

Les Gentianacées et « plantes alliées », position taxinomique¹ actuelle

par Max André

Résumé - Suite à une introduction à la systématique cladistique, la position taxinomique des Gentianacées et Ményanthacées est précisée au sein des Angiospermes.

Introduction à la systématique cladistique

La classification des plantes a toujours été un sujet majeur pour les botanistes en raison du nombre de taxons et d'une certaine difficulté à identifier les plantes médicinales, utilitaires... Pendant longtemps la classification avait pour seul objectif de permettre un inventaire des êtres vivants dans la nature présente et passée. Ainsi, la *Genera plantarum* de 1789 de A.L. de Jussieu constitue la base de nos classifications actuelles (genre, famille, classe) ; elle avait pour ambition de répertorier les espèces de façon pragmatique et universelle.

Dans les années 1940-60, la taxonomie a connu un profond remaniement, tant au niveau des méthodes qu'à celui des concepts. Un courant de pensée très fécond s'est développé cherchant à classer les êtres vivants dans un système retraçant la phylogénie². Les bases sur lesquelles repose ce courant sont en partie liées à la théorie de l'évolution. Cette science a beaucoup évolué depuis quelques dizaines d'années et de nouveaux caractères³ ont pu être analysés ; parmi ceux-ci, les

caractères moléculaires ont permis, grâce à l'utilisation de calculateurs très puissants, de proposer de nouveaux arbres phylogénétiques pour le monde vivant.

Actuellement trois grandes écoles de systématique s'affirment : phénétique, évolutionniste, et cladistique.

- La systématique phénétique (taxonomie numérique) cherche à établir une classification (phénogramme) sans présupposés évolutionnistes. Elle repose sur des degrés de similitudes globales entre les UTOs ou Unités Taxonomiques Opérationnelles (caractères étudiés). Elle construit des arbres uniquement à partir d'une comptabilisation des ressemblances (ou différences). Le phénogramme ne présente aucune dimension historique. Les caractères étudiés sont très variés mais c'est avec les caractères moléculaires que cette technique obtient les meilleurs résultats. Un des problèmes est que l'indice de similitude globale calculé n'est pas forcément proportionnel à la parenté des taxons du fait de la diversité des caractères analysés (caractères homologues ou non, voir ci-dessous).

- La systématique évolutionniste est basée sur le concept d'homologie⁴ et cherche à établir une classification phylogénétique (phylogramme). La longueur des branches est proportionnelle à la divergence des taxons c'est à dire au nombre de changements des caractères.

- La systématique cladistique permet également de construire des arbres phylogénétiques (cladogramme) mais en faisant des hypothèses sur les caractères informatifs étudiés qui sont dits polarisés. L'évolution se traduit par l'apparition/transformation ou la disparition de certains caractères (Fig.1). On distingue différents états pour un caractère (descripteur) homologue : le caractère plésiomorphe (ancestral, primitif) et le caractère apomorphe (évolué, dérivé), témoin des transformations évolutives. Ces caractères peuvent être de nature variée : morphologiques, anatomiques, embryologiques, géographiques, paléontologiques, chromosomiques, moléculaires...

Il n'est pas toujours facile de déterminer si des caractères sont homologues entre des taxons un peu éloignés et si l'état d'un caractère est

¹ Candolle (1778-1841) introduit, en 1813, le terme de taxonomie (taxis : arrangement, nomos : loi) pour définir « la théorie de la classification ». Linné changea l'orthographe en taxinomie. On trouve de plus en plus souvent le terme « taxinomique », aujourd'hui.

² Phylogénie : cours historique de la descendance des êtres vivants. Ce terme s'applique aussi à la filiation de gènes dérivés d'un même gène ancestral.

³ Caractère : tout attribut d'un organisme sujet à analyse. On aura donc des caractères morpho-anatomiques, étho-écologiques, histologiques, moléculaires... ou encore tout attribut observable des organismes sur lequel on peut poser une hypothèse d'homologie selon G. LECOINTRE, 2001.

⁴ Homologie : deux organes sont dits homologues, s'ils partagent la même position anatomique (principe des connexions), et ont la même origine embryologique, quelle que soit leur forme, taille... À la lumière de l'évolution, ce type d'homologie est interprété comme hérité d'un ancêtre commun. Ce même type de raisonnement s'applique à l'homologie moléculaire. Toutefois, il n'est pas toujours facile de distinguer homologie et homoplasie (similitude non héritée d'un ancêtre commun, comme la convergence, la réversion).

Tab. 1 : exemples de caractères ancestraux/évolués pour les Angiospermes (« plantes à fleurs »).

Caractères ancestraux (plésiomorphies)	Caractères dérivés (apomorphies) (Hypothèses)
Vivace	Annuelle
Feuilles persistantes	Feuilles caduques
Actinomorphe (symétrie radiale)	Zygomorphe (symétrie bilatérale)
Polystémonie (étamines nombreuses)	Oligostémonie (étamines peu nombreuses)
Ovaire supère	Ovaire infère
Dialypétalie (pétales libres)	Gamopétalie (pétales soudés)
...	...

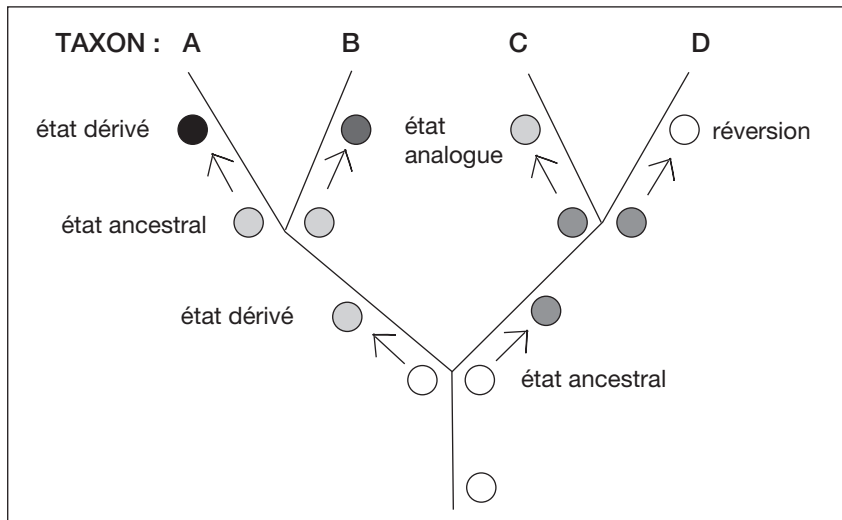


Fig. 1 : principe de spéciation et différents états d'un caractère

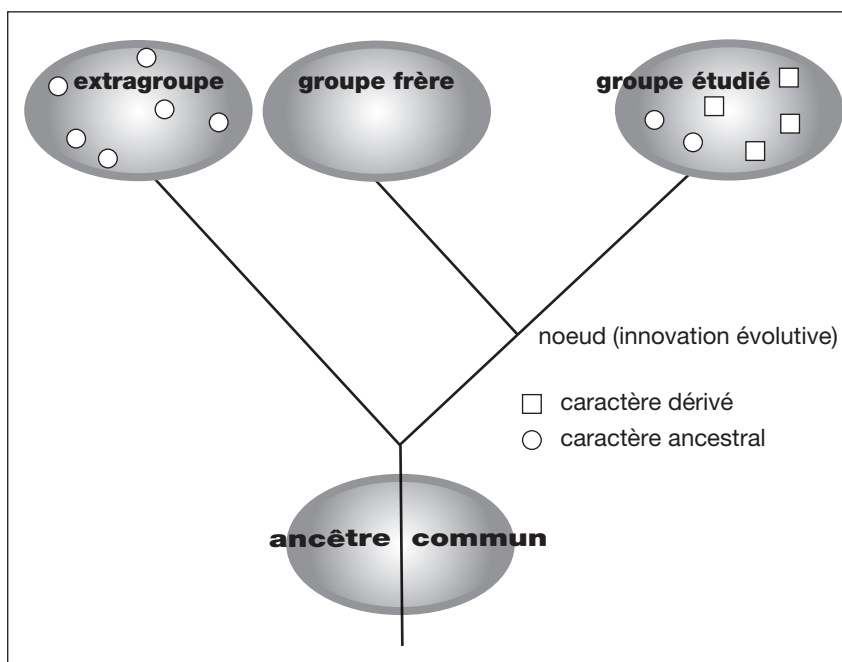


Fig. 2 : détermination de l'état d'un caractère par le critère de comparaison extragroupe.

ancestral ou dérivé ; c'est pour cela que l'on parle d'hypothèses d'homologie, d'hypothèses sur l'état du caractère étudié. Aujourd'hui encore le débat est loin d'être clos et cela explique que les cladogrammes proposés peuvent différer les uns des autres. Il n'est pas rare qu'un caractère dérivé corresponde à un état semblable à l'état ancestral (réversion) (Fig.1).

Les fossiles, quand ils existent, sont, par exemple, utiles pour déterminer l'état dérivé d'un caractère. D'autres informations permettent également de définir l'état d'un caractère : la loi de Haeckel nous dit que l'ontogénie⁵ récapitule la phylogénie. Si l'on peut observer la mise en place du caractère au cours de l'embryogenèse, on déclarera ancestral l'état du caractère qui apparaît en premier.

On utilise également le critère extragroupe. On prend comme référence un groupe (groupe d'espèces) dont on est sûr qu'il ne présente aucun lien de parenté avec le groupe d'espèces étudié. Il est appelé extragroupe. L'ancêtre commun à cet extragroupe et au groupe étudié est nécessairement plus ancien que l'ancêtre commun au groupe étudié. On étudie ensuite les différents états des caractères étudiés dans le groupe et dans l'extragroupe. Si l'un des états du caractère dans le groupe d'étude est identique à celui dans l'extragroupe, l'état du caractère analysé est déclaré comme ancestral (Fig.2).

Cette nouvelle science, la cladistique (WILLI HENNIG, 1950), est basée sur le principe qu'une parenté phylogénétique⁶ entre différents taxons peut être établie à partir du moment où les taxons partagent des caractères apomorphes (dérivés). Tous les êtres vivants qui partagent un même état dérivé d'un caractère l'ont hérité d'un ancêtre commun chez qui cette nouveauté évolutive est apparue pour la première fois. Elle se propose de retrouver les parentés évo-

⁵ Ontogénie : développement embryonnaire.

⁶ Parenté phylogénétique : groupe (espèces...) avec lequel il partage un ancêtre exclusif. On cherche le groupe-frère et non l'ancêtre.

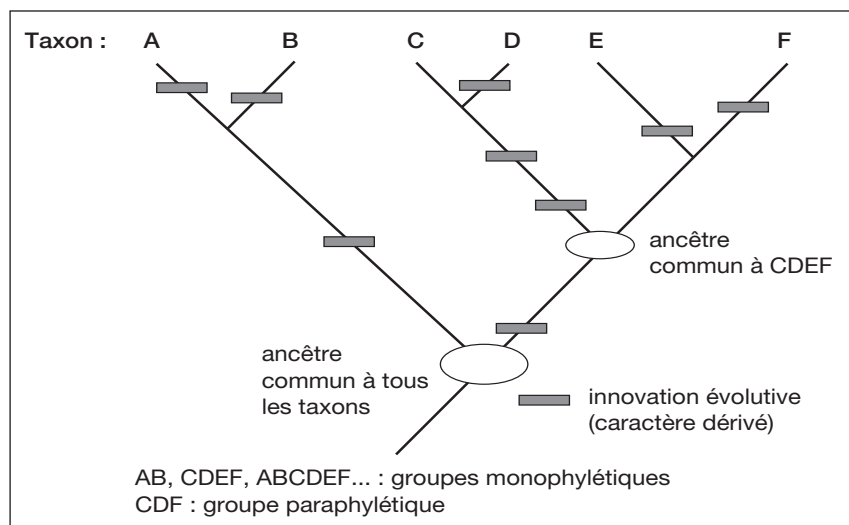


Fig. 3 : arbre phylogénétique théorique

lutives entre les espèces en les rassemblant en groupes (clades) monophylétiques⁷, c'est-à-dire en groupes comportant un ancêtre commun et la totalité de ses descendants. La cladistique rejette les groupes polyphylétiques⁸ et paraphylétiques⁹ (Fig.3). Les cladogrammes présentent exclusivement des relations de parenté entre groupes monophylétiques ce qui n'est pas le cas de la systématique évolutionniste. Ainsi

la cladistique permet de réaliser le souhait de Darwin selon lequel les classifications devaient suivre le plus fidèlement possible les généalogies (aujourd'hui, les phylogénies).

Un cladogramme dit « qui partage quoi avec qui » et donc « qui est plus proche parent de qui » et non pas « qui descend de qui ». Il ne faut donc pas confondre cladogramme et arbre généalogique. Les nœuds de l'arbre phylogénétique (point de rencontre entre branche-mère et deux branches-filles) ne représentent pas une espèce fossile particulière, mais plutôt un ancêtre virtuel reconstruit par la collecte des états dérivés de différents caractères présents chez les descendants et supposés hérités de l'ancêtre. On ne connaît donc de cet ancêtre que les caractères dérivés (Fig. 3 et 4).

Le cladogramme traduit non seulement les liens de parenté entre organismes, mais aussi l'apparition des états dérivés de caractères montrant par-là même, les innovations évolutives.

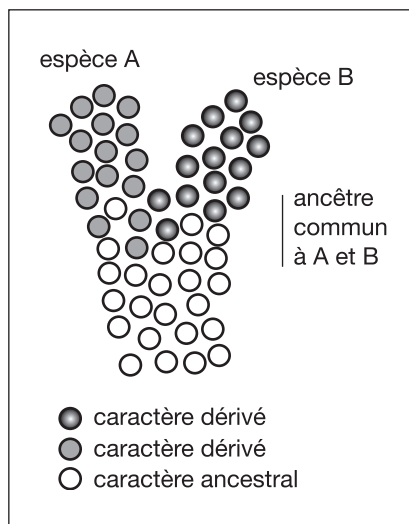


Fig. 4 : spéciation de deux espèces théoriques A et B

Dans la reconstitution d'une phylogénie, la connaissance précise de la date d'apparition d'un nouveau groupe peut être basée sur les données des fossiles (s'ils sont assez nombreux) mais peut également être fondée sur des données moléculaires. On peut admettre, en effet, que l'évolution d'une molécule par mutation se fait à vitesse constante¹⁰ et qu'ainsi, les différences observées entre des molécules homologues de deux organismes actuels résultent d'une certaine durée d'évolution simultanée dans les deux groupes. Il existe une proportionnalité entre le nombre de différences moléculaires observées et la date de séparation des deux groupes. Pour savoir si une molécule accumule des modifications, c'est-à-dire évolue à la même vitesse dans deux espèces, on la compare à une autre molécule présente chez l'une des deux espèces et qui sert de référence.

Il est possible d'obtenir plusieurs cladogrammes, à partir des mêmes données initiales. L'arbre phylogénétique retenu est celui qui est considéré comme le plus court c'est-à-dire présentant un minimum d'événements évolutifs (principe de parcimonie¹¹ ou d'économie d'hypothèses). Il existe encore d'autres méthodes d'optimisation (méthodes des distances minimales, méthode de la probabilité maximale).

À l'heure actuelle, cette approche phylogénétique de la classification est très largement reconnue par la communauté scientifique.

Les premiers cladogrammes produits prenaient en compte uniquement des caractères morphologiques mais depuis quelques dizaines d'années des centaines de nouveaux caractères moléculaires - séquences nucléiques (ADN nucléaire, mitochondrial,

⁷ Monophylétique : se dit d'un groupe qui comprend une espèce ancestrale et tous ses descendants. Tous les taxons possèdent au moins un caractère apomorphe (dérivé) en commun.

⁸ Polyphylétique : groupe qui contient un certain nombre de taxons mais ne contient pas l'ancêtre commun à tous.

⁹ Paraphylétique : groupe renfermant un ancêtre commun et une partie seulement de ses descendants.

¹⁰ En fait les horloges moléculaires n'ont qu'une valeur locale. Elles « accélèrent » ou « retardent » en fonction des groupes considérés et de la période de temps considérée.

¹¹ Parcimonie : principe d'économie d'hypothèses hérité de l'école scolastique et de Guillaume d'Occam, moine franciscain du XIIIe -XIVe siècle. Si, pour la construction de deux arbres phylogénétiques, on est amené à faire 4, 6 ou 10 hypothèses, on admettra que la première solution est la plus probable. On retient celui qui présente le plus petit nombre d'étapes évolutives. Ce n'est qu'après beaucoup de résultats concordants que l'on conclura à la fiabilité de l'arbre proposé

ARN ribosomaux), séquences protéiques (enzymes) - permettent de dégager des homologies utilisables pour préciser les liens de parenté entre espèces.

Les systématiciens veillent à rassembler un maximum de données moléculaires, morpho-anatomiques, physiologiques, embryologiques, paléontologiques, afin d'assurer une convergence de résultats, garante d'une démonstration de la parenté entre les espèces étudiées. Toutes ces approches de la systématique ne s'opposent pas vraiment. Ce sont des outils différents dont les résultats de l'une ont bien souvent permis de mieux cerner les caractères discriminants d'une autre.

Position taxinomique des Gentianacées et « plantes alliées » : les apports de la systématique phylogénétique.

Dans les flores relativement anciennes, comme la flore de Rouy (1893-1913), la famille des Gentianacées est composée de deux tribus, les *eu-Gentianeae* Boiss. et les *Menyantheae* Gray.

Historiquement c'est Dumortier qui, dès 1829, proposa d'exclure des Gentianacées les Ményanthacées. Par la suite, au gré des différents auteurs, cette famille intègre à nouveau ou non les Gentianacées. Dans la quatrième édition (1976) de la Flore de Suisse d'Auguste Binz et Edouard Thommen, la famille des Gentianacées renferme encore tous les genres évoqués classiquement dont *Menyanthes*, *Nymphoides*,... Dans la deuxième édition du nouveau Binz (1994), D. Aeschmann et H.M. Burdet suivent, pour les Angiospermes, le système de classification proposé par Arthur Cronquist (1919-1992). Ce systématique publie en 1981, *An integrated system of classification of flower-*

ring plants, où il propose un système très cohérent en intégrant les travaux de botanistes systématiciens dont Armen Takhtajan (1910-). Cette classification suit, en particulier, l'école anglo-saxonne de Charles E. Bessey (1845-1915) dont la classification est bâtie autour de la fleur originelle de type magnoliidien. Cette classification phylogénétique et monophylétique fait partie des classifications contemporaines dites prémoléculaires, encore très largement utilisées. La famille des Gentianacées (Fam. 95) est placée à côté des Apiacées (Fam. 94) et des Apocynacées (Fam. 96), Asclépiadacées (Fam. 97) et Solanacées (Fam. 98). Elle comprend, pour la Suisse, les genres suivants : *Gentiana*, *Gentianella*, *Lomatogonium*, *Swertia*, *Blackstonia*, *Centaurium*.

Les genres *Menyanthes* et *Nymphoides* ne font plus partie de la famille des Gentianacées mais constituent la famille des Ményanthacées (Fam. 100), placée entre les Convolvulacées (Fam. 99) et les Polémoniacées (Fam. 101). Cette position taxinomique est encore relativement proche des

Gentianacées. Curieusement dans *Flora Helvetica* (1996,1998), la famille des Ményanthacées est à nouveau placée juste à côté des Gentianacées.

La tendance à l'éloignement des Ményanthacées des Gentianacées s'est fortement accentuée dans les classifications phylogénétiques actuelles (APG¹²). En 1998, puis en 2000¹³, l'APG publiait une nouvelle classification des plantes à fleurs où seuls les groupes naturels, strictement monophylétiques, ont été retenus (Fig.5, 6). Un large consensus semble maintenant établi. Pour ce qui nous intéresse ici, l'ordre des Gentianales comprend 5 familles : Gentianacées (*Potalieae* inclus, espèces arborescentes d'origine tropicale), Rubiacées, Loganiacées, Apocynacées et Gelsemiacées. Cet ordre est placé à côté des Solanales (Solanacées, Convolvulacées...), des Lamiales (Lamiacées, Scrophulariacées, Utriculariacées...) – groupes-frères – et des Garryales. La famille des Borraginacées placée parfois dans les Solanales n'est pas aujourd'hui positionnée précisément.

Tab. II : exemples de caractères ancestraux/dérivés pris en compte pour les études cladistiques concernant les Gentianales (d'après LENA STRUWE L. *et al.*, 1994). Pour les Gentianacées voir MÉSZAROS S. *et al.*, 1996, p.157.

Caractère ancestral	Caractère évolué (dérivé)
Plante monoïque	Plante dioïque
Tige à section ronde	Tige à section carrée, ailée
Base des feuilles libres	Base des feuilles soudées
Fleur bisexuée	Fleur unisexuée
Préfloraison valvaire	Pétales contortés
Anthères glabres	Anthères poilues
Déhiscence introrse des anthères	Déhiscence latérale, extrorse des anthères
Ovaire supère	Ovaire semi-infère
Fruit indéhiscent	Fruit déhiscent
Absence de nectaires extrafloraux	Présence de nectaires extrafloraux
Absence de cellules sécrétrices	Présence de cellules sécrétrices
Absence de sweroside, swertiamarin, gentiopicroside	Présence de sweroside, swertiamarin, gentiopicroside
Absence de xanthonnes (colorants)	Présence de xanthonnes (uniquement Gentianaceae et Guttiferae pour les Angiospermes)
....

¹² APG : groupe de chercheurs, Angiosperm Phylogeny Group., dont les propositions de cladogrammes sont très largement acceptées.
¹³ Angiosperm phylogenetic trees from Soltis *et al.*, 2000.

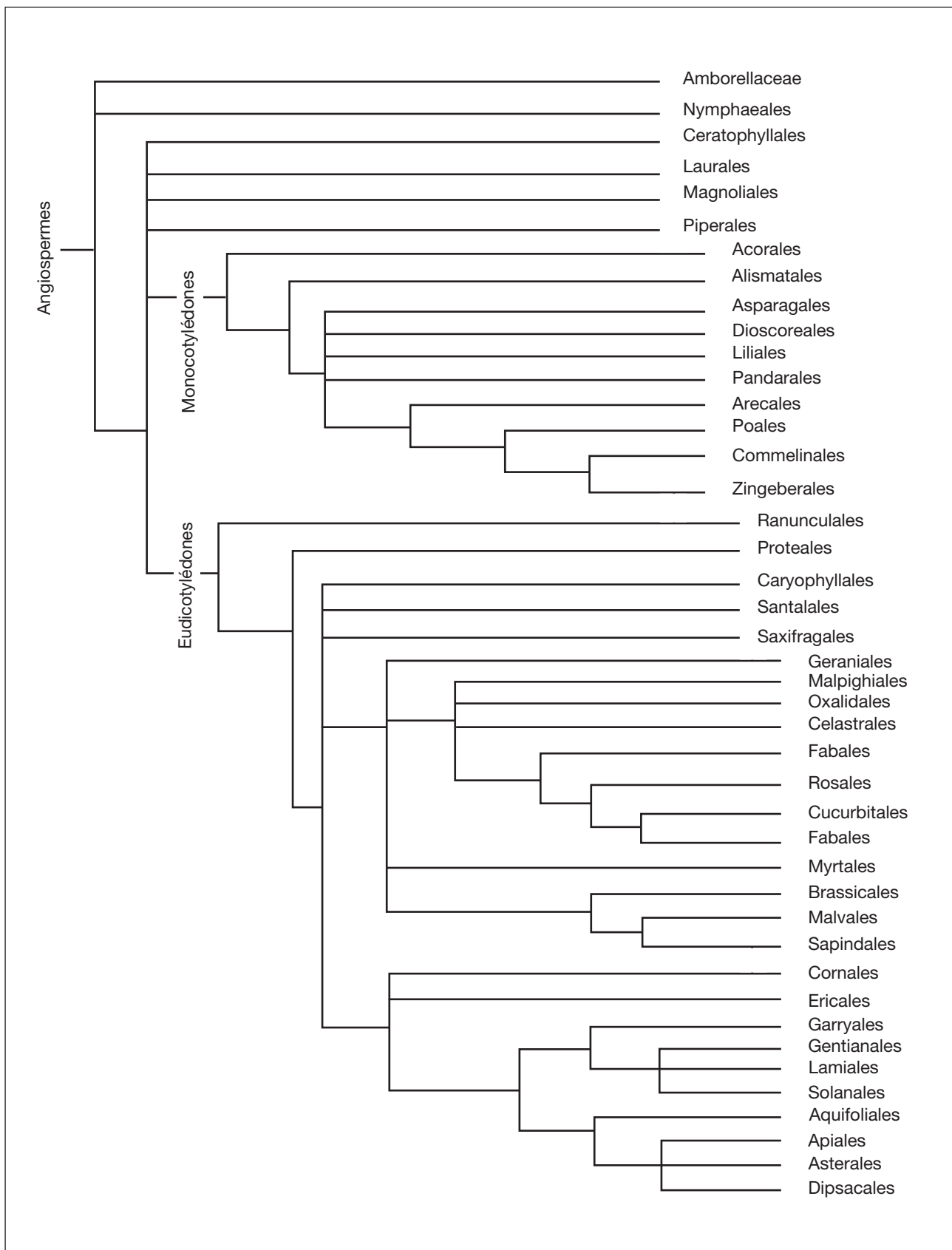


Fig. 5 : cladogramme des Angiospermes, adapté de [APG II], in *Botanique systématique des plantes à fleurs*, R.-E., Spichiger et al., 2002.

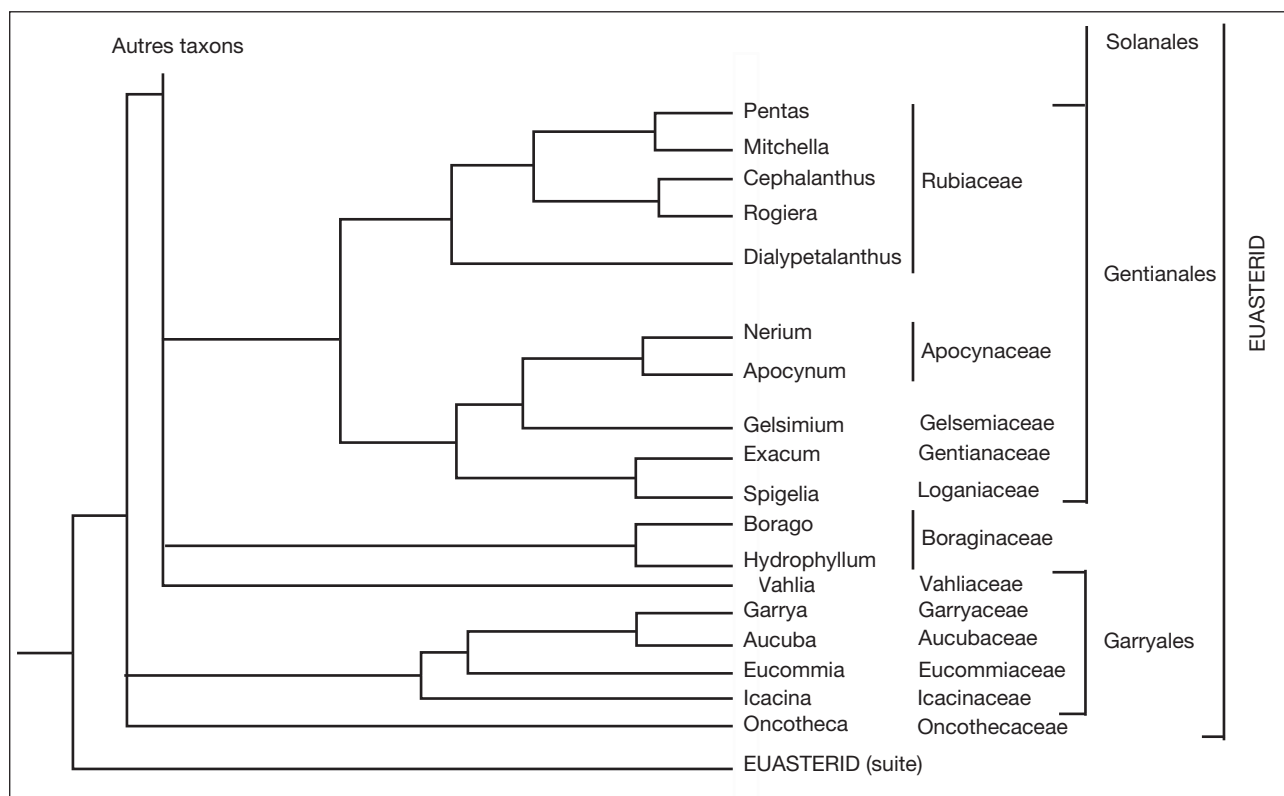


Fig. 6 : cladogramme (extrait) des Astéridées vraies d'après APG (1998) et Soltis, D.E. et al. (2000). Certaines familles n'ont pas encore un positionnement précis (*Boraginaceae*, *Oncothecaceae*...).

L. STRUWE et al. (1994) proposent également une classification où les Gentianales comprennent 7 familles : Rubiacées, Gentianacées (*Potalieae* inclus), Loganiacées *sensu stricto*, Apocynacées, Gelsemiacées, Strychnacées, Geniostomacées.

Dans ces études cladistiques sont pris en compte des caractères morphologiques, anatomiques, biochimiques, embryologiques, moléculaires (Tab. II)

Les Gentianacées comportent 76 genres (R.K. BRUMMITT, 1992) (plus de 1200 espèces) dont pour le Jura : *Blackstonia*, *Centaurium*, *Cicendia*, *Exaculum*, *Gentiana*, *Gentianella*, *Swertia*.

Le cladogramme de la Fig.6 montre que la famille des Gentianacées est placée à côté de la famille des Loganiacées¹⁴ (*sensu lato*) une famille complexe paraphylétique (L.

STRUWE et al., 1994) qui comprend notamment le genre *Strychnos* (*Strychnaceae sensu stricto*) ; il est assez plaisant de remarquer que notre gentiane jaune avec son célèbre apéritif a pour « groupe-frère » des plantes qui contiennent de la strychnine et du curare ! ; autrefois le genre *Buddleja* (*B. davidii* étant l'arbre aux papillons bien connu) était rattaché également à cette famille (Fig.6). Pour plus de détails sur la famille des Gentianacées, consulter le site Internet du laboratoire de botanique évolutive de l'université de Neuchâtel¹⁵, particulièrement bien documenté (classification, nombre chromosomique, iconographie, bibliographie, liens...).

Les Ményanthacées basculent dans l'ordre monophylétique des Asterales qui comprend notamment, pour l'Europe, les Campanulacées et les Astéracées. Cette famille est donc maintenant fort éloignée des

Gentianacées. Elle renferme les genres *Menyanthes*, *Nymphoides*, *Liparophyllum*, *Villarsia*, *Obolaria*. Les analyses moléculaires basées sur l'ADN et les séquences *rbcL*¹⁵ confirment sans équivoque le monophylétisme de l'ordre et l'appartenance des Ményanthacées à cet ordre. Les Ményanthacées sont donc maintenant à placer à côté des Campanulacées.

Bases bibliographiques

- L'évolution, dossier, *Pour la Science*, janvier 1997.
- AESCHIMANN D., et BURDET H. M., 1994. *Flore de la Suisse et des territoires limitrophes*, Le nouveau Binz, deuxième édition, Ed. du Griffon, Neuchâtel, 603 p.
- ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP (APG), 1998. An ordinal classification for the families of flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 85, p. 531-553.

¹⁴ Cette famille renferme des arbres, arbustes et plantes grimpantes souvent très toxiques. Ils contiennent des alcaloïdes indoliques de type sécologanine comme chez les Rubiacées (famille du caféier) et Apocynacées (famille de la pervenche, du laurier-rose).

¹⁵ Voir bibliographie.

¹⁶ *Rbcl* : gène codant pour une enzyme impliquée dans la photosynthèse.

- APG II, 2002. *Bot. J. Linn. Soc.*, in press.
- BRUMMITT R.K., 1992. *Vascular plant families and genera*, Kew, Royal Botanic Gardens.
- CHANET B., 3-1997. De la phylogénie... sans bouillir ou les bases de la reconstitution phylogénétique, in *Biologie Géologie APBG*, Paris, p. 505-527.
- CRONQUIST A., 1988. *The Evolution and Classification of Flowering Plants*. 2e éd. N. Y. Botanical Garden, N.Y.
- DARLU P. et TASSY P., 1993. *Reconstitution phylogénétique, Concepts et méthodes*, Collection Biologie théorique, 7, Masson.
- JUDD W.S., CAMPBELL C.S., KELLOGG E.A. et STEVENS P., 2002. *Botanique systématique, une perspective phylogénétique*, De Boeck Université, Paris, 467 p.
- LAUBER K. et WAGNER G., 1998. *Flora Helvetica*, Flore illustrée de Suisse, Ed. Belin, Paris, 1616 p.
- LECOINTRE G. et LE GUYADER H., 2001. *Classification phylogénétique du vivant*, Belin, Paris, 543 p.
- MÉSZAROS S., DE LAET J. et SMETS E., 1996. Phylogeny of Temperate Gentianaceae : A morphological Approach, *Systematic botany*, 21(2), p. 153-168.
- ROUY G., FOUCAUD J. et CAMUS E., 1893-1913. *Flore de France ou description des plantes qui croissent spontanément en France, Corse et en Alsace-Lorraine*, 14 vol., Asnières, Rochefort.
- MORT M.E., ALBACH T.D., ZANIS M., SAVOLANINEN V., HAHN W.H., HOOT S.B., FAY M.F., AXTELL M., SWENSEN S.M., PRINCE L.M., KRESS W.J., NIXON K.C., et FARRIS J.S., 2000. Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, rbcL, and atpB sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 133(4), p. 381-461.
- SPICHTER R.-E., SAVOLAINEN V., FIGEAT M. et JEANMONOD D., 2002. *Botanique systématique des plantes à fleurs*, Presses polytechniques et universitaires romandes, Lausanne, 413 p.
- STRUWE L., V.A. ALBERT et B. BREMER, 1994. Cladistics and family level classification of the gentianales. *Cladistics* 10, p.175-206.

Sites Internet :

<http://www.flmnh.ufl.edu/deeptime>.
<http://www.unine.ch/bota/ebolab/gentianaceae/gentmain.html>

