intertropicales et de l'hémisphère sud sont l'occasion de nombreuses découvertes naturalistes. La culture des plantes dans les serres des grands jardins botaniques métropolitains, reflets des puissances coloniales en devenir, et le perfectionnement des moyens d'observation permettent d'approfondir les connaissances en anatomie et en physiologie. Les botanistes présentent qu'il existe des affinités naturelles entre les plantes et recherchent une classification qui reflète le mieux possible cet apparentement. Ces tentatives vont de pair avec l'utilisation d'un maximum de caractères pour circonscrire un taxon, contrairement à la classification linnéenne basée sur un choix réduit d'observations.

L'essentialisme est désormais rejeté par les botanistes qui considèrent le plus grand nombre possible de caractères, sans priorité aucune. D'après eux, les taxons sont la conséquence des effets des lois naturelles sur la matière dont on peut supposer ou récuser qu'elles obéissent à la volonté d'une Haute-Main. Ils sont les héritiers de la pensée inductive préconisée par Ray au XVII^e siècle (DE WIT, 1994). On va dès lors tenir compte de l'anatomie (plantes vasculaires et non vasculaires), de la soudure des pétales (dialy- ou gamopétalie), de leur absence (apétalie), de la présence d'un disque, etc. Tous les concepts morphologiques qui interviendront désormais en systématique sont mis en place au début du XIX^e siècle.

- *Michel Adanson* (1727-1806). Formé par l'étude de la complexité du matériel tropical, il cherche à utiliser le plus grand nombre possible de caractères pour décrire les plantes et donne une importance relative à chacun. Il créa la première méthode statistique. Il regroupe dans son *Famille des plantes* (1763) 58 familles. Adanson restera injustement méconnu, en partie à cause de son rejet de la nomenclature linnéenne. Il a établi le principe fondamental de la taxonomie botanique moderne, à savoir que le poids d'un caractère est confirmé *a posteriori* par sa présence, sa constance et sa valeur prédictive et non pas *a priori*. C'est l'ensemble des caractères qui doit l'emporter lorsqu'il s'agit de délimiter un groupe systématique, les plus lourds hiérarchiquement n'étant déterminés qu'après coup en fonction de leur valeur prédictive.

- *Antoine-Laurent de Jussieu* (1748-1836) et la dynastie Jussieu (Antoine, Bernard, Joseph, Adrien). Tout en acceptant le fixisme et la *scala naturae* d'Aristote, les Jussieu ont développé un système de classification naturelle qui faisait intervenir un maximum de caractères en les hiérarchisant. Des cinq Jussieu qui pendant plus d'un siècle allaient régner sur la systématique végétale, Antoine-Laurent fut particulièrement remarquable. Neveu de Bernard, il est influencé par ce dernier, ainsi que par Linné et Adanson. Cependant, son système tient aussi compte des enseignements de Césalpin et de Ray en accordant un poids essentiel aux cotylédons. Il préfère la classification qui se veut naturelle de Bernard de Jussieu au système artificiel de Linné. Il crée trois grands groupes – *acotylédones* (cryptogames), *monocotylédones* et *dicotylédones* – divisés en 15 classes et 100 sous-groupes naturels appelés ordres (correspondant à notre concept de familles). Il propose le principe d'une *subordination des caractères*, d'une hiérarchie. Il est l'auteur du *Genera plantarum* (1789) qui est considéré par le Code International de Nomenclature Botanique comme le point de départ de la nomenclature des familles.

- *Augustin-Pyramus de Candolle* (1778-1841) et la dynastie des de Candolle, Alphonse Louis Pierre (1806-1893), Anne Casimir Pyramus (1836-1918), Richard Emile Augustin (1868-1920). Professeur à Montpellier, puis à Genève, fondateur du Jardin botanique des Bastions, A.-P. de Candolle s'inspire des grands botanistes français (Magnol, Adanson, les Jussieu) et anglais (R. Brown). Il approfondit l'étude des familles en tant que groupes naturels en insistant sur la morphologie. Il propose dans sa *Théorie élémentaire de la botanique* (1813) deux grands groupes désormais classiques: les plantes vasculaires (*Vasculares*) et les plantes non vasculaires (*Cellulares*). Les plantes vasculaires sont elles-mêmes divisées en *Exogenae* (faisceaux vasculaires disposés en cercle), ou dicotylédones, et *Endogenae* (faisceaux vasculaires disposés irrégulièrement), ou monocotylédones. Après avoir placé les cryptogames vasculaires dans cette dernière classe, il reconsidère cette décision en 1833. A l'intérieur des dicotylédones, il crée des subdivisions basées sur des concepts qui sont encore d'actualité: *Thalamiflorae*, *Caliciflorae*, *Corolliflorae*, *Monochlamydae*. Ses *Corolliflorae* allaient être reprises sous les noms de Gamopétales, Sympétales ou *Metachlamydae* par les systèmes postérieurs, et généralement considérées comme le sommet évolutif des dicotylédones jusqu'à ce que Bessey ne remette en question ce postulat (voir plus loin). Il désigne les Polycarpiques (*Ranales*) comme le groupe originel des angiospermes, idée qui sera retenue par l'Ecole anglo-saxonne. Un énorme avantage du système candolléen est qu'il sera appliqué dans le *Prodromus systemis naturalis regni vegetalis* (1824-1873) qui couvrait l'ensemble du règne végétal connu alors. Seul Engler allait établir un système aussi encyclopédique au début du XX^e siècle.

Dans le *Prodromus*, A.-P. de Candolle entreprend de décrire toutes les familles, genres et espèces connues, à savoir 161 familles, plus de 5000 genres et 58.000 espèces. De son vivant sept volumes seront publiés, puis dix autres par son fils Alphonse. Il pressentit la tendance fondamentale des fleurs à se transformer et à évoluer. Il décrit les plantes par séries représentant les modifications logiques par rapport à un plan originel de base. Ayant travaillé avec Lamarck [il est son co-auteur pour la troisième édition de la *Flore française* (1805-1815)], il a probablement été confronté avec ses idées. La systématique

de de Candolle est établie d'abord sur la morphologie florale (calice, corolle, étamines, ovaire), principe adopté ultérieurement par tous les chercheurs.

Cette classification déjà très moderne allait influencer tous les grands systèmes du XX^e siècle.

- *George Bentham* (1800-1884) et *Joseph Dalton Hooker* (1817-1911), directeur des Jardins Botaniques Royaux de Kew, sont les auteurs du *Genera plantarum* (1862-1883), ouvrage magistral encore d'actualité et qui décrit tous les genres alors connus de plantes à graines (7569). Leur classification est inspirée des Jussieu et de Candolle. Contemporains de Darwin, ils n'intègrent pas la notion d'évolution dans leur classification bien que J. D. Hooker ait été convaincu de la pertinence du concept phylogénétique. Malheureusement, le plan du *Genera plantarum* étant déjà établi au moment de la parution de l'ouvrage de Darwin, ils décidèrent de ne pas le changer (DE WIT, 1994).

Ils proposent trois grands groupes d'angiospermes: *Polypetalae* (pétales libres), *Gamopetalae* (pétales soudés) et *Monochlamydeae* (apétales). Le système de Bentham & Hooker est proche de celui de de Candolle. Ils insèrent cependant entre leurs *Thalamiflorae* et *Calyciflorae* un nouveau groupe, les *Disciflorae*.

Les classifications des de Candolle et de Bentham & Hooker reproduisent à tel point la réalité des filiations qu'elles sont d'excellentes ébauches de systèmes phylogénétiques.

Les premières classifications phylogénétiques: Engler et l'Ecole allemande, Bessey et l'Ecole anglo-saxonne

Si les concepts d'hérédité et d'évolution ont déjà été pressentis par certains visionnaires comme Ray, Lamarck, au début du XIX^e siècle, émet clairement l'hypothèse que les taxons peuvent changer au cours du temps, en donnant naissance à de nouveaux groupes. Il ajoutait ainsi aux piliers traditionnels de la systématique – morphologie, anatomie et milieu – le facteur temps.

Au XIX^e siècle, la plupart des familles des angiospermes sont perçues comme des groupes naturels. Le fixisme et l'essentialisme sont en voie de disparition et sont remplacés par le transformisme. Le développement des microscopes permet de grands progrès en cytologie; l'hérédité commence à intervenir dans la réflexion systématique. Charles Robert Darwin (1809-1882) a été influencé entre autres par la thèse de T. R. Malthus (1803) qui expliquait, pour la société humaine, la survie d'une minorité par l'élimination du surplus due à des effets correcteurs (maladie, guerre, travail pénible, etc.) et par celle d'A. Smith (1776) qui mettait en évidence l'effet positif de la recherche de l'intérêt particulier pour l'amélioration de la société en général. Il lui est apparu que ces théories, prônant la concurrence et la lutte pour la vie, étaient applicables non seulement à la société humaine, mais aussi à la nature vivante. Il a également lu Lamarck, qu'il a d'abord apprécié, puis rejeté à cause de l'éternelle compétition franco-anglaise, du besoin d'affirmer sa paternité sur l'idée d'évolution, et de son athéisme. Alfred Russel Wallace (1823-1913) fut un grand biogéographe qui développa, simultanément à Darwin, des théories semblables sur l'apparition des espèces ("On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type" *J. Proc. Linn. Soc., London, Zoology*, 3, 1858, p. 53-62). En 1870, il publia ses *Contributions to the theory of natural selection*.

La théorie de l'évolution développée par Darwin dans son ouvrage *On the origin of species* (1859) révolutionne la pensée naturaliste: par sélection naturelle, de nouvelles espèces sont créées. Les notions d'espèces dynamiques et de lignées d'organismes apparentés dominent désormais la classification. Il impose le concept d'évolution déjà avancé, sans grand succès, par Lamarck. L'apparition du concept *phylogénétique* a précédé Darwin, mais c'est lui et Wallace qui l'ont formulé le plus clairement. Par ailleurs, de nouvelles découvertes ont transformé fondamentalement les systèmes de classification. Par exemple, celle de *Robert Brown* (1773-1858) qui met en évidence la distinction fondamentale entre gymnospermes et angiospermes ainsi que l'alternance des générations découverte par *Wilhelm Hofmeister*.

- *Jean Baptiste Monet, Chevalier de Lamarck* (1744-1829) propose l'idée d'évolution dans les séries naturelles. Il expose aussi une méthode analytique pour l'identification des plantes, précurseur de nos clefs dichotomiques de détermination modernes. Il est l'auteur, entre autres, de la partie "Botanique" de l'Encyclopédie de Diderot & d'Alembert et d'une *Flore Française*.
- *Adolphe Theodore Brongniart* (1801-1876) suggère l'utilisation des formes fossiles pour l'élaboration d'un système phylogénétique; il est le fondateur de la paléobotanique. Son système très clair influencera l'école anglaise qui reprendra ses concepts de monocotylédones avec ou sans albumen, ainsi que les notions de dicotylédones dialy- ou gamopétales.
- *August-Wilhelm Eichler* (1835-1887). Morphologiste, il appliqua à son système la théorie de l'évolution sans admettre l'idée d'une réduction secondaire. C'est-à-dire que pour lui tout ce qui est simple est primitif. Il eut une influence capitale sur l'école allemande. Sa classification générale est très moderne: cryptogames (thallophytes, bryophytes et ptéridophytes), phanérogames (gymnospermes, angiospermes).
- *Adolf Engler* (1844-1930). Professeur à l'université de Berlin et directeur du jardin botanique de cette ville au temps de l'apothéose coloniale du II^e Reich, il propose le premier système complet partiellement évolutionniste. Dans ce système, il organise les groupes du plus simple au plus complexe suivant le principe d'Eichler, plaçant les *Cycadales* au début de sa classification des spermaphytes, comme l'avait aussi suggéré cet auteur. Il classe les Amentifères parmi les groupes primitifs, refusant aussi de considérer la simplification d'un organe comme une réduction secondaire (ou involution). Il publie avec Karl Prantl *Die natürlichen Pflanzenfamilien* (1887-1915) et *Das Pflanzenreich* (1900-1953). Selon l'école anglaise – dite aussi allemande – les monocotylédones et dicotylédones descendraient de gymnospermes disparues, les deux lignées ayant évolué séparément. Les monocotylédones seraient apparues avant les dicotylédones qu'il divise en *Archichlamidae* et *Sympetala* ou *Metachlamydae*. C'est le système de classification le plus universel. Il n'a pas encore été égalé dans sa couverture encyclopédique du monde végétal.
- *Richard von Wettstein* (1863-1931) adopte sans réserve les principes de Darwin. Il établit une phylogénie végétale très cohérente faisant apparaître la vie dans l'eau, puis la faisant évoluer du simple au compliqué, l'origine des cormophytes étant à rechercher dans des végétaux semblables aux algues vertes. Il intègre à son schéma évolutif la théorie de l'alternance des générations d'Hofmeister, relevant la tendance au raccourcissement et à la miniaturisation de la phase gamétophytique au cours de l'évolution. Selon lui, les *Gnetum*

sont à considérer comme les ancêtres potentiels des angiospermes. Comme Eichler et Engler, il considère que la fleur angiospermienne est dérivée des inflorescences gymnospermiennes et que les Amentifères sont primitives. Cependant, comme il place aussi le modèle ranalien au début de sa série évolutive, il fait un pas important en direction de l'école anglo-saxonne (DE WIT, 1994).

- *Charles E. Bessey* (1845-1915) est un botaniste américain fervent partisan de Darwin et Wallace. Il publie un système phylogénétique et monophylétique, basé sur ceux de Candolle, Bentham & Hooker et Hallier. Selon lui, la taxonomie doit refléter la séquence évolutive et les inter-relations entre chaque taxon (*Phylogeny and taxonomy of the Angiosperms*, 1893). Les *Ranales* et leurs ancêtres sont considérés comme les angiospermes primitifs, dont seraient dérivées les monocotylédones et les dicotylédones. Bessey a adopté le concept de *proanthostrobilus* proposé par ARBER & PARKIN (1907) pour expliquer l'origine des angiospermes (théorie de l'*euanthium*). Il rejette ainsi l'hypothèse pseudanthiale de la fleur angiospermienne soutenue par l'école allemande (c'est-à-dire l'inflorescence originelle regroupant des petites fleurs imparfaites). Il estime que la double fécondation était un caractère suffisamment exceptionnel pour justifier le monophylétisme des plantes à fleurs. Il admet l'origine *Cycas-Bennettitales* des angiospermes soutenue par Hallier. Les *Ranales* (*sensu* Hallier) sont à l'origine de trois lignées: les *Monocotyledonae*, les *Dicotyledonae-Strobiloideae* et les *Dicotyledonae-Cotyloideae*. Les monocotylédones seraient donc issues des *Ranales*, dont les *Ranunculaceae* sont très proches des *Alismataceae* monocotylédoniennes. S'il considère la fusion des organes comme importante, il ne donne pas une valeur discriminante essentielle à la gamopétalie contrairement à de Candolle et Bentham & Hooker. Il accorde une importance majeure à la position de l'ovaire, nommant les plantes à fleurs superovariées *Strobiloideae* et les inferovariées *Cotyloideae*, groupe qu'il considérerait comme le plus évolué. Le système de Bessey est à la base des grands systèmes américano-russes et dérivés (Cronquist, Takhtajan, Dahlgren et Thorne).
- *Hans Hallier* (1868-1932) a beaucoup travaillé avec des plantes d'origine intertropicale. Il associe taxonomie et phylogénie intégrant dans sa classification un maximum d'éléments morphologiques, anatomiques, biologiques et phytochimiques. Selon lui, *Gnetum* est le gymnosperme qui se rapproche le plus des angiospermes. Comme de Candolle, il désigne les Polycarpiques (*Ranales*) comme les dicotylédones les plus primitives. Il se rapproche de l'école anglo-saxonne en considérant la fleur de type magnoliidien comme l'archétype angiospermien issu des *Bennetitaceae*, groupe éteint assurant la liaison entre *Cycadaceae* et *Magnoliaceae*. Il défend l'origine proranalienne des monocotylédones et la parenté entre *Piperales* et *Arales*, hypothèses qui seront confortées par les résultats les plus récents de la systématique moléculaire. Dans sa classification des monocotylédones, Hallier est influencé par l'école anglaise. Malgré certaines idées discutables, Hallier semble avoir été un précurseur dans plusieurs domaines.
- *John Hutchinson* (1884-1972). Son système est basé sur de Candolle, Bessey et Bentham & Hooker. Mais il y apporte des modifications importantes: subdivision fondamentale des dicotylédones entre ligneux et herbacés. Les ligneux dériveraient des *Magnoliales* ligneuses, les herbacées des *Ranales* herbacées, l'archétype des angiospermes étant la fleur de *Magnolia*. Le

concept familial d'Hutchinson est proche de celui de Bessey. Malgré sa dichotomie discutable, on reconnaît dans le système d'Hutchinson une remarquable description et circonscription des taxons (DE WIT, 1994).

- *Alfred B. Rendle* (1865-1938) propose un système basé sur celui d'Engler, avec des modifications le rapprochant de Bessey. Il divise les dicotylédones en trois groupes: les *Monochlamydeae* (où les réductions apparaissent comme secondaires, concession à l'école de Bessey), les *Dialypetalae* et les *Sympetalae*. Il considère les ligneux comme plus primitifs que les herbacées, hypothèse partiellement confortée par la biologie moléculaire. Ses descriptions et son argumentation sont particulièrement claires (*The classification of flowering plants*, 1904 et 1925).
- *Auguste A. Pulle* (1878-1955), connu surtout pour son *Flora of Suriname* (1932-), a influencé fortement la botanique néerlandaise en proposant un système intermédiaire entre celui d'Engler et celui de l'école anglo-saxonne. Il classe les plantes à graines dans quatre lignées évolutives indépendantes: ptéridospermes, gymnospermes, chlamydospermes et angiospermes.

En résumé, c'est à Brongniart que l'on doit l'utilisation des fossiles et de la paléobotanique pour la reconstitution des lignées évolutives. Il est, avec Lamarck, Wallace et Darwin, l'un des précurseurs de la classification phylogénétique. Le concept d'évolution n'a pas invalidé les systèmes des de Candolle et Bentham & Hooker grâce à la qualité monophylétique des groupes proposés par ces auteurs. De plus, si la théorie de l'évolution postule la précarité des taxons, les changements sont si lents qu'une classification de l'existant continue à se justifier à l'échelle humaine. Le concept évolutif allait cependant ajouter une dimension dynamique aux classifications modernes qui vont s'inspirer directement des systèmes des de Candolle et Bentham & Hooker (DE WIT, 1994). Suivant l'origine attribuée aux angiospermes, deux écoles vont se distinguer:

- l'école allemande, inspirée par Eichler, Engler et von Wettstein, considère l'archétype de la fleur angiospermienne comme un *Pseudanthe* dérivé du cône gymnospermien, c'est-à-dire une inflorescence condensée de petites fleurs imparfaites et entourée par des bractées basales. Les étamines et les pistils seraient dérivés de ces fleurs nues, les bractées évoluant vers la constitution d'un périanthe. Ainsi, les plantes à chatons et à fleurs unisexuées sont généralement considérées comme plus primitives que les grandes fleurs parfaites de type magnoliidien. L'absence d'organe et l'imperfection florale ne sont généralement pas considérées comme des involutions (ou réductions évolutives), mais comme des plésiomorphies, c'est-à-dire des caractères ancestraux.
- l'école anglo-saxonne de Bessey s'organise sur le principe de l'*Euanthe*, c'est-à-dire la grande fleur originelle de type magnoliidien. Cette hypothèse se base sur la découverte de la *Wielandiella*, bennettitale fossile dont le cône floral ressemble à la fleur de *Magnolia*, et qui serait l'ancêtre des angiospermes actuels (ARBER & PARKIN, 1907). Les plantes à chatons ou à fleurs imparfaites seraient alors des réductions adaptatives, c'est-à-dire des apomorphies ou des caractères dérivés de grandes fleurs parfaites. Cette école a été celle des phylogénéticiens contemporains.

Les classifications contemporaines

Le dualisme entre approche phylogénétique et approche morphologique subsiste. Des systèmes basés uniquement sur des caractères morphologiques, anatomiques ou phytochimiques permettraient de déterminer aisément les taxons mais ne refléteraient que très imparfaitement les affinités entre les groupes. Au contraire, des systèmes qui ne seraient construits que sur des hypothèses phylogénétiques seraient d'utilisation difficile pour la détermination des taxons. La systématique du XX^e siècle est basée sur une organisation phylogénétique rendue plus concrète par la mise en évidence de synapomorphies morphologiques ou biochimiques.

D'autre part, chaque système de classification reflète le poids que le botaniste accorde aux caractères et sa représentation personnelle des relations possibles entre les groupes de plantes. Ces représentations sont influencées par les systèmes précédents. Bessey, Hallier et l'école anglo-saxonne ont profondément marqué les auteurs contemporains.

- *Armen Takhtajan* (1910-) développe un système phylogénétique pour les angiospermes. D'abord publié en russe, il n'a été traduit qu'en 1961, puis modifié en 1964 et 1969. Son système est basé sur celui de Bessey et influencé par Hallier. Ses groupes sont définis étroitement, d'où la nécessité de multiplier les taxons. Il divise les *Magnoliophyta* en deux classes: les *Magnoliopsida* et les *Liliopsida* eux-même partagés en sous-classes. Les *Magnoliopsida* regroupent sept sous-classes, 20 super-ordres et 71 ordres, les *Liliopsida* trois sous-classes, huit super-ordres et 21 ordres. Il considère les plantes à fleurs comme monophylétiques. Selon lui, les *Magnoliales* sont l'ordre le plus primitif à partir duquel les autres groupes d'angiospermes auraient évolué. Quant aux *Liliopsida*, ils dériveraient d'un précurseur ressortissant des *Nymphaeales*.
- *Arthur Cronquist* (1919-1992), du jardin botanique de New York, présente un système de classification pour les dicotylédones en 1957, dont la base est celui de Bessey, puis, pour l'ensemble des plantes à fleurs en 1966 et 1968. Son système très cohérent et très bien documenté se fonde sur les travaux de Takhtajan, sur ses échanges d'information avec d'autres botanistes et sur ses propres travaux. Son arbre évolutif est représenté par deux branches, les *Magnoliopsida* et les *Liliopsida*, qui dérivent, selon lui, du groupe primitif des *Ranales*. Il divise les *Magnoliopsida* en six sous-classes et 55 ordres et les *Liliopsida* en cinq sous-classes et 18 ordres. En 1981 il publie *An integrated system of classification of flowering plants*, où il propose des synopsis, des descriptions avec des commentaires critiques soutenus par de nombreuses références bibliographiques. En 1988, il reprend ses idées sous une forme abrégée dans *The evolution and classification of flowering plants*. Cronquist reconnaît l'arbitraire de certains de ses regroupements. Son système n'en reste pas moins logique et didactique. Bien qu'il fasse encore référence, plusieurs lignées sont remises en question à la lumière des récents résultats fournis par la systématique moléculaire.
- *George L. Stebbins* (1906-). En reprenant Cronquist, Takhtajan et Hutchinson, il propose en 1974 une représentation circulaire de la classification des angiospermes, où apparaît le degré d'évolution et de spécialisation des ordres par rapport à un ancêtre archaïque primitif situé au centre du disque. Il intègre des

critères génétiques, géologiques, reproductifs, paléobotaniques et écologiques, pour améliorer le système de Cronquist.

- *Robert F. Thorne* (1920-). Le système de ce botaniste américain est aussi un perfectionnement de celui de Cronquist. THORNE (1983, 1992) propose deux classes d'angiospermes, les *Magnoliopsida* et *Liliopsida*, qu'il divise en super-ordres. Il utilise aussi une représentation graphique circulaire pour ses lignées, le centre du diagramme étant le précurseur protoangiospermien hypothétique. Les groupes les plus évolués se retrouvent ainsi à la périphérie du disque. Thorne utilise volontiers des caractères originaux tels que la coévolution avec les pollinisateurs, la parasitologie et les données moléculaires et biochimiques les plus récentes. C'est probablement, de tous les systèmes pré-moléculaires, le plus satisfaisant, avec celui de Dahlgren.
- *Rolf Dahlgren* (1932-1987). Dans la classification de ce botaniste danois interviennent massivement des éléments chemiotaxonomiques. Il présente un diagramme phylogénétique, où les *Magnoliidae* sont divisées en 25 super-ordres, et les *Liliidae* en dix. Comme Thorne, DAHLGREN (1983, 1985) utilise les super-ordres à la place des sous-classes pour indiquer plus subtilement les affinités entre les groupes. Selon lui, aucun groupe moderne n'est l'ancêtre d'un autre groupe. Seule la subsistance de certains caractères ancestraux peut témoigner du degré d'archaïsme d'un groupe. Il considère classiquement que les plantes à fleurs sont monophylétiques et que les caractères typiquement angiospermiens comme le sac embryonnaire à huit noyaux et le pistil ne sont apparus qu'une seule fois chez le précurseur des angiospermes. Dahlgren s'est plus spécialement intéressé aux monocotylédones, dont il a divisé les ordres en un grand nombre de familles. Son système est assez proche de celui de Thorne, et, comme lui, inspiré de ceux de Cronquist et Takhtajan.

Une conséquence de l'adoption de l'hypothèse besseyenne par les systèmes contemporains est le poids relativement faible accordé à l'état gamopétale dans ces classifications. En effet, si de Candolle, Bentham & Hooker et Engler considéraient la sympétalie comme un caractère discriminant un ensemble dicotylédonien monophylétique (*Corolliflorae*, *Gamopetalae*, *Sympetalae*, *Metachlamydae*, etc.), les taxons gamopétales sont dispersés par presque tous les systèmes besseyens dans différentes lignées. On verra que les résultats fournis par la systématique moléculaire ont tendance à confirmer les opinions candolléenne et englérienne. De même, si l'hypothèse besseyenne de l'archétype angiospermien magnoliidien euanthial a prévalu dans les systèmes contemporains, les résultats récents de la systématique moléculaire indiquent que l'hypothèse du précurseur pseudanthial selon Hallier ou Engler n'est pas à rejeter (archétype aridien ou piperidien).

La phylogénétique

Les grands systèmes de classification dont nous venons de parler sont encore largement utilisés, et le seront probablement encore longtemps. Cependant, ils traduisent l'idée que se faisaient leurs auteurs de l'évolution des organismes. Ils ont sélectionné les caractères qu'ils considéraient importants pour délimiter les taxons. Il existe donc plusieurs systèmes de classification selon le poids respectif donné par chaque spécialiste aux différents caractères. Cette classification est alors qualifiée par ses détracteurs de systématique intuitive, subjective, ou traditionnelle. La recherche de méthodes plus

objectives a été développée en cette fin de siècle en profitant de la puissance des nouveaux outils de calcul et d'analyse moléculaire.

- **La phénétique:** En 1973, Sneath & Sokal, dans leur ouvrage *Numerical taxonomy*, ont par exemple défini les principes de la *phénétique*, souvent considérée comme synonyme de *taxonomie numérique*. Dans cette approche, le maximum de caractères sont codés puis un algorithme mathématique permet de reconstruire un arbre "généalogique". Si des conditions évolutives extrinsèques sont introduites, alors les arbres phénétiques (phénogrammes) peuvent être interprétés en terme d'arbres évolutifs, puis donner lieu à une classification. On reproche souvent à la phénétique de se baser sur la ressemblance globale entre les organismes, et de ne pas éliminer convergences et parallélismes. En résumé, la phénétique apporte l'objectivité des algorithmes mathématiques, mais pêche par la faiblesse des considérations évolutives.
- **La cladistique:** L'adoption du principe de l'évolution a permis la mise au point d'une méthode phylogénétique basée sur la reconnaissance de caractères ancestraux et dérivés. En 1950, l'entomologiste W. Hennig (*Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*) a élaboré les concepts de la *cladistique*, que l'on doit considérer comme une véritable révolution en systématique.

La cladistique est une approche philosophique et méthodologique acceptée depuis longtemps par les zoologues, mais adoptée depuis relativement peu de temps par les botanistes. Son principe fondamental est que la preuve d'une parenté phylogénétique entre différents taxons n'est fournie que lorsqu'ils partagent les mêmes caractères *dérivés*. Ces caractères dérivés partagés sont nommés *synapomorphies*. Les caractères *ancestraux* partagés par les-dits taxons sont qualifiés de *symplesiomorphies*. La construction des arbres phylogénétiques en cladistique est basée sur les changements d'états relatifs des caractères (d'ancestral ou *plésiomorphe*, à dérivé ou *apomorphe*). Le critère du maximum de parcimonie (d'économie d'hypothèses) est ensuite généralement appliqué pour reconstruire un arbre phylogénétique qui minimise les changements évolutifs.

La cladistique met en évidence trois types de groupes: les groupes *monophylétiques*, dont les membres sont issus d'un seul ancêtre commun; les lignées *polyphylétiques* regroupant des taxons issus de plusieurs ancêtres; les groupes *paraphylétiques* incluant seulement une partie des descendants d'un ancêtre commun. Tous les systématiciens modernes rejettent les groupes polyphylétiques et paraphylétiques parce qu'ils sont artificiels.

Dans la réalité, de très nombreux groupes taxonomiques d'usage courant sont polyphylétiques ou paraphylétiques, le meilleur exemple étant celui des dicotylédones traditionnelles dont l'ancêtre commun a produit d'une part les dicotylédones à pollen uni-aperturé (paléoligneux et paléohérbes), d'autre part les dicotylédones à pollen tri-aperturés (eudicotylédones) ainsi que les monocotylédones. Dans ce cas, le groupe n'est pas monophylétique puisque tous les descendants de l'ancêtre commun n'appartiennent pas aux dicotylédones, une branche, les monocotylédones en étant séparée par toutes les classifications actuelles (ZOMLEFER, 1994).

La cladistique est donc une méthode systématique qui cherche à produire des classifications naturelles, les taxons étant l'ensemble des dérivés d'un ancêtre (groupe monophylétique) et qui rationalise les procédures par le codage des

caractères et l'application du critère de parcimonie. Les auteurs traditionnels appliquent les principes de la cladistique plus ou moins consciemment, mais la force de la méthode réside dans sa transparence et sa reproductibilité.

- **Les acides nucléiques:** Les premiers cladogrammes ont été produits en codant une petite centaine de caractères morphologiques (par exemple: la position de l'ovaire qui pouvait avoir trois états: 0 = supère, 1 = semi-infère, et 2 = infère). Mais il y a une dizaine d'années les séquences d'acides nucléiques ont commencé à être utilisées. Dans ce cas, chaque caractère est un site dans un alignement de plusieurs séquences homologues, et cinq états sont possibles pour les quatre nucléotides formant la molécule d'ADN (en fait les quatre bases azotées, A-adenine, C-cytosine, G-guanine et T-thymine) et l'insertion/délétion d'un nucléotide. L'utilisation de ces molécules en systématique a alors donné naissance à une nouvelle révolution, celle de la systématique moléculaire. On lui reproche de n'analyser qu'une portion infime du génome alors que les morphologistes étudient l'organisme entier. Cependant, en comparant les séquences d'un gène d'environ 1500 paires de bases, c'est 1500 caractères qui sont analysés, soit beaucoup plus que dans une analyse morphologique.

La quantité considérable de caractères moléculaires analysables n'a donc pu se faire que grâce au développement de moyens de calcul puissants, c'est-à-dire de l'informatique. Malgré l'existence de super-ordinateurs et de programmes phylogénétiques très performants, le temps de calcul peut durer plusieurs heures, voire plusieurs mois. De manière surprenante, l'utilisation de grands lots de données, c'est-à-dire comprenant un grand nombre de taxons et plusieurs gènes conjointement, facilite les analyses car le signal phylogénétique est augmenté (CHASE & al., 1997; SOLTIS & al., sous presse).

Si les moyens d'analyser des données se développent, le séquençage automatique permet d'accumuler des caractères moléculaires à une vitesse considérable. Si auparavant l'amplification d'une région d'ADN par clonage dans des bactéries puis le séquençage manuel avec des produits radioactifs demandaient quelques semaines, aujourd'hui, l'amplification par réaction de polymérisation en chaîne (PCR) et le séquençage automatique ne prennent que deux jours.

En botanique, l'ADN chloroplastique est largement utilisé. Il a une petite taille (environ 150.000 paires de bases), mais se trouve en très grande quantité dans les cellules végétales. Il contient plusieurs gènes et intergènes évoluant de manière différente. Il existe donc toujours un gène dont le taux d'évolution et le signal phylogénétique sont appropriés au niveau taxonomique étudié. Le gène le plus utilisé est *rbcL*, qui code pour la grande (L = large) sous-unité de *RUBISCO*, une des enzymes les plus importantes de la photosynthèse. Il existe actuellement près de 2000 séquences de *rbcL* à disposition pour l'ensemble des plantes à fleurs, et ce nombre continue d'augmenter même si, de plus en plus, d'autres gènes sont utilisés (*atpB*, 18S, *ndhF*).

CHASE, SOLTIS, OLMSTEAD & al. (1993) ont ainsi fait une analyse cladistique d'un demi-millier de séquences d'ADN représentant l'ensemble des plantes à graines. Leurs résultats marquent un tournant décisif en botanique, et permettent de reconsidérer la phylogénie des plantes. Si certains résultats sont en accord avec les systèmes traditionnels récents ou plus anciens (comme celui de Candolle), d'autres les remettent en question et amènent à réviser

le monophylétisme de grands ensembles (par exemple: les *Dilleniidae* et *Hammamelidae* selon Cronquist), l'origine des plantes à fleurs (par exemple: paléoarbres ou paléohérbes), ou encore la position systématique de nombreux taxons.

Etat de la question sur la phylogénie des angiospermes

Les angiospermes, ou plantes à fleurs, seraient apparues au Crétacé inférieur, il y a environ 130 millions d'années. Les gymnospermes et les fougères dominaient alors la surface du globe, alors que les premiers angiospermes se différenciaient près de l'équateur. Selon AXELROD (1970), les angiospermes seraient effectivement originaires de zones proches de l'équateur, puis, à partir du Crétacé moyen, auraient migré vers les pôles en se diversifiant (radiation adaptative). Les angiospermes auraient d'abord été confinées aux niches écologiques délaissées par les pinophytes alors dominants, puis auraient envahi le reste du globe, grâce à des appareils végétatifs et reproducteurs plus performants. La co-évolution avec les insectes et les vertébrés a largement contribué à leur expansion rapide et à leur succès sur les autres lignées. Cependant, d'après BOL-LIGER (1994), la radiation des angiospermes est due au moins autant à la rapidité de la phase juvénile et au raccourcissement du cycle de reproduction (néoténie) qu'à la co-évolution. De plus, leur exceptionnelle potentialité de diversification est favorisée par leur plasticité végétative et reproductive quasi illimitée. Cette plasticité serait liée à une activité méristématique bien supérieure à celle d'autres groupes.

Origine des angiospermes

D'où viennent les angiospermes? Il semble qu'il faille en chercher l'origine du côté des grandes fougères arborescentes à graines du Dévonien supérieur (*Bennettitales*, *Caytoniales* et *Glossopteridales*). Selon certaines analyses cladistiques, les angiospermes et les *Bennettitales* forment une lignée monophylétique (CRANE, 1985; DOYLE & DONOGHUE, 1987).

DOYLE & al. (1994) confirment le monophylétisme d'un ensemble angiospermes – *Gnetales*. Les *Anthophytes*, c'est-à-dire les *Bennettitales*, *Pentoxylon*, *Gnetales* et angiospermes, seraient soit monophylétiques, soit polyphylétiques, c'est-à-dire que la fleur serait apparue plusieurs fois au cours de l'évolution. Le groupe-frère des *Anthophytes* serait soit des fougères à graines (*Caytoniales* et/ou *Glossopteridales*), soit des *Coniferopsides*. Il ne tranche pas entre les deux hypothèses originelles: le scénario euanthial besseyen ou le scénario pseudanthial englérien. Dans une étude phylogénétique récente basée sur des données moléculaires CHASE, SOLTIS, OLMSTEAD & al. (1993) identifient les *Gnetales* (*Gnetum*, *Welwitschia* et *Ephedra*) comme groupe-frère (*sister-group*) des angiospermes.

Il faut enfin mentionner qu'à l'encontre de ces théories généralement acceptées, quelques auteurs récents professent des hypothèses discordantes. MARTIN & al. (1993), en se basant sur différentes analyses moléculaires (gènes *gapC* et *rbcL* de l'ADN chloroplastique), font remonter la séparation gymnospermes – angiospermes au Carbonifère supérieur (–330 millions d'années) et la divergence monocotylédones – dicotylédones au Carbonifère tardif (–300 millions d'années). Au vu des quelque 200 millions d'années de différence entre la datation classique et crétacéenne de l'apparition

des angiospermes et cette hypothèse paléozoïque, on peut se demander si le traitement statistique des données n'est pas responsable de telles divergences. Martin & al. n'admettent ni la théorie euanthiale, ni l'ancêtre magnoliidien des angiospermes, rejoignant en cela des auteurs comme BURGER (1977) et MEEUSE (1987) (voir plus loin).

L'archétype angiospermien

A quoi ressemblait l'archétype angiospermien? Une première hypothèse, essentiellement dérivée de l'école d'Engler (école allemande), considère la fleur angiospermienne primitive comme simple, nue et imparfaite et constituant des inflorescences plus ou moins enrichies de bractées. Elle aurait évolué en se compliquant, c'est-à-dire par l'acquisition d'une double enveloppe périanthaire, de l'hermaphroditisme, etc. Cependant, depuis la découverte de fossiles de *Bennettitales* du Jurassique (ARBER & PARKIN, 1907), la majorité des phylogénéticiens (école de Bessey ou anglo-saxonne) ont soutenu l'hypothèse de la grande fleur primitive magnoliidienne, c'est-à-dire la théorie de l'Euanthe magnoliidien d'origine bennettitoïde. Pourtant cette théorie, retenue par tous les grands systèmes actuels, est remise en question par une tendance que l'on pourrait qualifier de néo-englérienne (DILCHER, 1979; LEROY, 1993), qui soutient que la fleur originelle aurait pu évoluer à partir de la contraction des axes d'un épi de petites fleurs nues muni à sa base de bractées foliacées (*Saururus*), puis pétaloïdes (*Houttuynia*, *Anemopsis*), *Hedyosma* étant un parfait exemple de ces "fossiles vivants" selon LEROY (1983). Pour cette école, c'est du côté des *Piperales* (*Saururaceae* et *Chloranthaceae*) que le modèle de la fleur originelle angiospermienne est à rechercher.

DOYLE & al. (1994) remet fortement en question l'archétype angiospermien que représenterait le *Magnolia* à la lumière des résultats les plus récents basés sur la morphologie ou la biologie moléculaire. Selon lui, la fleur primitive devrait plutôt ressembler à *Cabomba*, *Lactoris* ou *Saruma* et aux monocotylédones, c'est-à-dire trimère, bisexuée, périanthée, à étamines parfaites et à carpelles contenant plusieurs ovules anatropes à placentation laminaire. Certaines *Nymphaeales*, *Piperales* et *Aristolochiales* pourraient être d'autres bons candidats du modèle primitif au vu de leurs affinités avec les anthophytes non-angiospermiens mises en évidence par des données moléculaires ou morphologiques.

A l'encontre de l'hypothèse d'un prototype originel magnoliidien, GOTTSBERGER (1993) remarque que les fleurs de *Magnolia* présentent des structures déjà bien adaptées à la cantharophilie. Ces modifications seraient apparues de manière convergente aussi bien dans les groupes primitifs que dans les groupes évolués.

Les dernières découvertes paléontologiques montrent qu'effectivement les fleurs de la fin du Secondaire sont en majorité petites, unisexuées ou bisexuées avec un périanthe indifférencié, des étamines massives à déhiscence valvaire, des carpelles uniovulés. De plus, il semble que des fleurs à organisation lauracéenne, pipéralienne ou hamaméliidienne (*Platanus*) sont mieux représentées au début du Crétacé que les grandes fleurs de type *Magnolia* (FRIIS & ENDRESS, 1990; DILCHER & CRANE, 1984; KUBITZKI & al., 1993) qui seraient même apparues postérieurement. CRANE & al. (1993) ont daté du pollen de *Clavatipollenites* et des fruits de *Couperites*, plantes proches des *Chloranthaceae* actuelles, à 127 millions d'années. Des feuilles et des pollens d'autres dicotylédones non-magnoliidiennes et de monocotylédones ont probablement la même ancienneté. Nous renvoyons les lecteurs à CRANE (1993), DOYLE

(1994), DOYLE & DONOGHUE (1993), ENDRESS (1986), ENDRESS & FRIIS (1994) et FRIIS & al. (1994) pour de plus amples informations sur l'origine des plantes à fleurs.

La phyllotaxie spiralée est moins répandue qu'on ne le croit dans les groupes considérés comme primitifs. On y trouve plus communément des constructions irrégulières et verticillées (ENDRESS, 1986). Chez les fleurs apérianthées de type primitif, les attractions optique et olfactive devaient être réalisées par les étamines et les carpelles (ENDRESS, 1990). Ce même auteur relève en 1993 que si c'est toujours parmi les *Magnoliidae* (*sensu* Cronquist) qu'il faut rechercher l'archétype angiospermien, le candidat serait plutôt une fleur petite, à organes peu nombreux et en nombre mal défini. Les *Chloranthaceae*, *Piperaceae* et *Ceratophyllaceae* pourraient correspondre à ce modèle.

En résumé, les découvertes récentes en paléobotanique prouvent que différents types de fleurs sont apparus plus ou moins simultanément à la fin du Secondaire. Elles pourraient toutes constituer des archétypes angiospermiens très crédibles:

- grandes fleurs strobiloïdes de type magnoliidien;
- petites fleurs parfaites de type lauracéen;
- fleurs très réduites de type pipéralien et chloranthalien (“paleoherbs”);
- chatons semblables à ceux des hamamélides primitives actuelles (*Platanaceae*).

Les grandes lignées angiospermiennes

Les angiospermes (*Angiospermae*) constituent classiquement un embranchement dénommé *Magnoliophyta* (entre autres, par CRONQUIST, 1988). Cet embranchement est divisé en deux classes:

- les monocotylédones (*Monocotyledonae* ou *Liliopsida*)
- les dicotylédones (*Dicotyledonae* ou *Magnoliopsida*).

Dans leur étude phylogénétique basée sur des caractères moléculaires (analyse du gène *rbcL*), CHASE, SOLTIS, OLMSTEAD & al. (1993) mettent en évidence deux clades angiospermiens, quelque peu différents de la division classique entre monocotylédones et dicotylédones. Ces deux groupes correspondent à deux grands types de pollen:

- les angiospermes à pollen uniaperturé (et formes dérivées) comprenant toutes les monocotylédones, plus les dicotylédones dites primitives (*Magnoliales*, *Laurales* et “paleoherbs”: *Aristolochiales*, *Piperales*, *Nymphaeales*);
- les angiospermes à pollen triaperturé (et formes dérivées) comprenant toutes les autres dicotylédones, y compris certains groupes primitifs comme les *Ranunculales* et les *Papaverales*. Les dicotylédones regroupées dans ce clade sont nommées “*Eudicotyledons*” (= vraies dicotylédones).

L'ajustement entre cette nouvelle articulation et les systèmes classiques est d'autant plus aisé que la parenté entre les dicotylédones primitives et certaines monocotylédones n'est plus discutée. Les paléoherbes (*Aristolochiales*, *Piperales* et *Nymphaeales*) seraient étroitement apparentées avec des monocotylédones considérées elles aussi

comme primitives (*Arales*) (DAHLGREN, 1983). De plus, KUBITZKI & al. (1993) constatent qu'en général les monocotylédones et les dicotylédones magnoliidiennes partagent de nombreuses caractéristiques phytochimiques et embryologiques. Il ressort des travaux actuels que les dicotylédones forment un groupe artificiel, alors que les monocotylédones sont monophylétiques.

Selon les systèmes pré-moléculaires, la frontière entre monocotylédones et dicotylédones n'est pas rigoureuse. Il y a dichotomie et divergence progressive depuis un tronc commun paléoangiospermien, en passant par les monocotylédones "dicotylénoïdes" (*Arales*) et les dicotylédones "monocotylénoïdes" (*Nymphaeales*, *Piperiales*), jusqu'aux monocotylédones et aux dicotylédones évoluées (p. ex.: *Orchidales*, *Campulales*) situées à l'extrémité de chacune des deux branches. Les monocotylédones et dicotylédones évoluées ne partagent presque plus de caractères avec l'autre sous-classe, alors que les protomonocotylédones et les paléodicotylédones ont de nombreuses symplésiomorphies.

De tous les systèmes de classification modernes (Cronquist, Takhtajan, Stebbins, Dahlgren et Thorne), ce sont les deux derniers qui semblent être les mieux corroborés par les méthodes utilisant la biologie moléculaire et la cladistique.

MONOCOTYLEDONAE

Les monocotylédones seraient apparues au Crétacé supérieur (Albien-Cénomannien: -100 millions d'années). Selon la plupart des phylogénéticiens, elles seraient issues d'un tronc protomagnoliidien de plantes ligneuses à vaisseaux imparfaits et à fleurs trimères. L'état herbacé, la néoténie et l'absence d'assise libéro-ligneuse (cambium) seraient des réductions secondaires. Une autre théorie remet en question cette hypothèse et considère les monocotylédones comme étant à l'origine des angiospermes (BURGER, 1981). En d'autres termes, l'archétype angiospermien serait une plante protomonocotylédonienne herbacée, à petites fleurs trimères, proche des liliacées actuelles. L'apparition d'un deuxième cotylédon serait due à un changement d'axe de symétrie provoquant un dédoublement secondaire (LEROY, 1993). D'après BURGER (1996), le cotylédon des monocotylédones n'est pas homologue à ceux des dicotylédones, mais plutôt à la première feuille des nymphéacées.

Les monocotylédones ne sont pas totalement isolées des dicotylédones. DAHLGREN (1983) constate une certaine parenté et des termes de passage entre les *Dioscoreaceae* et les *Annonaceae*, entre les *Piperaceae* et les *Araceae* et entre les *Nymphaeales* et les *Alismatales*. L'archétype monocotylédonien est situé par Cronquist et Takhtajan du côté des monocotylédones aquatiques, leurs *Alismatidae*. Cette opinion est contestée par DAHLGREN (1983) qui soutient que le prototype initial est une fleur dont tous les verticilles sont construits sur le modèle trimère, éventuellement hexamère et que les dédoublements doivent être considérés comme des apomorphies. Les très nombreux carpelles et étamines des *Butomaceae* seraient des apomorphies, les plésiomorphies devant être recherchées du côté des *Liliaceae*.

Les résultats fournis par la biologie moléculaire (CHASE, SOLTIS, OLMSTEAD & al., 1993; DUVALL & al., 1993; CHASE & al., 1995) corroborent l'hypothèse de l'archaïsme des *Arales* et des *Alismatales* infirmant l'hypothèse de Dahlgren. Ces deux ordres seraient proches des "paleoherbs" dicotylédoniennes (*Piperiales*, *Aristolochiales*, *Nymphaeales*), avec lesquelles elles constitueraient un tronc archaïque en amont de la dichotomie classique monocotylédones-dicotylédones.

La classification des monocotylédones est assez discutée. On admet classiquement qu'il y a sept lignées monocotylédoniennes (dont le monophylétisme est parfois remis en question): lignées alismatidienne, aralienne, liliacienne, commélinacienne, zingibérienne, arécadienne et broméliacienne.

Ces lignées sont regroupées différemment selon les auteurs. Certains ont une approche très globalisante, tel Takhtajan, qui forme seulement deux sous-classes: les *Liliidae* et les *Arecidae*. Au contraire, Dahlgren et Thorne proposent huit, respectivement neuf super-ordres: *Alismatiflorae*, *Ariflorae*, *Liliiflorae*, *Bromeliiflorae*, *Zingiberiflorae*, *Commeliniflorae*, *Areciflorae* plus un ou deux autres super-ordres à statut et position controversés. Entre ces deux extrêmes, Cronquist propose cinq sous-classes: *Alismatidae*, *Arecidae*, *Commelinidae*, *Zingiberidae* et *Liliidae*; tandis que Stebbins en propose quatre en intégrant les *Zingiberales* aux *Commelinidae*.

Les systématiciens moléculaires (CHASE, SOLTIS, OLMSTEAD & al., 1993; DUVALL & al., 1993; CHASE & al., 1995) proposent une classification proche de celles de Dahlgren et Thorne (pour les super-ordres Dahlgren et Thorne utilisent les suffixes *-florae* en 1993, et THORNE *-anae* en 1992):

- deux super-ordres archaïques, les *Aranae* et les *Alismatanae*,
- un ensemble liliacien: les *Lilianae*, *Asparaganae*, etc.,
- un ensemble commélinacien: *Commelinanae*, *Zingiberanae*, *Bromelianae*, *Arecanae*.

Les candidats pour un modèle archaïque protomonocotylédonien: phylums aridien et alismatidien

Les phylums aridien et alismatidien sont rangés dans les *Alismatidae* et les *Arecidae* *p.p.* de Cronquist, et dans les super-ordres des *Alismatiflorae/Alismatanae* et des *Ariflorae/Aranae* de Dahlgren et Thorne.

Les *Alismatidae/Alismatanae* seraient étroitement reliées aux *Nymphaeales*, en particulier au genre *Cabomba* à fleurs trimères (liliacéennes). DAHLGREN (1983) met en évidence une parenté entre les *Alismatiflorae* et les *Ariflorae* sur la base du partage des caractères suivants: tige dépourvue de vaisseaux, grains de pollen trinucclés, absence d'albumen dans les graines et morphologie foliaire semblable. Cette proximité est corroborée par la systématique moléculaire qui confirme la position archaïque des *Alismatiflorae/Ariflorae* au sein des monocotylédones et leur parenté avec les paléoherbres dicotylédoniennes (*Aristolochiales*, *Nymphaeales*, *Piperiales*) (CHASE, SOLTIS, OLMSTEAD & al., 1993; DUVALL & al., 1993; CHASE & al., 1995). Cette position ancestrale renforce l'hypothèse d'un tronc commun protoangiospermien constitué de protomonocotylédones araliennes et de paléoherbres pipéraliennes (EMBERGER & CHADEFAUD, 1960; DAHLGREN & al., 1985). L'analyse de différents gènes désigne le genre *Acorus* comme la monocotylédone actuelle la plus proche de l'archétype archaïque (CHASE, SOLTIS, OLMSTEAD & al., 1993; DUVALL & al., 1993; NADOT & al., 1995; CHASE & al., 1995; SOLTIS & al., 1997; SAVOLAINEN & al., inéd.).

En conséquence, on doit considérer que des caractères trouvés chez les *Arales* (*Acoraceae*, *Araceae*) sont plésiomorphes, en particulier les petites fleurs apérianthées. Cela remet en question la théorie euanthiale d'Arber & Parkin et revalide l'hypothèse pseudanthiale néo-anglicienne.

Phylums liliidien et commélinidien

Ces lignées englobent les concepts liliidien, zingibérien, broméliidien (souvent inclus dans le suivant) et commélinidien des phylogénéticiens. Ils regroupent des familles dont les fleurs présentent soit les caractères typiques des monocotylédones (fleurs trimères, grandes et voyantes), soit des taxons dont l'appareil floral est profondément transformé (fleurs réduites regroupées en épis ou épillet).

Les monocotylédones liliidiennes (= *Liliiflorae sensu* Dahlgren) se distinguent des commélinidiennes [= *Commeliniflorae* (inclus *Bromeliales*), *Zingiberiflorae*] par les caractères suivants:

- absence de vaisseaux dans la tige, ou alors, cloison transversale du vaisseau munie de perforations scalariformes (chez les commélinidiennes: présence de vaisseaux, généralement avec cloison transversale à perforations simples);
- périanthe à deux verticilles pétaloïdes (un seul chez les commélinidiennes);
- présence de nectaires (absence chez les commélinidiennes);
- pollen binucléé (trinucléé chez les commélinidiennes);
- placentation axile (apicale ou basale chez les commélinidiennes);
- placenta à plusieurs ovules (un seul ovule chez les commélinidiennes);
- fruit capsulaire ou bacciforme (akène ou caryopse chez les commélinidiennes).

Ces caractères, énumérés par DAHLGREN (1983), sont à compléter par d'autres caractères chimiques, embryologiques ou sérologiques. La fluorescence par les ultraviolets des parois cellulaires lui permet de séparer ses *Commeliniflorae* de ses *Liliiflorae*. D'après lui la plupart des caractères liliidiens doivent être considérés comme archaïques chez les monocotylédones (état ancestral ou plésiomorphe). Trois lignées monocotylédoniennes seraient issues du tronc archaïque liliidien: les monocotylédones commélinidiennes, les monocotylédones broméliidiennes et les monocotylédones zingibériennes.

La systématique moléculaire (CHASE, SOLTIS, OLMSTEAD & al., 1993; DUVALL & al., 1993; CLARK, 1993; CHASE & al., 1995) met en évidence le polyphylétisme du phylum broméliidien des auteurs et justifie ainsi l'inclusion des *Bromeliales* dans les *Commelinanae/Comeliniflorae* de Dahlgren et de Thorne. Ainsi, d'un point de vue phylogénétique actuel, les *Liliales* constituent un phylum liliidien, les *Bromeliales*, les *Zingiberales* et les *Commelinales*, un phylum commélinidien dérivé du premier.

Le phylum arecidien

Les palmiers formeraient un phylum qui partage un ancêtre commun avec toutes les autres lignées monocotylédoniennes, sauf l'alismatidienne et l'aridiennne. Il est donc acquis que les *Arecidae* selon Cronquist, Takhtajan et Stebbins (*Arales* et *Arecales*) sont artificielles.

THORNE (1983) et DAHLGREN (1983) les placent respectivement dans leurs *Arecanae* et *Areciflorae*. CHASE, SOLTIS, OLMSTEAD & al. (1993) et DUVALL &

al. (1993), sur la base d'analyses moléculaires, intègrent *Arecaeae*, *Zingiberanae* et *Commelinanae* dans un vaste ensemble commélinidien. Ces auteurs considèrent que les *Cyclanthaceae* et *Pandanaceae* doivent être retirées des *Arecales* et rattachées au phylum liliidien. Effectivement, les acides férulique, diférulique et p-coumarique, caractéristiques des *Arecales* et du phylum commélinidien ne se retrouvent ni chez les *Pandanaceae*, ni chez les *Cyclanthaceae*.

DICOTYLEDONAE

L'hypothèse actuellement retenue par la majorité des phylogénéticiens considère les dicotylédones comme plus proches du modèle angiospermien archaïque que les monocotylédones. Du pollen, semblable à celui des *Chloranthaceae* actuelles, a été daté de l'Aptien (environ – 110 millions d'années). La théorie classique de la fleur primitive d'origine bennettitopside de type magnoliidien, à pièces florales, étamines et carpelles disposés en spirale sur un axe allongé, reste valable (théorie de l'euanthe). L'origine de cette fleur serait coniféroside. De toutes façons, ces deux formes primitives, grand strobile magnoliidien ou épi chloranthacéen, se retrouvent chez les dicotylédones archaïques actuelles.

Une minorité de phylogénéticiens (DILCHER, 1979; MEEUSE, 1987; LEROY, 1993) placent l'origine des dicotylédones chez les monocotylédones. Cette hypothèse n'est pas partagée par les classiques (Cronquist, Takhtajan, Stebbins, Dahlgren, Thorne) qui considèrent que la fleur polymère à disposition spiralée représente le prototype angiospermien, même si la fleur trimère a quand même existé très tôt (environ – 100 millions d'années).

Les fleurs monochlamydes ou achlamydes seraient apparues il y a 90 millions d'années par adaptation à l'anémophilie. La fleur verticillée, munie de pétales, diplostémone ou haplostémone aurait aussi une centaine de millions d'années; la fleur à androcée polymère non spiralée serait probablement dérivée de cette fleur diplo- ou haplostémone. Ce type de fleurs serait apparu indépendamment dans plusieurs groupes dicotylédoniens non apparentés. Enfin, gamopétalie et inférovarie sont généralement considérées comme des caractères évolués.

La classification de CRONQUIST (1981) propose six sous-classes de *Magnoliopsida*: *Magnoliidae* – *Hamamelidae* – *Caryophyllidae* – *Dilleniidae* – *Rosidae* – *Asteridae*.

D'après EHRENDORFER (1983), des correspondances importantes existent entre les grands systèmes de classification. Les *Magnoliidae sensu lato* de Takhtajan, Stebbins et Cronquist correspondent aux *Annoniflorae/Nymphaeiflorae/Rafflesiiflorae* de THORNE (1983) et aux *Magnoliiflorae/Nymphaeiflorae/Ranunculiflorae* de DAHLGREN (1983). Les *Caryophyllidae* font aussi l'unanimité. Les *Rosidae* de Takhtajan, Cronquist et Stebbins sont approximativement synonymes des *Geraniiflorae/Santaliflorae/Rutiflorae/Proteiflorae/Rosiflorae/Myrtiflorae* de Thorne et Dahlgren. Les *Dilleniidae* des trois premiers auteurs recouvrent plus ou moins les *Theiflorae/Violiflorae/Malviflorae/Primuliflorae* des deux derniers. Au niveau des gamopétales, il y a aussi consensus malgré une taxonomie variable suivant les auteurs. A contrario, le concept "*Corniflorae*" recouvre une notion très différente selon les auteurs. DAHLGREN (1983) en fait un vaste concept regroupant de nombreux taxons astéridiens (par exemple: *Dipsacales*) alors que TAKHTAJAN (1980) et THORNE (1992) sont plus restrictifs. Quant à CRONQUIST (1988), il ne considère les *Cornales* que comme un ordre

à inclure dans ses *Rosidae*. La systématique moléculaire (XIANG & al., 1993) corrobore une délimitation restrictive du clade cornacéen.

Il est cependant très intéressant de constater que plusieurs travaux récents, basés sur la systématique classique (DAHLGREN, 1983; THORNE, 1983, 1992) ou sur la biologie moléculaire (CHASE, SOLTIS, OLMSTEAD & al., 1993; OLMSTEAD & al., 1993) mettent en évidence un ou plusieurs ordres intermédiaires entre les *Rosidae* et les *Asteridae*. Les *Cornales*, *Apiales* et *Aquifoliaceae s.l.* sont souvent incluses dans ce groupe intermédiaire, qui correspond à un concept cornacéen.

S'il y a accord sur les trois concepts magnoliidien, caryophyllidien et astéridien, le concept hamamélidien au sens de Cronquist n'est retenu ni par Thorne ni par Dahlgren. De même que la différence fondamentale entre *Dilleniidae* et *Rosidae* soutenue par Cronquist, Takhtajan et Stebbins et qui est rejetée par les autres auteurs.

Les récents travaux de systématique moléculaire (CHASE, SOLTIS, OLMSTEAD & al., 1993; SOLTIS & al., 1997) proposent deux grands groupes de dicotylédones:

- les dicotylédones primitives à pollen uniaperturé (et ses dérivés): *Magnoliales*, *Laurales*, “paleoherbs” (*Aristolochiales*, *Nymphaeales*, *Piperiales*).
- les vraies dicotylédones (ou “eudicots”) à pollen triaperturé (et ses dérivés), c'est-à-dire, toutes les autres. La réalité de ce clade eudicotylédonien (pollen triaperturé) est confirmée par DRINNAN & al. (1994) sur la base de la morphologie florale. Les premiers pollens de ce type dateraient d'environ 128 millions d'années (Barrémien moyen).

Les Renonculidées (*Ranunculaceae*, *Papaverales*, *Lardizabalaceae*) et les “lower hamamelids” sont en position basale par rapport aux autres eudicotylédones (DRINNAN & al., 1994). Les autres “eudicots” sont divisées en trois clades correspondant plus ou moins aux *Caryophyllidae*, *Rosidae* et *Asteridae* des Cronquist et Takhtajan.

Les *Rosidae* et *Asteridae sensu* Cronquist sont deux groupes-frères qui correspondent assez bien, d'une part, aux taxons caractérisés par l'association corolle gamopétale et ovule ténuinucellé (*Asteridae*) et, d'autre part, à l'association corolle dialypétale et ovule crassinucellé (*Rosidae*). Au contraire, les *Dilleniidae* et les *Hamamelidae* sont polyphylétiques.

Les *Dilleniidae* sont répartis entre les *Rosidae* (Dilleniides dialypétales) et les *Asteridae* (Dilleniides gamopétales).

La systématique moléculaire (CHASE, SOLTIS, OLMSTEAD & al., 1993; SOLTIS & al., 1997) met en évidence le polyphylétisme des *Hamamelidae* selon Cronquist corroborant ainsi la dispersion des ordres hamamélidiens préconisée par Dahlgren et Thorne. L'analyse du gène *rbcL* met en évidence deux phylums hamamélidiens:

- les “lower hamamelids”, situés en position ancestrale (“basalmost lineage”) par rapport aux “eudicots” (dicotylédones à pollen triaperturé): *Hamamelidales*, *Trochodendrales* et *Cercidiphyllales* et autres ordres proches. Ces hamamélides inférieures seraient apparentées aux *Saxifragaceae* (MORGAN & SOLTIS, 1993). Du pollen de “lower hamamelids” (*Trochodendrales*, *Platanaceae*, *Buxaceae*) a été daté de l'Albien tardif (–97 millions d'années) (DRINNAN & al., 1994).

- les “higher hamamelids” constitués d’une branche urticalienne (*Ulmaceae*, *Urticaceae*, *Moraceae*) et d’une branche fagaliennne (*Betulaceae*, *Juglandaceae*, *Casuarinaceae*, *Fagaceae*). Ils seraient proches des *Rosaceae* et des *Rhamnaceae*.

Enfin, EHRENDORFER (1983) résume les résultats obtenus par les recherches multidisciplinaires, les angiospermes étant divisés de la manière suivante:

- deux clades dicotylédoniens primitifs (pollen uniaperturé et dérivé): les *Magnoliidae* ligneuses (*Magnoliales*, *Winterales*, *Laurales*), et les “paleoherbs” des biologistes moléculaires (*Chloranthaceae*, *Austrobaileya*, *Nymphaeales*, *Piperiales*, *Aristolochiales*, etc.);
- en position basale par rapport aux “eudicots” (pollen triaperturé et dérivé): les Renonculidées, *Nelumbo*, les “lower hamamelids” (*Platanus*, *Trochodendrales*, etc.);
- en position intermédiaire par rapport aux “eudicots”: les *Caryophyllidae*, les “higher hamamelids” (*Urticales*, *Fagales*), les *Rosidae* (inclus les *Dilleniidae* dialypétales);
- en position terminale: les *Asteridae* (inclus les *Dilleniidae* sympétales).

Les dicotylédones primitives: les phylums magnoliidien (sensu Cronquist) et hamamélidien archaïque

Ce sont les phylums archaïques, partageant encore de nombreuses plésiomorphies avec les protomonocotylédones. Dans plusieurs ordres les deux enveloppes florales sont indistinctes (périanthe homoïochlamyde constitué de tépales) et disposées, comme les étamines et les carpelles, en spirale. La trimérie est fréquente ainsi que le pollen uniaperturé. Autres caractères archaïques: le nombre indéfini d’étamines, souvent de structure lamellaire et mal différenciées en anthère et filet, et de carpelles libres (dialycarpellie ou apocarpellie). On observe le passage de la trimérie à la pentamérie ainsi que l’apparition du pollen triaperturé chez les *Ranunculales* (“basalmost group” des eudicotylédones). Ce groupe primitif correspond donc au concept ranalien reconnu par tous les grands systèmes modernes de classification depuis de Candolle. La présence des *Piperiales* et des hamamélides archaïques dans cet ensemble prouve que la fleur apérianthée doit aussi être considérée comme primitive.

Les dicotylédones primitives font plus ou moins l’unanimité parmi les systématiciens qui les placent dans des taxons et des niveaux évolutifs équivalents. Ceci est corroboré par la systématique moléculaire (CHASE, SOLTIS, OLMSTEAD & al., 1993) qui met en évidence quatre groupes archaïques:

- les paléoherbes à pollen uniaperturé (ou dérivé), proches des protomonocotylédones (*Arales* et *Alismatales*) (voir plus haut): *Aristolochiales*, *Piperiales* et *Nymphaeales*;
- les dicotylédones archaïques ligneuses (paléoarbres), à pollen uniaperturé: *Magnoliales*, *Laurales*, *Illiciales*;
- les eudicotylédones archaïques à pollen triaperturé (ou dérivé), faisant passage entre les paléodicotylédones uniaperturées et les eudicotylédones: *Ranunculales* et *Papaverales*;

- les Hamamélidées inférieures à pollen triaperturé: *Hamamelidales*, *Trochodendrales*, *Cercidiphyllales*, à la base des eudicotylédones.

Ces lignées dicotylédoniennes archaïques correspondent plus ou moins:

- aux *Magnoliidae* et aux *Hamamelidae* p.p. selon Cronquist;
- aux *Magnoliidae/Magnolianaes*, *Magnoliidae/Nymphaeanaes* (*Nymphaeales*) et aux *Ranunculidae/Ranunculanaes* (*Ranunculales*) selon Takhtajan;
- aux *Magnoliidae* selon Stebbins;
- aux *Magnoliiflorae*, *Nymphaeiflorae* (*Nymphaeales*), *Ranunculiflorae* (*Ranunculales*) selon Dahlgren;
- aux *Magnolianaes* et aux *Nymphaeanaes* (*Nymphaeales*) selon Thorne.

Un groupe atypique: le phylum caryophyllidien

Ce groupe est naturel mais polymorphe. Il correspond aux *Caryophyllidae* de Cronquist. On y trouve un ensemble de caractères bien particuliers mais qui ne sont pas forcément liés les uns aux autres: 1) parfois ovule amphitrope ou campyloptrope, 2) parfois périsperme (nucelle) comme tissu nourricier, 3) parfois trimérie, avec passage progressif de la trimérie à la pentamérie (*Polygonaceae*), 4) parfois hétérochlamydie (*Caryophyllaceae*); 5) présence de composés chimiques particuliers (flavonoïdes et bêtaïnes).

L'origine du groupe serait à rechercher du côté des *Ranunculaceae*. Sauf pour Thorne, le groupe fait l'unanimité chez les phylogénéticiens:

- Stebbins suit l'avis de Cronquist en les maintenant dans une seule sous-classe, les *Caryophyllidae*.
- Takhtajan de même, en plaçant les deux ordres *Caryophyllales* et *Polygonales* dans le super-ordre des *Caryophyllanaes*.
- Dahlgren les place dans deux super-ordres différents: *Caryophylliflorae* et *Polygoniflorae*, proches l'un de l'autre, et des *Ranunculiflorae*.
- Thorne, quant à lui, disperse les deux ordres dans deux super-ordres distincts, les *Caryophyllanaes* et les *Theanaes*.

Les analyses moléculaires de CHASE, SOLTIS, OLMSTEAD & al. (1993), SOLTIS & al. (1997) et SAVOLAINEN & al. (1996) confirment la monophylie des *Caryophyllidae* (*sensu* Cronquist). Elles mettent aussi en évidence les liens avec les *Nepenthaceae* et les *Droseraceae*. Elles considèrent aussi les "Caryophyllids" comme une lignée basale soit des "Rosids" soit des "Asterids".

Le phylum rosidien

Ce groupe contient les ordres réunissant les caractères suivants:

- pièces florales verticillées;
- périanthe hétérochlamyde à deux enveloppes florales distinctes: calice et corolle;

- fleurs tétra- ou pentamères;
- pétales libres entre eux;
- ovules bitégumentés et crassinucellés.

Ils correspondent plus ou moins aux sous-classes des *Rosidae* et *Dilleniidae p.p.* de Cronquist, Takhtajan et Stebbins, pouvant être respectivement placées en synonymie approximative avec les *Rosanae-Rutanae-Santalanae-Myrtanae-Cornanae* (= *Rosidae*) et *Violanae-Malvanae-Theanae* (= *Dilleniidae*) de Thorne et Dahlgren.

L'analyse moléculaire de CHASE, SOLTIS, OLMSTEAD & al. (1993) donne des résultats corroborant en général les systèmes proposés par DAHLGREN (1983) et THORNE (1992).

Elle met en évidence un seul phylum, les "Rosids", correspondant en gros aux taxons dialypétales et crassinucellés. Les Rosidées sont groupe-frère des Asteridées (voir plus loin). Ces "Rosids" correspondent aux *Rosidae* et *Dilleniidae* dialypétales de Cronquist. La polyphylétisme des *Dilleniidae* est encore démontré.

Les lignées ancestrales des "Rosids" seraient à rechercher du côté des *Ranunculales*, des "hamamelids" inférieurs (voir plus haut) et des *Saxifragaceae*.

Selon les dendrogrammes moléculaires de CHASE, SOLTIS, OLMSTEAD & al. (1993) le phylum rosidien est constitué des groupes suivants:

- le clade fagalien (*Fagales*, *Casuarinales* et *Juglandales*), proche des deux suivants;
- le clade urticalien (*Urticales*);
- le clade rosalien (*Rosales*, *Rhamnales*, *Fabales*, *Polygalales p.p.*);
- le clade linalien (*Linales*, *Euphorbiales*, *Polygalales p.p.*, *Violales*);
- le clade malvalien (*Malvales*), étroitement lié aux trois suivants;
- le clade sapindalien (*Sapindales*);
- le clade myrtalien (*Myrtales*);
- et le clade capparalien (*Capparales* et taxons contenant des glucosinolates).

La biologie moléculaire souligne l'étroite relation entre *Malvales* et *Sapindales* elles-mêmes apparentées aux *Capparales*. Ces trois ordres sont groupes-frères des *Myrtales*. Les ordres dillénidiens sont définitivement dispersés. Plusieurs lignées rosidiennes ("Ilex clade", "cornacean clade", *Apiales*) sont considérées par CHASE, SOLTIS, OLMSTEAD & al. (1993) comme appartenant aux *Asteridae*. Les *Theales sensu lato* ont été dispersées entre les *Rosidae* et les *Asteridae* par ces études moléculaires.

Le phylum astérien

Cet ensemble regroupe tous les ordres qui présentent des pétales soudés (gamopétalie ou sympétalie). Il correspond exactement à la sous-classe des *Sympetalae* d'Engler. Il regroupe aussi les *Asteridae* et les *Dilleniidae* gamopétales de Cronquist. Dahlgren range les gamopétales dans six de ses super-ordres: *Lamiiflorae*, *Gentianiflorae*, *Primuliflorae*, *Corniflorae p.p.*, *Solaniflorae* et *Asteriflorae*. Conception plus ou moins suivie par Thorne, qui considère comme un sous-ordre de ses *Gentiananae* les *Lamiiflorae*

de Dahlgren, et qui inclut les gamopétales “dilléniidiennes” (*Primuliflorae* et *Corniflorae p.p.*) dans ses *Theanae*.

Il y a donc, pour les auteurs n'utilisant pas les données moléculaires, deux phylums gamopétales: une branche dilléniidienne, au sens de Cronquist, constituée par les *Ericales*, *Ebenales* et *Primulales*, placées par Thorne et Dahlgren dans leurs *Theanae/Primuliflorae* et une branche astériidienne, englobant tous les autres ordres.

Quant aux systématiciens moléculaires, ils regroupent dans un phylum astéridien (“Asterids”), groupe-frère du phylum rosidien traité précédemment, l'ensemble des gamopétales ténuinucellés, plus quelques exceptions (CHASE, SOLTIS, OLMSTEAD & al., 1993; SOLTIS & al., 1997). Ces exceptions se trouvent dans les lignées considérées comme ancestrales des Asteridées, à savoir les *Cornales*, les *Araliales*, certaines *Theales* et un “*Ilex-clade*”. Le concept astéridien des systématiciens moléculaires corrobore les classifications candolléenne et englérienne au détriment de la division besseyenne et cronquistienne entre *Dilleniidae* gamopétales et *Asteridae*. En plus de la gamopétalie et des ovules ténuinucellés, les ovules unitégumentés et la présence d'iridoïdes sont des caractères fréquents dans ce groupe, avec de notables exceptions telles que les *Asterales* et *Campanulales* qui n'ont pas d'iridoïdes, mais de l'inuline.

CHASE, SOLTIS, OLMSTEAD & al. (1993) et OLMSTEAD & al. (1993) identifient plusieurs groupes monophylétiques à l'intérieur des Astérides, à savoir:

- *Cornales*;
- *Ericales sensu lato* c'est-à-dire les Dilléniides gamopétales de Cronquist (*Primulales*, *Ebenales*), plus des *Theales*, des *Violales* et les *Sarraceniaceae*;
- une branche aquifoliacéenne (“*Ilex-clade*”);
- *Apiales*;
- *Dipsacales*;
- *Asterales* (inclus *Campanulales*, *Calycerales*);
- *Gentianales* selon Thorne, c'est-à-dire y compris les *Rubiaceae*;
- *Solanales*;
- *Boraginales*;
- *Lamiales s.l.* (inclus *Scrophulariales*).

Ces quatre derniers groupes forment un ensemble solidement apparenté correspondant aux *Lamiidae* de Takhtajan. Les groupes à dominance dialypétales (*Cornales*, *Ilex*, *Apiales*), les *Dipsacales* et les *Ericales sensu lato*, se retrouvent en position basale par rapport aux *Asterales/Lamiidae*.

Proposition d'une classification

Sur la base des systèmes décrits précédemment et des résultats récents issus de la systématique moléculaire (fig. 1 et 2), la classification suivante peut être provisoirement établie:

Angiospermae regroupant des caractères archaïques: souvent à fleurs trimères, homoïo- ou achlamydes et/ou à disposition spiralée (Magnoliidae et Ranunculidae sensu Takhtajan, Monocotyledonae auct.)

La biologie moléculaire confirme que la division classique entre monocotylédones et dicotylédones est artificielle et que les premiers sont groupe-frère des Magnoliidées.

M. MAGNOLIIDAE (sensu Takhtajan) (= Paleodicotyledonae sensu Chase, Soltis, Olmstead & al.)

Elles correspondent aux *Magnoliidae* de Cronquist et Takhtajan, sans les *Ranunculales* et les *Papaverales*. Ce sont aussi les paléohérbes et paléoarbres des systématiciens moléculaires (paléodicotylédones). Elles partagent de nombreuses plésiomorphies avec les monocotylédones, et en particulier avec les plus archaïques (*Alismatiflorae* et *Ariiflorae* de Dahlgren). Parmi les nombreuses plésiomorphies, citons le pollen de type uniaperturé ou inaperturé, les vaisseaux imparfaits ou absents, les fleurs trimères et/ou à disposition spiralee, l'absence de spécialisation au niveau du périanthe (corolle et calice indistincts ou absents), les étamines souvent imparfaites.

Les lignées suivantes sont confirmées par les analyses moléculaires:

M.1. Paléohérbes

Lignée nymphéaliennne

- *Nymphaeales* (excl. *Nelumbonaceae*): *Nymphaeaceae*, *Cabombaceae*, *Ceratophyllaceae*

Ce clade regroupe des taxons à pollen inaperturé. Il s'agit des *Nymphaeanae* selon Takhtajan et des paléohérbes de Chase et des autres systématiciens moléculaires.

Lignée pipéralienne

- *Piperales*: *Saururaceae*, *Piperaceae*
- *Aristolochiales*: *Aristolochiaceae*

Cette lignée contient les autres paléohérbes de Chase, Soltis, Olmstead & al., celles qui ont un pollen uniaperturé. *Lactoris* apparaît comme plus proche des *Aristolochiaceae* que des *Piperaceae* (QIU & al., 1993). L'archaïsme des piperacées corrobore celui des petites fleurs nues et la validité de l'hypothèse pseudanthiale de la fleur originelle.

Lignée illicialiennne

- *Illiciales*: *Illiciaceae*, *Schisandraceae*
- *Austrobaileyaceae* (*Magnoliales* chez Cronquist), *Amborellaceae* (*Laurales* chez Cronquist)

Ces lianes ligneuses sont également considérées comme groupe basal de tous les autres angiospermes par SOLTIS & al. (1997). Le pollen est tri- ou hexaperturé.

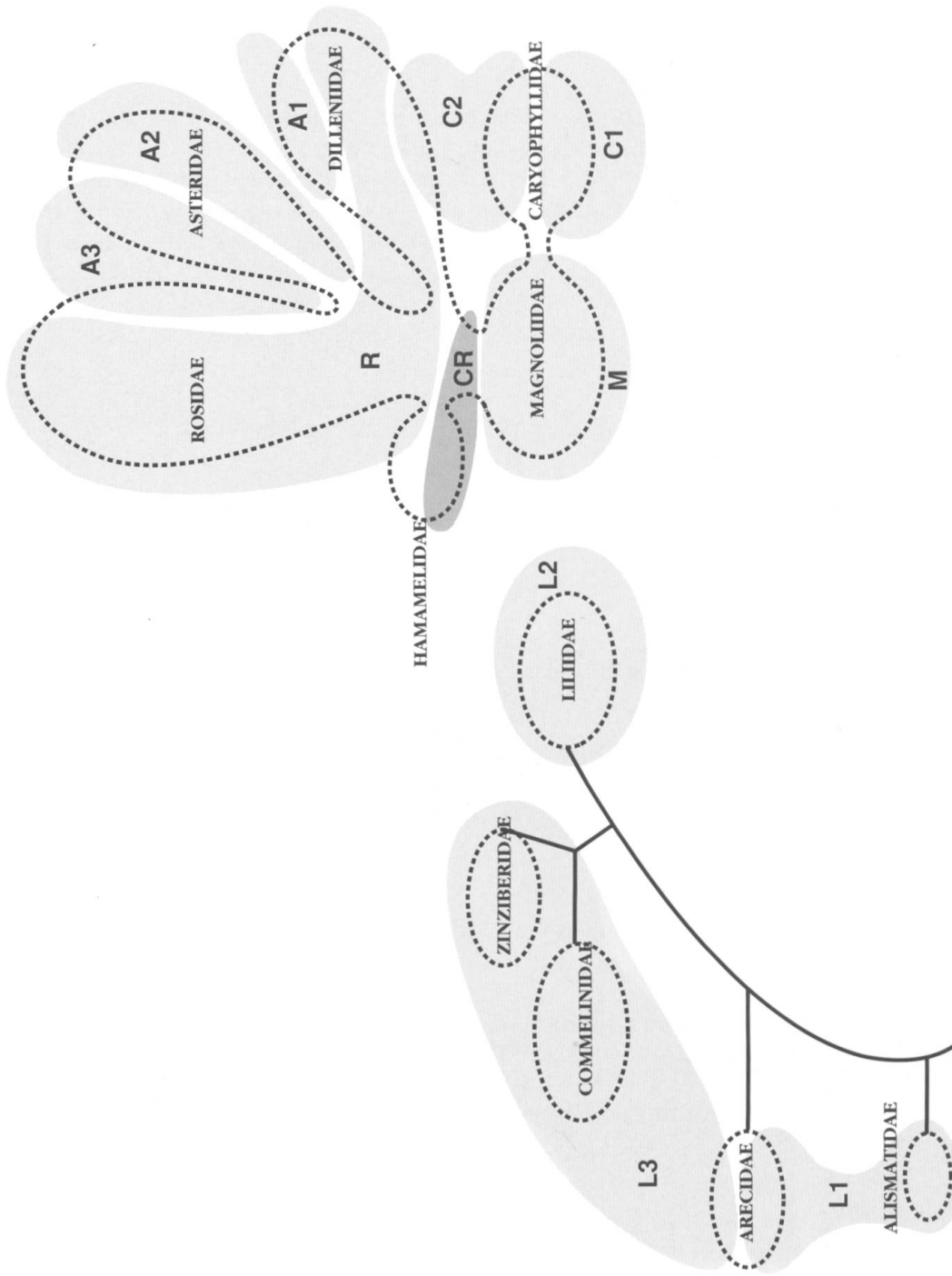


Fig. 1. – Comparaison entre la classification de CRONQUIST (1981, 1988; pointillés) et les groupements présentés dans cet article (gris). **A** = Asteridae; **C** = Caryophyllidae; **L** = Liliidae; **M** = Monocotylédones; **R** = Rosidae; **CR** = complexe renonculalien.

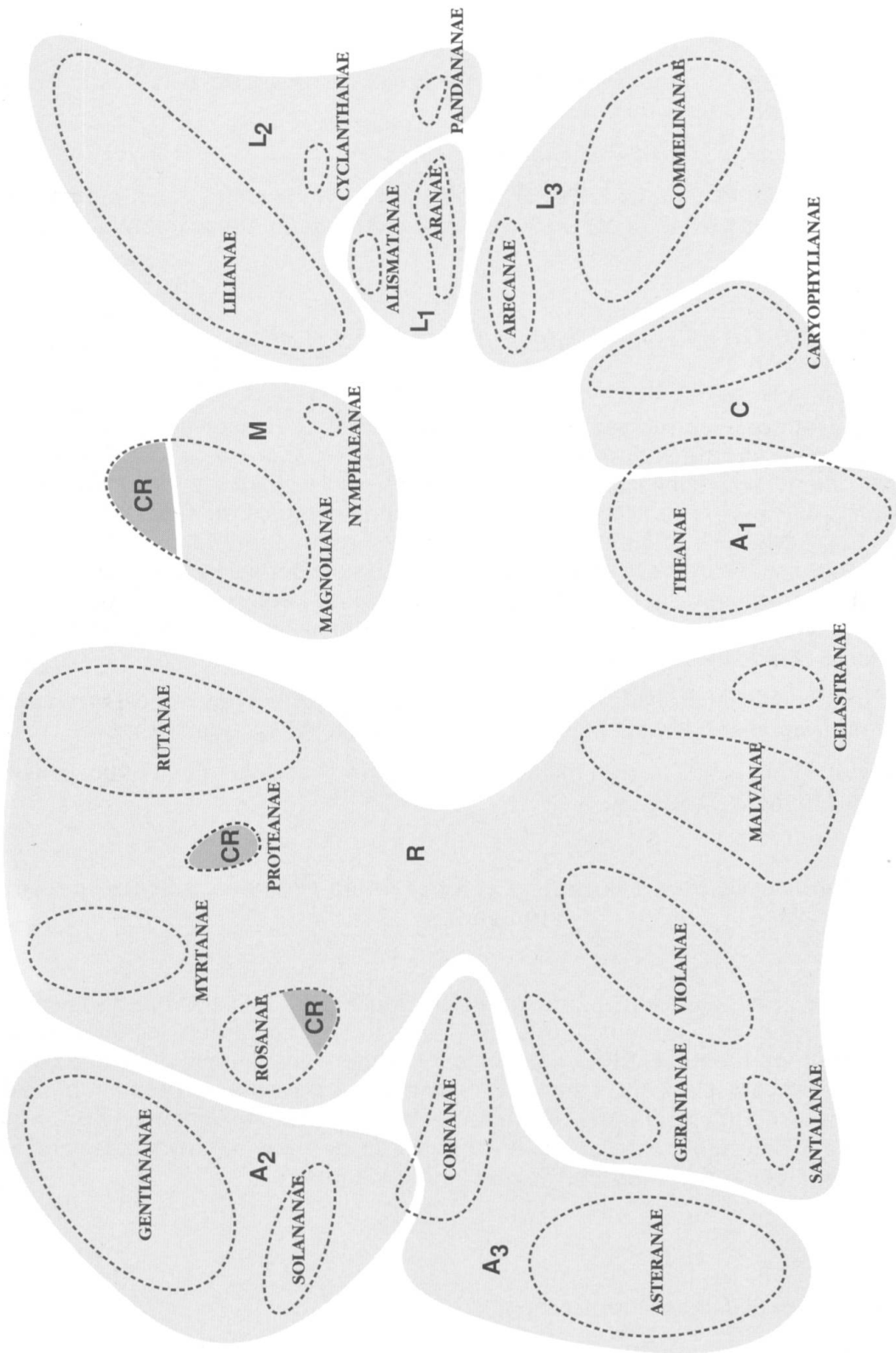


Fig. 2. – Comparaison entre la classification de THORNE (1992; pointillés) et les groupements présentés dans cet article (gris). **A** = Asteridae; **C** = Caryophyllidae; **L** = Liliidae; **M** = Monocotyledones; **R** = Rosidae; **CR** = complexe renonculalien.

M.2. Paléoarbres

Lignée magnoliale

- *Magnoliales*: *Magnoliaceae*, *Annonaceae*, *Myristicaceae*, *Winteraceae*, *Degeneriaceae*, *Cannellaceae*
- *Laurales* p.p.: *Lauraceae*, *Monimiaceae*

La fameuse *Wielandiella* de ARBER & PARKIN (1907) serait l'ancêtre direct des *Magnoliales* actuelles selon l'école besseyenne. Les *Magnolianaes* de Takhtajan recouvrent cette lignée.

L. LILIIDAE (*sensu* Dahlgren) (= *Monocotyledonae auct.*)

Nous considérons les monocotylédones traditionnelles (classe des *Liliopsida* de Cronquist) comme une sous-classe des angiospermes (*Liliidae sensu* Dahlgren) puisqu'elles sont immergées dans les paléodicotylédones par les analyses moléculaires utilisant différents gènes (*rbcL*, *18S*, *atpB*). Elles seraient issues au Crétacé supérieur (environ – 100 Millions d'années) d'une souche protomagnoliidienne de plantes ligneuses à vaisseaux imparfaits et fleurs trimères. Le port herbacé, l'absence de cambium et de racine primaire, la fleur trimère, la feuille parallélinervée et le pollen unia-perturé ou de type dérivé, sont les caractères discriminant les *Liliidae*. L'absence de cambium serait une réduction.

Certains auteurs (BURGER, 1981) considèrent que l'archétype angiospermien est une plante protomonocotylédonienne herbacée portant de petites fleurs trimères.

Les résultats basés sur la systématique moléculaire sont généralement congruents avec ceux de Thorne et Dahlgren.

L.1. Protomonocotyledonae: latifoliées et à nervation réticulée, à fleurs souvent imparfaites

Les lignées ci-dessous sont placées en situation basale, c'est-à-dire considérées comme archaïques par rapport aux autres *Liliidae*. L'habitat aquatique, les feuilles cordiformes à nervation réticulées et les petites fleurs achlamydes doivent donc être considérées comme des caractères ancestraux, renforçant ainsi l'hypothèse pseudanthiale de l'archétype angiospermien. D'après Dahlgren, Thorne et les systématiciens moléculaires, les *Arales* sont apparentées aux *Alismatales* et non pas aux *Arecales*, rejetant ainsi le concept arécidien (*Arales* et *Arecales*) de Cronquist.

Lignée aralienne

- *Arales*: *Acoraceae sensu* Cronquist, *Araceae*

Acorus est en position basale par rapport aux autres lignées liliidiennes. Cependant, il apparaît clairement séparé des *Araceae* dans les arbres moléculaires de *rbcL* (CHASE, SOLTIS, OLMSTEAD & al., 1993 et CHASE & al., 1995) et de *rps4*

(NADOT & al., 1995). Un statut familial peut donc lui être conféré, comme le préconise Cronquist.

La lignée araliennne partage avec la lignée alismatalienne les caractères suivants: tige dépourvue de vaisseaux, pollen trinué, graines exalbuminées, feuilles à nervation réticulée. De plus, elle présente des petites fleurs achlamydes regroupées en inflorescences. Cette inflorescence est primitive et confirme l'hypothèse d'un tronc angiospermien d'où seraient issues les paléohébes (*Piperales*), les *Arales* et les *Alismatales*. Elle renforce aussi la validité de l'hypothèse pseudanthiale du prototype angiospermien.

La feuille large et à nervation réticulée est un caractère partagé avec les *Alismatales* et les paléohébes (*Aristolochiales*, *Nymphaeales*, *Piperales*). On le retrouve cependant dans des lignées liliidiennes plus évoluées (*Dioscoreaceae*, *Smilacaceae*).

Lignée alismatalienne

- *Alismatales*: *Alismataceae*
- *Hydrocharitales*: *Hydrocharitaceae*
- *Zosterales*: *Zosteraceae*

Groupe-frère des *Arales*, ils arborent les mêmes caractères primitifs tout en présentant souvent des fleurs parfaites et bien développées, c'est-à-dire trimères, hétérochlamydes, polystémones, dialycarpellées. Ce sont des plantes aquatiques. Cette lignée recouvre les *Alismatidae* de Cronquist et Takhtajan ainsi que les *Alismatiflorae* de Dahlgren.

L.2. Monocotyledonae homoïochlamydes: angustifoliées, à vaisseaux absents ou imparfaits, généralement euanthiales

Lignée liliienne

- *Liliales*: *Liliaceae*, *Smilacaceae*, *Melanthiaceae*, *Colchicaceae*, etc.
- *Asparagales*: *Asparagaceae*, *Agavaceae*, *Iridaceae*, *Dracaenaceae*, *Amaryllidaceae*, *Orchidaceae*, etc.
- *Dioscoreales*: *Dioscoreaceae*, *Burmanniaceae*, *Pandanaceae*, *Cyclanthaceae*, *Taccaceae*, *Velloziaceae*, etc.

Cette lignée correspond aux *Liliiflorae* de Dahlgren. Cet auteur énumère, entre autres, les caractères suivants comme typiquement liliidiens: les fleurs homoïochlamydes, l'absence de vaisseaux ou les vaisseaux à perforation scalariforme, la présence de nectaires, la placentation axile, les loges pluriovulées et les fruits capsulaires ou bacciformes. Ils sont considérés comme primitifs par rapport aux caractères commélinidiens (la lignée commélinidienne ayant donc dérivé de la liliidienne).

Les *Cyclanthaceae* et *Pandanaceae* apparaissent comme liliidiennes, confirmant le placement de Dahlgren aux dépens de celui de Cronquist.

Les *Dioscoreales* sont ancestrales par rapport aux deux autres ordres, les *Asparagales* étant les plus évoluées (CHASE & al., 1995). Il est intéressant de constater que les feuilles cordées et à nervation réticulée se retrouvent dans l'ordre basal de la lignée (*Dioscoreales*) mais aussi chez les *Smilacaceae* (*Liliales*).

L.3. Monocotyledonae hétérochlamydes: à vaisseaux parfaits, souvent pseudanthiales

Lignée commélinaliennne

- *Poales: Poaceae*
- *Juncales (Cyperales): Juncaceae, Cyperaceae*
- *Bromeliales: Bromeliaceae, Rapateaceae*
- *Commelinales: Commelinaceae, Pontederiaceae*
- *Zingiberales: Zingiberaceae, Musaceae, Strelitziaceae, Heliconiaceae*
- *Typhales: Typhaceae*
- *Arecales: Arecaceae*

Ce sont les *Commelinidae*, *Zingiberidae* et *Arecidae p.p. sensu* Cronquist ainsi que les *Bromeliiflorae*, *Zingiberiflorae*, *Commeliniflorae* et *Areciflorae* de Dahlgren. CHASE & al. (1995) mettent en évidence trois clades: 1) un complexe poïdien-broméliidien (*Poales*, *Cyperales*, *Typhales*, *Sparganiales*, *Bromeliales*); 2) un ensemble *Zingiberales-Commelinales*; 3) les *Arecales*. Il est remarquable de constater qu'avec les gènes *rbcL* et *rps4*, les *Bromeliaceae* sont basales par rapport aux *Poales-Cyperales* qui, au contraire, ne sont pas apparentées aux *Commelinaceae*. Les bractées broméliennes et les glumes poaliennes seraient alors des caractères homologues.

Les *Arecales* apparaissent comme archaïques tandis que le complexe poïdien-broméliidien serait évolué.

Selon Dahlgren, les caractères apomorphiques de ce groupe sont: les fleurs hétérochlamydes, les vaisseaux parfaits, l'absence de nectaires, la placentation apicale ou basale, les loges uniovulées, l'akène, le caryopse, la drupe ou le fruit sec indéhiscent.

Considérant les relations à l'intérieur de la lignée et l'ambiguïté des *Commelinales*, l'utilisation de ce dernier terme devrait être rejeté au profit, par exemple, de lignée *poaliennne*.

C.R. COMPLEXE RENONCULALIEN (= *Eudicotyledonae archaïques*)

Cette lignée correspond aux *Ranunculidae* et *Hamamelidae p.p.* de Takhtajan et à une partie des "ranunculids" et "hamamelids" (I et II) de Chase, Soltis, Olmstead & al. Elles sont en position basale par rapport aux autres vraies dicotylédones ("*eudicotyledonae*"). Les *Ranunculidae* sont caractérisées par le pollen triaperturé (et ses dérivés), les vaisseaux généralement parfaits, plusieurs caractères primitifs tels que homoïochlamydie, trimérie, et dialycarpellie, de même que certains caractères évolués comme l'hétérochlamydie, la tétra- ou pentamérie et la gamocarpellie.

C.R.1. Lignées généralement euanthiales

Lignée renonculaliennne

- *Ranunculales: Ranunculaceae, Berberidaceae, Menispermaceae, Lardizabalaceae*
- *Papaverales: Papaveraceae, Fumariaceae*

Ce sont les *Ranunculanae* de Takhtajan. La monophylie de ce clade est reconnue avec l'analyse des gènes *rbcL* (CHASE, SOLTIS, OLMSTEAD & al., 1993), 18S (HOOT & CRANE, 1996) et *atpB* (SAVOLAINEN & al., 1996). Les *Eupteleales* seraient aussi étroitement apparentées à ce dernier groupe.

Lignée nélumbonaliennne

- *Nelumbonales*: *Nelumbonaceae*

Le fruit réceptaculaire, la présence de vaisseaux dans les racines (SCHNEIDER & CARLQUIST, 1996) et le pollen triaperturé ne sont pas des caractères nymphéaliens et justifient son statut familial.

Lignée protéaliennne

- *Proteales* (*sensu* Cronquist, *i.e.* sans les *Elaeagnaceae*), *Proteaceae*, etc.

SYTSMA & al. (1996a) excluent, comme Cronquist, les *Elaeagnaceae* des *Proteales* et les placent près des *Rosales*. Les *Platanaceae* ne sont pas très éloignées de cet ordre.

C.R.2. Lignées généralement pseudanthiales

Lignée trochodendraliennne

- *Trochodendrales*: *Trochodendraceae*, *Tetracentraceae*
- *Eupteleales*: *Euptelea*

Takhtajan place les deux ordres dans ses *Trochodendranae*. Contrairement à son hypothèse, *Cercidiphyllum* serait plus proche des *Hamamelidales* (HOOT & CRANE, 1996) et d'une lignée saxifragaliennne.

Lignée buxaliennne

- *Buxales sensu* Dahlgren: *Buxaceae*, *Didymelaceae*

Didymeles, *Buxus* et *Pachysandra* sont étroitement liés, le premier conservant le plus grand nombre de plésiomorphies. *Didymeles* n'est donc ni hamamélidien (Cronquist, Takhtajan), ni rosidien (Thorne et Dahlgren) sur la base des études moléculaires.

Angiospermae polypétales, généralement homoïo- ou haplochlamydes

C. CARYOPHYLLIDAE

Ce sont les *Caryophyllidae* de Cronquist et de Takhtajan, les *Caryophyllanae* de Thorne et les *Caryophylliflorae*, *Plumbaginiflorae* et *Polygoniflorae* de Dahlgren. Les différents gènes séquencés placent les *Tamaricales* et des familles insectivores (*Nepenthales p.p.*) dans cette lignée. Ces résultats sont corroborés par la cladistique morphologique (ALBERT & STEVENSON, 1996). Des caractères archaïques comme le

périanthe indifférencié et la trimérie y côtoient des caractères évolués comme l'hétérochlamydie et la pentamérie. Les ovules campylotropes ou amphitropes, le péricarpe en tant que tissu nourricier, la production de bétalaïne ou de proanthocyanine sont d'autres particularités de ce groupe. Les Caryophyllidées seraient en position basale par rapport aux Astéridées (SOLTIS & al., 1997).

C.1. Caryophyllidae curvembryonnées et à péricarpe

Lignée caryophyllidienne

- *Caryophyllales sensu Cronquist: Caryophyllaceae, etc.*

Cette lignée est caractérisée, entre autres, par les ovules campylotropes ou amphitropes, l'embryon courbe entourant le péricarpe, et la production de bétalaïnes.

C.2. Caryophyllidae à embryon droit et à albumen

Lignée polygonaliennne

- *Polygonales: Polygonaceae*
- *Plumbaginales: Plumbaginaceae*
- *Nepenthales (sans Sarraceniaceae): Nepenthaceae, Droseraceae, et probablement Ancistrocladaceae et Dioconphyllaceae*
- *Tamaricales (sensu Dahlgren): Frankeniaceae, Tamaricaceae*

Cette lignée diffère de la précédente par les ovules anatropes ou orthotropes, l'embryon droit, l'absence de péricarpe et la production de proanthocyanine.

Angiospermae supérieures polypétales à fleurs cycliques et hétérochlamydes

R. ROSIDAE

Ils correspondent aux *Rosidae* et *Dilleniidae* dialypétales de Cronquist, Takhtajan et Stebbins. Ils recouvrent aussi les super-ordres rosanien, santalanien, violanien, myrtanien, malvanien et théanien *p.p.* de Thorne et Dahlgren. L'ancêtre serait à rechercher parmi les Renonculidées. Les *Rosidae* sont caractérisées par l'hétérochlamydie, la polypétalie, la (tétra-) pentamérie et l'ovule bitégumenté et crassinucellé.

R.1. Rosidae hypogynes, dialycarpellées, présentant souvent des réductions florales et des structures pseudanthiales

Lignée saxifragaliennne

- *Saxifragales sensu Morgan & Soltis: Saxifragaceae s.str. (Saxifragoideae), Crassulaceae, Grossulariaceae*

- *Haloragales: Haloragaceae* (excl. *Gunneraceae*)
- *Hamamelidales p.p.: Cercidiphyllaceae, Hamamelidaceae*
- *Daphniphyllales: Daphniphyllaceae*
- *Paeoniales: Paeoniaceae*

Le monophylétisme du groupe est mis en évidence par MORGAN & SOLTIS (1993) et HIBSH-JETTER & SOLTIS (1996). Les *Hamamelidae* de Cronquist apparaissent ainsi divisées en trois lignées distinctes: les Hamamélidées inférieures apparentées aux *Ranunculidae* (lignée trochodendralienne), les *Hamamelidales s.s.* et les *Daphniphyllales*, saxifragaliennes, et les Hamamélidées supérieures (*Urticales*, *Fagales*, etc.) proches des *Rosales*.

Lignée dillénialienne

- *Dilleniales: Dilleniaceae*
- *Vitales: Vitaceae, Leeaceae*

Les études moléculaires (e.g. CHASE, SOLTIS, OLMSTEAD & al., 1993) mettent en évidence la parenté de ces deux ordres. La proximité des genres *Leea* et *Dillenia* est aussi corroborée par des prédateurs communs (SPICHIGER & al., 1997).

Lignée rosaliennne (incl. lignée fagaliennne) = lignée des familles fixant l'azote

- *Urticales sensu Cronquist: Urticaceae, Moraceae*
- *Leguminosae sensu Cronquist (Fabales): Fabaceae, etc.*
- *Rhamnales sensu Thorne: Rhamnaceae, Elaeagnaceae*
- *Polygalales p.p.: Polygalaceae*
- *Rosales: Rosaceae*
- *Cucurbitales: Corynocarpaceae, Begoniaceae, Datisceae, Coriariaceae, Cucurbitaceae*
- *Fagales: Fagaceae*
- *Juglandales: Juglandaceae*
- *Myricales: Myricaceae*
- *Casuarinales: Casuarinaceae*

Cette lignée regroupe des caractères assez constants comme la dialycarpellie, l'hy-pogynie, le gynécée monomère ou pseudomonomère et la possibilité de fixer l'azote atmosphérique grâce à la symbiose avec des microorganismes. Il y a par contre une grande variabilité de la biologie florale, depuis les grandes fleurs parfaites zoogames zygomorphes (*Leguminosae, Polygalaceae*), jusqu'aux petites fleurs imparfaites regroupées en pseudanthes anémogames (*Urticales*).

Les *Rhamnales sensu Cronquist* sont diphylétiques, *Leeaceae* et *Vitaceae* étant apparentées aux *Dilleniaceae*. Les *Rhamnaceae* sont très proches des *Urticales* avec lesquelles elles partagent, entre autres, la nervation palmée de la base des feuilles. Les très petits pétales de certaines *Rhamnaceae* pourraient constituer une étape sur le chemin de l'haplochlamydie des *Urticales*, ce qui est corroboré par la position ancestrale

de *Rhamnus* par rapport aux *Urticales*. Selon SYTSMA & al. (1996b), ce dernier ordre dériverait des *Rhamnales* et *Rosales*.

Le concept malviflorien de Dahlgren, c'est-à-dire l'apparement *Urticales-Juglandales-Malvales-Euphorbiales* n'est pas soutenu par les études moléculaires. Il est enfin intéressant de constater que les groupes à fleurs papilionacées sont rapprochés par la systématique moléculaire (*Polygalaceae*, *Leguminosae*).

La lignée amentifère fagaliennne est bien définie par les analyses moléculaires (MANOS & STEELE, 1996). Elle se distingue des autres membres de la lignée rosaliennne par les fruits entourés de bractées, le calice réduit ou nul, et le gynécée bi- ou tricarpellé. De manière étonnante, les *Violales* inférovariées sont apparentées à ce groupe, ce qui confirme le polyphylétisme des *Violales* cronquistiennes. Ces dernières se retrouvent éclatées entre la lignée fagaliennne (*Violales* épigynes et gamopétales), la lignée linaliennne (*Violales* hypogynes et dialypétales) et la lignée capparaliennne (*Caricaceae* gamopétales et supérovariées).

R.2. Rosidae hypogynes, gamocarpellées, à feuilles simples alternes

Lignée santalaliennne

- *Santalales*: *Santalaceae*, *Viscaceae*, *Olacaceae*, *Loranthaceae*, *Opiliaceae*

La sympétalie, fréquente dans cet ordre, en ferait un bon candidat astéridien, ce qui est évoqué par CHASE, SOLTIS, OLMSTEAD & al. (1993). Sur la base de l'étude des séquences du gène 18S, NICKRENT (1996) confirme qu'à l'intérieur du groupe les *Olacaceae* sont ancestrales et que les familles hémiparasitiques, *Viscaceae* et *Loranthaceae*, en sont dérivées.

Lignée linaliennne

- *Linales*: *Erythroxylaceae*, *Linaceae*, *Humiriaceae*
- *Theales p.p.*: *Ochnaceae*, *Medusagynaceae*, *Clusiaceae*, *Quiinaceae*, etc.
- *Chrysobalanales*: *Chrysobalanaceae* et, probablement, *Dichapetaceae* et *Trigonaceae*
- *Euphorbiales*: *Euphorbiaceae* (sans *Drypetes*)
- *Violales*: *Violaceae*, *Turneraceae*, *Passifloraceae*, *Flacourtiaceae* et, probablement, *Irvingiaceae*
- *Malpighiales* comme un ordre non apparenté aux *Polygalales*: *Malpighiaceae*
- *Salicales (sensu Takhtajan)*: *Salicaceae*

Cette grande alliance proposée par Chase, Soltis, Olmstead & al. est caractérisée par la fréquence des feuilles stipulées, simples et alternes, des fleurs hypogynes, des gynécées tricarpellés et triloculaires, des styles libres, des glandes sur différents organes.

Avec la réserve que les *Geraniales* n'appartiennent pas à ce groupe, les autres ordres géranialiens de Engler se retrouvent dans cette lignée, corroborant ainsi le monophylétisme du concept de cet auteur. Les apparements classiques *Malvales-Euphorbiales* et *Violales-Capparales* des auteurs besseyens sont rejetés par la systématique

moléculaire alors qu'en général les propositions engleriennes sont soutenues. La placentation pariétale doit être considérée comme une homoplasie et non pas comme une synapomorphie.

R.3. Rosidae hypogynes, gamocarpellées, à feuilles souvent composées

Lignée capparalienne

- *Capparales*: *Capparaceae*, *Brassicaceae*
- *Tropaeolales*: *Tropaeolaceae*, *Limnanthaceae*
- *Violales p.p.*: *Caricaceae*

La présence de glucosinolates, de feuilles souvent composées et de la placentation pariétale caractérisent cette lignée. Comme cela a déjà été dit, les *Capparales* sont distinctes des *Violales* hypogynes et dialypétales linaliennes. La lignée capparalienne est soeur de la lignée malvalienne, les deux étant proches des lignées sapindalienne et myrtalienne (RODMAN & al., 1995).

Lignée malvalienne

- *Malvales sensu* Dahlgren (sans *Elaeocarpaceae*): *Malvaceae*, *Sterculiaceae*, *Tiliaceae*, *Bombacaceae*, *Bixaceae*, *Cistaceae*, *Dipterocarpaceae*

La lignée, groupe-frère de la précédente, circonscrit les plantes à fleurs polystémones, parfois monadelphes ou polyadelphes, à préfloraison tordue et indument constitué de poils étoilés. Elle correspond aux *Malvales* de Dahlgren, sans les *Elaeocarpaceae*. Le concept superordinal malviflorien de cet auteur apparaît comme polyphylétique et l'on y distingue:

- les *Malvales*, proches des *Capparales*
- les *Elaeocarpaceae*
- les *Rhamnales* (*Rhamnaceae* et *Elaeagnaceae*) rosaliennes
- les *Euphorbiales* linaliennes.

Lignée sapindalienne

- *Sapindales sensu* Cronquist: *Sapindaceae*, etc.

Les feuilles composées, les fleurs discifères, (ob-)diplostémones ou haplostémones sont des synapomorphies des *Sapindales*. Le concept sapindalien de Cronquist est soutenu par les analyses moléculaires, sauf pour les *Simaroubaceae* qui apparaissent polyphylétiques et réparties entre les lignées géranialiennne et linalienne, les *Irvingiaceae* devant être considérées comme linaliennes. Le concept superordinal rutanien de Thorne (*Fabales* – *Rutales*) n'est pas corroboré par les données moléculaires.

Lignée géranialiennne

- *Geraniales s.str.*: *Geraniaceae*

Les *Geraniales sensu* Cronquist et Engler sont dispersées dans différentes lignées. Ce clade ne contient plus que les *Geraniaceae* (PRICE & PALMER, 1993). Elles partagent plusieurs caractères avec les *Sapindales*, mais le fruit méricarpique apparaît comme discriminant pour cette lignée.

R.4. Rosidae péri- ou épigynes à feuilles simples opposées

Lignée célastralienne

- *Celastrales p.p.*: *Celastraceae*, *Hippocrateaceae*, *Stackhousiaceae* et différents genres considérés généralement comme saxifragacéens (*Brexia*, *Lepuropetalon*, *Parnassia*)

Cette lignée apparaît distante des *Santalales* et des *Vitales*, contrairement à la classification de Dahlgren. Les *Aquifoliaceae* n'y ont pas non plus leur place. Les *Celastrales* présentent fréquemment les synapomorphies suivantes: fleurs périgynes, discifères et haplostémones (parfois oligostémones), feuilles simples, exstipulées et souvent opposées. Les *Celastrales sensu* Cronquist sont complètement polyphylétiques (SPICHIGER & al., 1993; SAVOLAINEN & al., 1994; SAVOLAINEN & al., 1997; SAVOLAINEN & CHASE, en préparation).

Lignée myrtalienne

- *Myrtales sensu* Cronquist: *Myrtaceae*, etc.
- *Polygalales p.p.*: *Vochysiaceae*

Le liber interne, les organes myrmécophiles extra-floraux, les feuilles simples souvent opposées, les fleurs périgynes à hypanthium bien développé ou épigynes, à androcée polymère ou dimère, sont des caractères prédictifs pour la lignée myrtalienne. Une réduction florale peut apparaître chez les *Combretaceae* et les *Vochysiaceae*. Les *Polygalales sensu* Cronquist sont polyphylétiques et se retrouvent dans la lignée rosaliennne (*Polygalaceae*), la lignée linalienne (*Malpighiaceae* et *Trigoniaceae*) et la lignée myrtalienne (*Vochysiaceae*). La présence de cette dernière famille dans ce clade prouve la haute valeur prédictive des feuilles opposées et des glandes extra-florales.

Angiospermae supérieurs sympétales à fleurs cycliques et hétérochlamydes

A. ASTERIDAE

Sont regroupés dans ce clade les taxons gamopétales et quelques exceptions dialypétales. Il s'agit des *Metachlamydae* d'Engler, des *Asteridae* et des *Dilleniidae* sympétales (*Ericales*, *Primulales*, *Ebenales*) de Cronquist, Takhtajan et Stebbins, des *Solaniflorae*, *Gentianiflorae*, *Lamiiflorae*, *Primuliflorae*, *Asteriflorae* et *Corniflorae* de Dahlgren et Thorne. Les études moléculaires montrent que ce clade est groupe-frère des *Rosidae* qui s'en différencie par l'association sympétalie – ovule unitégumenté et tenuinucellé. Les taxons astériidiens dialypétales (*Cornales p.p.*, *Araliales*) sont en situation basale.

A.1. Asteridae hypogynes à fleurs polystémones ou obhaplostémones

Lignée éricalienne

- *Cornales p.p. sensu* Thorne (ovule crassinucellé et bitégumenté): *Cornaceae*, *Alangiaceae*, *Nyssaceae*
- *Theales p.p. sensu* Thorne: *Marcgraviaceae*, *Tetrameristaceae*, *Theaceae*, *Sarraceniaceae*, *Lecythidaceae*
- *Primulales sensu* Thorne: *Primulaceae*, *Myrsinaceae*, etc.
- *Ericales sensu* Cronquist (incl. *Clethraceae* et *Cyrillaceae*): *Ericaceae*, etc.
- *Fouquieriales sensu* Thorne: *Fouquieriaceae*, etc.
- *Ebenales sensu* Thorne: *Ebenaceae*, etc.
- *Balsaminaceae*, *Polemoniaceae p.p. (Cobaea)*

Cette lignée correspond aux *Theanae* de Thorne et aux ordres dillénidiens sympétales. La cladistique moléculaire place en position basale certains taxons considérés jusqu'alors comme étrangers au concept astéridien. Ces taxons archaïques, cornaliens et théaliens, retiennent des caractères plésiomorphes comme les ovules crassinucellés et bitégumentés, la dialypétalie, parfois la spiralisation des pièces florales, les vaisseaux à perforations scalariformes, le port ligneux, etc. Les synapomorphies caractérisant cette lignée sont: les étamines en deux ou plusieurs verticilles (parfois un seul par avortement et alors opposé aux pétales, ou obisostémonie), les filets parfois soudés, la déhiscence poricide des anthères, le réseau de laticifères, les feuilles regroupées en mouchets à l'extrémité des rameaux.

Plusieurs groupes généralement considérés comme théaliens par les phylogénéticiens ne sont pas maintenus dans cet ensemble protoastéridien. Il s'agit, entre autres, des *Dilleniales*, *Paeoniales*, *Ochnaceae* et *Medusagynaceae*. Les *Nepenthales* de Cronquist sont diphylétiques, les *Sarraceniaceae* étant placées dans cette lignée théalienne tandis que les *Droseraceae* et *Nepenthaceae* appartiennent aux *Caryophyllidae*.

A.2. Asteridae hypogynes à fleurs haplostémones ou oligostémones

Lignée gentianalienne

- *Cornales p.p. sensu* Thorne: *Aucuba*, *Garrya*, *Eucommia*
- *Boraginales sensu* Dahlgren: *Boraginaceae* et *Hydrophyllaceae*
- *Scrophulariales sensu* Thorne: *Scrophulariaceae*, *Lamiaceae*, etc.
- *Gentianales (Rubiales) sensu* Thorne: *Gentianaceae*, *Rubiaceae*, etc.
- *Solanales sensu* Thorne (sans *Boraginaceae* et *Hydrophyllaceae*)

Cette lignée correspond aux *Lamiidae* de Takhtajan, aux *Gentiananae* et *Solananae* de Thorne, aux *Gentianiflorae*, *Lamiiflorae* et *Solaniflorae* de Dahlgren, aux "iridoid-bearing" *Sympetalae* du même auteur et aux Asterid I de Chase, Soltis, Olmstead & al. L'analyse de différents gènes confirme le statut ordinal des *Boraginales* proposé par Dahlgren et les travaux de Chase et Olmstead. Cependant, l'ordre apparaît plus proche des *Scrophulariales* que des *Solanales*, confirmant son inclusion par Thorne

dans les *Gentiananae*. Le style gynobasique et le schyzocarpe à quatre nucules sont donc des homoplasies (DAHLGREN, 1983). Les *Lamiales* de Cronquist sont dispersées dans les *Scrophulariales* par les analyses moléculaires. Les *Scrophulariaceae* (inclus *Lamiaceae*), *Verbenaceae*, *Acanthaceae*, *Oleaceae* et *Gesneriaceae* constituent un ensemble naturel solide correspondant aux *Scrophulariales* de Thorne, de même que les *Rubiaceae*, *Loganiaceae* et *Apocynaceae* qui corroborent la circonscription des *Gentianales* (*Rubiales*) du même auteur.

Les caractères les plus fréquents dans la lignée gentianalienne sont: la présence d'iridoïdes ou d'alcaloïdes, la corolle sympétale et parfois zygomorphe, l'isostémonie ou la paucistémonie (oligostémonie), l'ovaire supère biloculaire avec deux-n ovules unitégumentés et ténuinucellés. Les *Solanales* et *Scrophulariales* possèdent des caractères évolués tels que alcaloïdes, oligostémonie, loges pluriovulées, et feuilles alternes.

ERBAR & LEINS (1996) ont mis en évidence la sympétalie tardive de la plupart des ordres de cette lignée, avec comme exceptions les *Rubiales* et les *Oleales*.

A.3. Asteridae épigynes, à fleurs haplostémones et souvent pseudanthiales

Lignée astéralienne

- *Theales p.p. sensu* THORNE (1983): *Aquifoliaceae*, *Icacinaceae*
- *Cornanae p.p. sensu* Thorne: *Cornales p.p.* (*Helwingia*), *Hydrangeales p.p.*, *Pittosporales* (*Pittosporaceae*), *Araliales* (*Araliaceae*, *Apiaceae*), *Dipsacales* (*Dipsacaceae*)
- *Asteranae sensu* Thorne: *Campanulales* (*Campanulaceae*, *Menyanthaceae*), *Asterales* (*Asteraceae*)

Cette lignée correspond aux *Asteranae sensu lato* de Thorne, aux *Araliiflorae*, *Asteriflorae* et *Corniflorae p.p.* de Dahlgren, aux "non-iridoid" *Sympetalae* de ce même auteur et aux circonscriptions dipsacalienne, astéralienne et campanulalienne de Cronquist. Les *Menyanthaceae* n'appartiennent ni aux *Solanales* (Cronquist), ni aux *Gentianales* (Dahlgren) comme le suggère Thorne. La présence du clade *Ilex* (*Aquifoliaceae* et *Helwingiaceae*) au sein des *Asteridae* peut justifier la création des *Aquifoliales* dont *Phelline* devrait être exclu.

Si l'on considère que les *Araliales* et les *Aquifoliales* sont ici en position basale par rapport aux autres ordres, leurs caractères peuvent être considérés comme ancestraux: corolle régulière dialypétale (*Apiales*) ou à peine soudée, anthères libres, ovaire supère (*Aquifoliaceae*) pluricarpellé et pluriloculaire, ovules unitégumentés mais crassinucellés, présence d'iridoïdes, inflorescences thyrsoides ou umbelliformes, port arboré. Au contraire, les caractères suivants, se retrouvant, entre autres chez les *Asterales*, peuvent être considérés comme évolués: sympétalie, zygomorphie, synanthérie, ovaire infère pseudomonomère uniloculaire, ovule unitégumenté et ténuinucellé, pseudanthe, port herbacé, inuline, polyacétylènes et sesquiterpènes à la place d'iridoïdes. D'après ERBAR & LEINS (1996), l'ensemble de la lignée est caractérisée par la sympétalie précoce.

Conclusion

Comme nous l'avons vu, la botanique est une des sciences dont l'histoire est la plus ancienne. Son évolution a été accélérée plus d'une fois, que ce soit, par exemple, par la

découverte du Nouveau-Monde ou des principes de Darwin, ou par l'apparition de nouvelles techniques. C'est maintenant au tour de la biologie moléculaire d'apporter sa pierre à l'édifice. Véritable révolution de par son originalité, la systématique moléculaire va permettre de dessiner une nouvelle classification dont nous avons tracé ici une ébauche. Heureusement, les grands principes de la classification botanique ne sont pas ébranlés fondamentalement, et la pertinence de la plupart des hypothèses des grands prédécesseurs est confirmée. C'est dans la remise en question actuelle, nourrie des efforts de très nombreux chercheurs, que nous avons voulu inviter les lecteurs de cet article.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient tout particulièrement Mark W. Chase et Peter K. Endress pour leurs commentaires sur une version anglaise de ce manuscrit, ainsi que Maryse Kolakowski qui a dessiné les figures.

RÉFÉRENCES

- ALBERT, V. A. & D. W. M STEWENSON (1996). Morphological cladistics of the Nepenthales. *Amer. J. Bot.* S83 Abstract 380.
- ARBER, E. A. N. & J. PARKIN (1907). On the origin of Angiosperms. *J. Linn. Soc. Bot.* 38: 29-80.
- AXELROD, D. I. (1970). Mesozoic paleogeography and early angiosperms history. *Bot. Rev.* 36: 277-319.
- BOLLIGER, M. (1994). Die Evolution der Angiospermen eine Erfolgsgeschichte. *Diss. Bot.* 234: 3-23.
- BURDET, H.-M., GREPPIN, H. & R. SPICHIGER (1990). Le développement de la botanique à Genève. *Bot. Helv.* 100: 273-292.
- BURGER, W. C. (1977). The Piperales and the monocots. Alternative hypotheses for the origin of monocotyledonous flowers. *Bot. Rev.* 43: 345-393.
- BURGER, W. C. (1981). Heresy revived: the monocot theory of angiosperm origin. *Evol. Theory* 5: 189-225.
- BURGER, W. C. (1996). The real difference between Monocots and Dicots. *Amer. J. Bot.* S83 Abstract 402.
- CHASE, M.W., SOLTIS, D. E., OLMSTEAD, R. G., MORGAN, D., LES, D. H., MISHLER, B. D., DUVALL, M.R., PRICE, R. A., HILLS, H. G., QIU, Y.-L., KRON, K. A., RETTIG, J. H., CONTI, E., PALMER, J. D., MANHART, J. R., SYTSMA, K. J., MICHAELS, H. J., KRESS, W. J., KAROL, K. G., CLARK, W. D., HEDREN, M., GAUT, B. S., JANSEN, R. K., KIM, K.-J., WIMPEE, C. F., SMITH, J. F., FURNIER, G. R., STRAUSS, S. H., XIANG, Q.-Y., PLUNKETT, G. M., SOLTIS, P. S., SWENSEN, S. M., WILLIAMS, S. E., GADEK, P. A., QUINN, C.J., EGUIARTE, L. E., GOLENBERG, E., LEARN JR, G. H., GRAHAM, S. W., BARRETT, S. C., DAYANANDAN, S. & V. A. ALBERT (1993). Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 528-580.
- CHASE, M. W., STEVENSON, D. W., WILKIN, P. & P. J. RUDALL (1995). Monocot systematics: a combined analysis. In: RUDALL, P. J., P. J. CRIBB, D. F. CUTLER & C. J. HUMPHRIES (eds.), *Monocotyledons: systematics and evolution*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- CHASE M. W., COX A. V., SOLTIS D. E., SOLTIS P. S., MORT M. E., SAVOLAINEN V., REEVES G., HOOT S. B., & C. M. MORTON (1997). Large DNA sequence matrices, phylogenetic signal, and feasibility: an empirical approach. *Amer. J. Bot.* 84 (suppl.): 526.
- CLARK, W. D. (1993). In: CHASE & al. (1993). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 528-580.
- CONTI, E., LITT, A. & K. J. SYTSMA (1996). Circumscription of Myrtales and their relationships to other rosids: evidence from *rbcL* sequence data. *Amer. J. Bot.* 83: 221-233.

- CRANE, P. R. (1985). Phylogenetic analysis of seed plants and the origin of angiosperms. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 72: 716-793.
- CRANE, P. R. (1993). Time for the angiosperms. *Nature* 366: 631-632.
- CRANE, P. R., PEDERSEN, K. R., FRISS, E. M. & A. N. DRINNAN (1993). Early Cretaceous platanoid inflorescences associated with Sapindopsis leaves from the Potomac Group of eastern North America. *Syst. Bot.* 18: 328-344.
- CRONQUIST, A. (1981). *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia University Press, New-York.
- CRONQUIST, A. (1988). *The evolution and classification of flowering plants*. Allen Press, Lawrence, Kansas.
- DAHLGREN, R. (1983). General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics. *Nord. J. Bot.* 3: 119-149.
- DAHLGREN, R. M. T., CLIFFORD, H. T. & P. F. YEO (1985). *The families of the monocotyledons: structure, evolution, and taxonomy*. Springer, Berlin.
- DE WIT, H. (1994). *Histoire du développement de la biologie*. Vol III. 635 pp. Presses Universitaires Romandes.
- DILCHER, D. L. (1979). Early angiosperm reproduction. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 27: 291-325.
- DILCHER, D. L. & P. R. CRANE (1984). Archaeanthus: an early angiosperm from the Cenomanian of the Western Interior of North America. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 71: 351-383.
- DOYLE, J. A. (1994). Origin of the angiosperm flower: a phylogenetic perspective. *Pl. Syst. Evol.* S8: 7-29.
- DOYLE, J. A. & M. J. DONOGHUE (1987). The importance of fossils in elucidating seed plant phylogeny and macroevolution. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 50: 63-95.
- DOYLE, J. A. & M. J. DONOGHUE (1993). Phylogenies and angiosperm diversification. *Paleobiol.* 19: 141-167.
- DOYLE, J. A., DONOGHUE, M. J. & E. A. ZIMMER (1994). Integration of morphological and ribosomal RNA data on the origin of angiosperms. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 81: 419-450.
- DRINNAN, A. N., CRANE, P. R. & S. B. HOOT (1994). Patterns of floral evolution in the early diversification of non-magnoliid dicotyledons. In: ENDRESS, P. K. & E. M. FRIIS (eds.), *Early Evolution of Flowers*: 93-122.
- DUVALL, M. R., CLEGG, M. T., CHASE, M. W., CLARK, W. D., KRESS, W. J., HILLS, H. G., EGUIARTE, L. E., SMITH, J. F., GAUT, B. S., ZIMMER, E. A. & J. H. Jr. LEARN (1993). Phylogenetic hypothesis for the monocotyledons constructed from rbcL data. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 607-619.
- EHRENDORFER, F. (1977). New ideas about early differentiation of angiosperms. *Pl. Syst. Evol.* 1: 227-234.
- EHRENDORFER, F. (1983). New evidence of relationships and modern systems of classification of angiosperms. *Nord. J. Bot.* 3.
- EMBERGER, L. & M. CHADEFAUD (1960). *Traité de botanique*. Masson & Cie.
- ENDRESS, P. K. (1986). Reproductive structures and phylogenetic significance of extant primitive angiosperms. *Pl. Syst. Evol.* 152: 1-28.
- ENDRESS, P. K. (1990). Evolution of reproductive structures and function in primitive angiosperms. *Mem. New York Bot. Gard.* 55: 5-34.
- ENDRESS, P. K. & E. M. FRIIS (1994). Introduction: Major trends in the study of early flower evolution. *Pl. Syst. Evol.* S8: 1-6.
- ERBAR, C. & P. LEINS (1996). Distribution of the character states "early sympetaly" and "late sympetaly" within "Sympetalae Tetracyclae" and presumably allied groups. *Bot. Acta* 109: 427-440.
- FAY, M. F. & M. W. CHASE (1996). Molecular phylogeny of Ochnaceae and related families. *Amer. J. Bot.* S83 Abstract 438.
- FRIIS M. W. & P. K. ENDRESS (1990). Origin and evolution of Angiosperm flowers. *Adv. Bot. Res.* 17: 110-121.

- FRIIS, E. M., PEDERSON, K. R. & P. R. CRANE (1994). Angiosperm floral structures from the Early Cretaceous of Portugal. *Pl. Syst. Evol.* 8: 31-49.
- GOTTSBERGER, G. (1993). Flower biological differentiation in Neotropical Annonaceae. *In*: WESTRA, L.Y. (ed), *Annonaceae Newsletter* 9: 29-33. Utrecht.
- HIBSH-JETTER, C. & D. E. SOLTIS (1996). Phylogenetic analysis of 'Saxifragales' based on nrDNA and cpDNA sequence data (18S, rbcL, and matK). *Amer. J. Bot.* S83 Abstract 462.
- HOOT, S. B., & P. R. CRANE (1996). A comparison of results from 18S nuclear ribosomal DNA sequences with two chloroplast genes (atpB and rbcL) within "lower" Hamamelidae and Ranunculidae. *Amer. J. Bot.* S83 Abstract 604.
- KOONTZ, J. A. & D. E. SOLTIS (1996). Molecular phylogenetics of Brexiaceae. *Amer. J. Bot.* S83 Abstract 479.
- KUBITZKI, K., ROHWER J. G. & U. BITTRICH (eds) (1993). *Families and genera of vascular plants. 2: Flowering plants*. Berlin, Springer Verlag.
- LAWRENCE, G. (1951). *Taxonomy of vascular plants*. Mac Millan Company. New York. 823 pp.
- LEROY, J. F. (1983). The origin of angiosperms: an unrecognized ancestral dicotyledon Hedyosmum, with a strobiloid flower is living today. *Taxon* 32: 169-175.
- LEROY, J. F. (1993). *Origine et évolution des plantes à fleurs*. Masson & Cie.
- MANOS, P. S. & K. P. STEELE (1996). A phylogenetic analysis of "higher" Hamamelidae based on sequences from nuclear ribosomal DNA. *Amer. J. Bot.* S83 Abstract 503.
- MARTIN, W. & al. (1993). Molecular phylogenies in angiosperm evolution. *Mol. Biol. Evol.* 10: 140-162.
- MEEUSE, A. D. J. (1987). *All about Angiosperms*. Eburon, Delft. 212 pp.
- MORGAN, D. R. & D. E. SOLTIS (1993). Phylogenetic relationships among members of Saxifragaceae sensu lato based on rbcL sequence data. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 631-660.
- NADOT, S., BITTAR, G., CARTER, L., LACROIX, R. & B. LEJEUNE (1995). A phylogenetic analysis of monocotyledons based on rps4, using parsimony and a new numerical phylogenetics method. *Mol. Phylogenet. Evol.* 4: 257-282.
- NICKRENT, D. L. (1996). Phylogenetic relationships of parasitic Santalales and Rafflesiales inferred from 18S rRNA sequences. *Amer. J. Bot.* S83 Abstract 605.
- OLMSTEAD, R. G., BREMER, B., SCOTT, K. M. & J. D. PALMER (1993). A parsimony analysis of the Asteridae sensu lato based on rbcL sequences. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 700-722.
- PRICE, R. A. & J. D. PALMER (1993). Phylogenetic relationships of the Geraniaceae and Geraniales from rbcL sequence comparisons. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 661-671.
- QIU, Y.-L., CHASE, M. W., LES, D. H. & C. R. PARKS (1993). Molecular phylogenetics of the Magnoliidae: cladistic analyses of nucleotide sequences of the plastid gene rbcL. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 587-606.
- RODMAN, J. E., KAROL, K., PRICE, R. & V. SAVOLAINEN (1995). Salvadoraceae are Capparalean, all but one of the mustard oil taxa form a monophyletic clade and Dahlgren was right. Abstract. *Amer. J. Bot.* S82 Abstract 459.
- SAVOLAINEN, V., MANEN, J.-F., DOUZERY, E. & R. SPICHIGER (1994). Molecular phylogeny of families related to Celastrales based on rbcL 5'flanking sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 3: 27-37.
- SAVOLAINEN, V., MANEN, J.-F. & R. SPICHIGER (1997). Polyphyletism of Celastrales deduced from a chloroplast noncoding DNA region. *Mol. Phylogenet. Evol.* 7: 145-157.
- SAVOLAINEN, V., MORTON, C. M., HOOT, S. B. & M. W. CHASE (1996). An examination of phylogenetic patterns of plastid atpB gene sequences among eudicots. *Amer. J. Bot.* S83 Abstract 541.
- SCHNEIDER, E. L. & S. CARLQUIST (1996). Vessels in Nelumbo (Nelumbonaceae). *Amer. J. Bot.* S83 Abstract 543.
- SOLTIS, D. E., SOLTIS, P. S., NICKRENT, D. L., JOHNSON, L. A., HAHN, W. J., HOOT, S. B., SWEERE, J. A., KUZOFF, R. K., KRON, K. A., CHASE, M. W., SWENSON, S. M., ZIMMER, E. A., CHAW, S.-M., GILLESPIE, L. J., KRESS, W. J. & K. J. SYTSMA (1997). Angiosperm phylogeny inferred from 18S ribosomal DNA sequences. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 84: 1-49.

- SOLTIS D. E., SOLTIS P. S., CHASE M. W., MORT M. E., SAVOLAINEN V., HOOT S. B. & C. M. MORTON (1997). Inferring complex phylogenies: an empirical approach using three large DNA data sets for angiosperms. *Syst. Bot.* (sous presse).
- SPICHIGER, R., SAVOLAINEN, V. & J.-F. MANEN (1993). Systematic affinities of Aquifoliaceae and Icacinaeae from molecular data analysis. *Candollea* 48: 459-464.
- SPICHIGER, R., VUATTOUX, R. & V. SAVOLAINEN (1997). Notes on African Lepidoptera – foodplant relationships as phyletic clues. *Candollea* 52: 113-117.
- SYTSMA, K. J., NEPOKROEFF, M. & J. C. PIRES (1996a). The utility of *ndhF* sequence analysis in Myrtales, with emphasis on the relationships within Myrtaceae and Melastomataceae clade. *Amer. J. Bot.* S83 Abstract 563.
- SYTSMA, K. J., CONTI, E., NEPOKROEFF, M., PIRES, J. C. & Y.-L. QIU (1996b). Urticales: *rbcL* sequences clarify placement in Rosidae, composition, and familial relationships. *Amer. J. Bot.* S83 Abstract 562.
- TAKHTAJAN, A. (1980). Outline of the classification of flowering plants. *Bot. Rev.* 46: 225-359.
- THORNE, R. F. (1983). Proposed new realignments in the Angiosperms. *Nord. J. Bot.* 3: 85-117.
- THORNE, R. F. (1992). Classification and geography of the flowering plants. *Bot. Rev.* 58: 225-348.
- XIANG, Q. Y., DE SOLTIS, D. R., MORGAN, D. R. & P. S. S. SOLTIS (1993). Phylogenetic relationships of *Cornus* L. sensu lato and putative relatives inferred from *rbcL* sequences data. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 723-734.
- ZOMLEFER, W. B. (1994). *Guide to flowering plant families*. 430 pp. The University of Carolina Press.

Adresses des auteurs: R. S. & M. F.: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève, Case postale 60, CH-1292 Chambésy/Genève, Suisse.

V. S.: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève, Case postale 60, CH-1292 Chambésy/Genève, Suisse & IBSG, Université de Lausanne, CH-1015 Lausanne, Suisse.