

# Mon point de vue sur l'irruption du moléculaire en systématique

Par Joël MATHEZ

## Pourquoi cet article ?

Nés d'une question sur la "réforme" des Scrophulariacées, les échanges récents de message du forum Botanique de Tela Botanica sur le thème "phylogénie et classifications" se sont succédé à un rythme tellement rapide et ont apporté tellement d'éléments intéressants que dès que j'étais tenté de donner mon opinion, de nouvelles questions étaient soulevées. De fil en aiguille, il m'assemblé utile de proposer mon témoignage personnel d'universitaire et de rédiger une argumentation un peu structurée, nécessairement trop longue pour être envoyée au forum. On y reconnaîtra bien entendu des éléments déjà exposés sur le forum par divers Tela-botanistes, parmi lesquels Christophe Girod et Rolland Douzet ont souvent exprimé l'essentiel de ce que je pensais. Il ne s'agit évidemment pas de ma part d'essayer d'avoir le dernier mot, ni de faire une synthèse, mais plutôt d'élargir le débat en évoquant tous ses aspects.

En bref, je suis convaincu que les données moléculaires ne doivent pas être opposées aux autres, mais

- qu'elles les complètent utilement;
- que les résultats auxquels elles ont conduit suscitent un intérêt nouveau pour la morphologie et la botanique traditionnelle.

## Ma conviction: la systématique contemporaine ne peut être que phylogénique.

Les biologistes rêvent depuis longtemps d'une classification unique et "naturelle". Le sens attribué à ce mot a sans doute évolué en fonction des présupposés philosophiques ou religieux. Disons pour faire simple que la classification naturelle idéale devrait être une propriété incontestable des être vivants, et non une construction humaine subordonnée à une problématique précise : on éviterait ainsi d'avoir une classification des pharmaciens et une des fleuristes... Or nous savons que la diversité des espèces vivantes actuelles et passées est le fruit d'une évolution inscrite dans la durée sous la forme d'un scénario historique unique, la phylogénie. D'où cette perspective alléchante : si nous parvenons à reconstituer cette phylogénie, nous saurons apprécier la proximité entre espèces en termes de parenté réelle, et non de simple ressemblance sur des caractères arbitrairement choisis. Une classification fondée sur cette phylogénie devrait présenter les caractères d'objectivité et d'universalité recherchés. De surcroît, dans la mesure où bien des caractères sont hérités d'ancêtre à descendant avec peu ou pas de modifications, une telle classification serait plus prédictive: non contente de classer les objets pour les retrouver en fonction de caractères déjà observés, elle permettrait de prévoir l'existence de certains caractères au sein des groupes et de les y rechercher pour vérification. Est-ce une utopie ?

# La quête du Graal

La mise en oeuvre de ce qui précède suppose deux étapes :

- la reconstitution des phylogénies ;
- leur traduction en une classification naturelle qui soit si possible pratique, opérationnelle.

Chacune de ces étapes est semée d'embûches et présente des faiblesses dont les chercheurs sont généralement conscients, ce qui les amène à raffiner progressivement leurs méthodes.

## La reconstitution des phylogénies

Les plus petites unités de classification concernées par les phylogénies sont les espèces (la notion d'espèce, dont on connaît les limites, ne peut être discutée ici). L'événement fondamental de l'évolution diversificatrice est la spéciation, qui procède essentiellement par descendance avec modification (la descendance d'une espèce ancestrale est constituée par deux espèces-filles qui diffèrent entre elles et de leur ancêtre par une série de caractères). L'enchaînement de ces événements (la phylogénie) peut être représenté sous la forme d'un arbre à ramifications "dichotomiques" (fourches à deux dents) ou cladogramme. A partir d'une matrice espèces/caractères, plusieurs méthodes "cladistiques" ont été mises au point pour proposer le(s) scénario(s) le plus probable(s) qui puisse(nt) rendre compte de la répartition des caractères entre les espèces. Parmi les très nombreux arbres compatibles avec une matrice donnée, un seul correspond à la réalité historique : comment l'identifier ? La méthode la plus couramment utilisée et la plus facile à expliquer est dite de "parcimonie" : elle suppose que l'évolution a été économe de modifications (cette hypothèse est évidemment contestable). Ainsi, parmi tous les arbres possibles, c'est entre ceux qui font appel au plus petit nombre de modifications de caractères qu'on a le plus de chances de trouver l'arbre historique. Il est important de noter que ces méthodes n'ont rien à voir avec les méthodes de distances, génétiques ou autres (quoique en théorie, avec un nombre de caractères croissant vers l'infini, ces différentes méthodes devraient converger vers le même résultat), et ont été appliquées initialement à des données non moléculaires.

Deux types de progrès scientifiques et techniques récents ont permis de développer ces méthodes et de les appliquer à la recherche des phylogénies :

- le développement des outils informatiques, tant matériels que logiciels, qui mettent à la portée des chercheurs une puissance de calcul indispensable, au service d'algorithmes souvent complexes ;
- l'exploitation de matrices incluant, en plus des caractères morphologiques (au sens large), des caractères moléculaires : parmi eux, les plus efficaces sont les séquences de nucléotides constituant les chaînes d'ADN de certains gènes (ou parties de gènes, ou régions non codantes, situés dans les chromosomes, les mitochondries ou les chloroplastes).

Un des principaux avantages des caractères empruntés à l'ADN est de fournir pour chaque espèce des milliers de caractères pouvant prendre chacun un seul état parmi quatre possibles (les 4 bases A, C, G et T), dont la distinction est totalement objective. Ne s'agissant pas de caractères phénotypiques, les séquences d'ADN présentent en principe l'avantage supplémentaire d'être indépendantes des conditions du milieu dans lequel vit l'organisme sur lequel elles ont été

prélevées, mais d'autres spécificités compensent en partie cet intérêt. Il ne faudrait pas par ailleurs sous-estimer les nombreuses difficultés techniques séparant la récolte du matériel végétal sur le terrain de la matrice de caractères prête à parler, ni celles liées aux traitements informatiques adéquats.

## De la phylogénie à la classification

A supposer que l'on soit parvenu à une phylogénie considérée comme satisfaisante, comment déduire une classification de l'arbre qui la représente ? La plupart des systématiciens (mais pas tous) s'accordent actuellement pour ne constituer des groupes systématiques (taxons) de rang supérieur à l'espèce (genres, familles, ordres...) qu'avec des ensembles "monophylétiques". De façon imagée, un tel groupe peut être obtenu à partir d'un arbre en donnant un seul coup de sécateur pour couper une branche (plus ou moins grosse) : si on n'élague pas la branche ainsi isolée, elle représente un groupe monophylétique. On qualifie de "paraphylétique" un groupe d'espèces constitué en réunissant plusieurs branches détachées de l'arbre à l'aide de plusieurs coups de sécateur.

La difficulté majeure, c'est que le choix du niveau de l'arbre auquel on coupe une branche est totalement arbitraire, et il est possible, sur un même arbre, de constituer un très grand nombre de groupes monophylétiques différents, auxquels il est difficile (et également arbitraire) d'assigner un rang de la nomenclature traditionnelle pour construire une classification hiérarchisée telle que celles dont nous avons l'habitude. C'est la raison pour laquelle un certain nombre de systématiciens proposent d'abandonner totalement le système taxinomique hiérarchisé traditionnel et la nomenclature qui lui est liée, et proposent (avec peu de succès jusqu'à présent) un "phylocode" destiné à remplacer le Code international de nomenclature.

## Les acquis de la systématique phylogénique

Les recherches en cours, qui portent aussi bien sur les méthodes, les techniques, la résolution des difficultés de tous ordres identifiées à mesure des progrès, donnent lieu à des publications à un rythme rapide, qu'il est difficile de suivre en totalité ! Contrairement à l'idée que semblent s'en faire bien des botanistes, la proportion de publications proposant des remaniements des classifications est assez faible, pour plusieurs raisons :

- fort heureusement, bien des résultats (y compris moléculaires) ne font que confirmer les principales unités de nos classifications, notamment les familles, et rendent donc un hommage moderne appuyé à la clairvoyance des botanistes des siècles passés, capables de circonscrire des familles aussi peu évidentes que Rosacées ou Renonculacées ; à mes yeux, ceci conforte également la légitimité des approches moléculaires (elles n'aboutissent pas obligatoirement à n'importe quoi !);
- les remaniements les plus importants se situent à des niveaux hiérarchiques bien supérieurs à celui de la famille, et ne concernent donc guère la floristique : peu importe, pour identifier les espèces de dicotylédones, que ces dernières constituent un groupe paraphylétique!
- un certain nombre de bouleversements de la classification des végétaux sont antérieurs à l'utilisation des données moléculaires, auxquelles on les attribue à tort, et qu'elles n'ont fait que confirmer ou préciser. Un bon exemple en est donné par la classification des

Monocotylédones. Dès 1985, Dahlgren, Clifford et Yeo publiaient un ouvrage de synthèse (The Families of the Monocotyledons - Structure, evolution and taxonomy) explicitement cladistique, où une bonne partie des genres de Liliacées (au sens de nos flores usuelles) se retrouvaient dispersés dans plusieurs familles de l'ordre des Asparagales (et non des Liliales). A la différence des "vraies" Liliacées, la plupart de ces plantes possèdent en commun une batterie de caractères (graines noires, nectaires situés dans les cloisons intercarpellaires, caractères biochimiques...) qui avaient jusqu'alors été négligés par les systématiciens au profit de la seule formule florale. Aucun argument moléculaire dans cette synthèse : les premiers résultats moléculaires importants pour la systématique peuvent être datés de 1987 (mise en évidence de la première diversification des Composées). Mais l'essentiel des cladogrammes et de la classification proposés par ce livre a été confirmé (et complété, affiné) ultérieurement par le moléculaire.

- les phylogénéticiens reconnaissent honnêtement la difficulté à reconstituer certaines parties du scénario de la diversification des plantes. C'est notamment le cas pour les bryophytes, ptéridophytes et gymnospermes, groupes où il est difficile d'intégrer les données morphologiques de l'énorme registre fossile aux données moléculaires acquises sur les seuls végétaux actuels. C'est également le cas pour l'origine précise et la première diversification des Angiospermes, malgré l'intensité des recherches qui leur sont consacrées. Mais un certain nombre de tests permettent d'évaluer la fiabilité des cladogrammes produits.
- il est vrai que certains résultats sont surprenants : la parenté révélée entre Platanacées, Nelumbonacées (les Lotus sacrés) et Protéacées n'est pas évidente pour un morphologiste ! Mais elle ouvre un champ de recherches qui se révélera peut-être passionnant et fécond !

Dans ce contexte, la "désintégration" des Scrophulariacées de nos Flores me semble un exemple particulièrement intéressant, et n'a rien de scandaleux à mes yeux. Des phylogénies moléculaires crédibles dénoncent en effet le caractère paraphylétique de cet ensemble dans sa conception classique. Pour reconstituer des groupes monophylétiques du niveau de la famille, les genres qui le constituaient (je n'évoque ici que quelques genres bien connus de la flore française) ont été redistribués :

- nos Scrophularia et Verbascum appartiennent à un ensemble monophylétique qui garde nécessairement le nom de Scrophulariacées;
- les genres hémiparasites (Odontites, Euphrasia, Melampyrum, Pedicularis etc., toutes ces plantes qui fanent dès qu'on les a cueillies et qui noircissent en herbier) constituent un autre groupe monophylétique avec les genres holoparasites (sans chlorophylle) de la famille des Orobanchacées ;
- tous les autres genres (tels que Linaria, Antirrhinum, Digitalis, Veronica...) rejoignent les Plantains et les Globulaires, mais peut-être aussi les Callitriche et les Hippuris, dans un autre ensemble monophylétique auquel on a convenu de conserver le nom de Plantaginacées.

Pour ma part, je trouve satisfaisant que les données moléculaires conduisent à mettre en évidence la parenté phylogénétique entre toutes les plantes parasites, qu'elles soient héli- ou holoparasites : cette cohérence biologique et écologique me semble garantir la validité des résultats obtenus par des voies totalement indépendantes. D'autre part, même si l'allure générale des Plantains (anémogames) et des Véroniques (entomogames) diffère beaucoup, il suffit que je prenne ma loupe pour constater

que les fleurs sont tétramères dans les deux cas, caractère peu répandu au sein des familles voisines. Reste à trouver -s'ils existent- les caractères diagnostiques pratiques qui permettraient de différencier sur le terrain les Scrophulariacées des Plantaginacées (les caractères d'anthères ne sont pas des plus évidents): n'est-ce pas un défi à relever par les morphologistes et les botanistes de terrain ?

## Perspectives

En conclusion, il me semble que l'apport des disciplines moléculaires à la systématique est considérable, et qu'il est donc inconvenant de les diaboliser. Ce serait une erreur aussi regrettable que d'en faire la panacée universelle, comme on a tenté de le faire dans le passé avec la caryologie ou la palynologie.

A mes yeux, les principales avancées récentes sont celles qui permettent à la systématique de passer progressivement du statut d'art à celui de science. Appuyée sur une grande expérience naturaliste, l'intuition des grands botanistes du XVIIIème siècle a été prodigieuse, mais non sans failles. La systématique moderne cherche à formaliser ses démarches de façon à mieux les contrôler, à les rendre reproductibles et à estimer la fiabilité de ses résultats, tant au niveau de la méthode cladistique que dans le choix des caractères des êtres vivants en vue de reconstituer leur phylogénie. Ayant pratiqué diverses méthodes cladistiques sur des caractères morphologiques, puis moléculaires, je pense pouvoir affirmer que l'usage de ces derniers rend bien plus difficile la manipulation plus ou moins inconsciente des données en vue de parvenir à la phylogénie souhaitée... Je pense également qu'il est sain que les chercheurs publient les phylogénies auxquelles ils parviennent et les soumettent ainsi à la critique, parfois féroce, de leurs confrères. Quant au remaniement consécutif des classifications, il est exact qu'il ne faut pas se précipiter et adopter séance tenante les dernières modifications proposées. Mais je suis surpris de voir tant de résultats se stabiliser, plus rapidement que je ne le craignais. Et je trouve également sain que le transfert des résultats des phylogénies vers la classification soit de fait confié à une grosse équipe internationale (Angiosperm Phylogeny Group), ce qui permet de mettre à la disposition des utilisateurs un consensus périodiquement mis à jour par des botanistes compétents. Par ailleurs, je milite depuis longtemps contre une "science à deux vitesses": il me semblerait insultant pour les "amateurs" de leur réserver les classifications scientifiquement périmées, sauf à prendre son parti de la coexistence de nombreuses classifications adaptées à des besoins différents. Je crains que cela ne nuise gravement à la communication! A charge pour les chercheurs de prendre le temps de diffuser et d'expliquer les progrès récents... C'est ainsi que, après de longues discussions, le Comité scientifique de rédaction de la Flore de la région méditerranéenne française a convenu d'appliquer à cette Flore la classification d'APG II, avec toutes les équivalences nécessaires.

Enfin, loin de rejeter les disciplines botaniques traditionnelles, les phylogénies modernes doivent être considérées comme des hypothèses suggérant, permettant ou facilitant un grand nombre de nouvelles recherches : où, quand, dans quelles conditions écologiques, selon quelles modalités ont évolué les caractères des êtres vivants ? La morphologie comparée se voit ainsi proposer bien des défis à relever, et la (re)lecture des anciens auteurs est une mine d'observations à reprendre et à exploiter dans un contexte nouveau : c'est ce qu'exprime par exemple Rolf Rutishauser dans *Taxon* 54(2):576-578 lors de l'analyse des actes d'un récent colloque (Stuessy et al., 2003), sous forme de

conseils aux jeunes chercheurs qui devraient mettre du baume dans le cœur des nostalgiques de la botanique ancienne. Quant au recrutement de ces derniers, j'ai plaisir à témoigner qu'un vivier d'étudiants naturalistes existe encore, même si le collège, le lycée et l'université ont souvent peu contribué à faire naître et à nourrir leur passion. Si j'ai regretté le mouvement de balancier qui a sans doute trop privilégié une biologie assez théorique au détriment de l'expérience de la nature, je dois reconnaître en contrepartie que les étudiants et jeunes chercheurs actuels sont mieux armés que ceux de ma génération pour faire de la bonne systématique moléculaire, car bénéficiant d'une double compétence. Mais il est urgent de leur ouvrir large les portes de la recherche et de l'enseignement, et de favoriser par tous les moyens la transmission de l'expertise naturaliste, floristique et faunistique, réfugiée pour l'essentiel chez les "amateurs" et les professionnels retraités, aux jeunes botanistes qui sont souvent très demandeurs.

Je dois dire enfin que j'ai été surpris du caractère réducteur des définitions du mot "botaniste" données par les Tela-botanistes : n'y a-t-il plus de botanique que sur le terrain ? "Botaniste" est-il devenu synonyme de "floriste" ? Darwin, Linné, les Jussieu ont-ils passé plus de temps sur le terrain ou à exploiter leurs récoltes (et celles des autres) dans leurs cabinets d'histoire naturelle ? Comme tant d'autres, j'ai reçu ma vocation de botaniste sur le terrain, auquel j'ai consacré de nombreuses années de ma vie. Je regrette de devoir actuellement passer plus de temps à enseigner la botanique et à gérer les enseignements de biologie et d'écologie de mon université qu'à entretenir mes connaissances floristiques, qui commencent à s'estomper. Mais je ne renie pas l'énergie consacrée à apporter ma très modeste contribution au progrès de la systématique, à partir de problématiques qui me sont apparues sur le terrain et qui m'en ont éloigné pour longtemps.

Et comme je suis barbu, j'ose me prétendre botaniste.

Joël Mathez, 5 novembre 2005

## Référence citée:

Stuessy, T. F., V. Mayer & E. Hörandl; 2003. Deep Morphology: Toward a renaissance of morphology in plant systematics. A.R.G. Gantner Verlag

Les meilleures synthèses récentes à ma connaissance:

- Judd, W. S., C. S. Campbell, E. A. Kellogg & P. F. Stevens. 2001. Botanique systématique. Une perspective phylogénétique, DeBoeck? Université, Paris Bruxelles.
- Judd, W. S., C. S. Campbell, E. A. Kellogg, P. F. Stevens & M. J. Donoghue. 2002. Plant Systematics. A phylogenetic approach, 2 éd., Sinauer Ass., Inc., Sunderland, Massachusetts U.S.A. ISBN 0-87893-404-9. (très enrichi par rapport à la première édition en anglais, mais pas encore traduit en français à ma connaissance)
- Spichiger, R.-E., V. V. Savolainen, M. Figeat & D. Jeanmonod. 2002. Botanique systématique des plantes à fleurs. Une approche phylogénétique nouvelle des Angiospermes des régions tempérées et tropicales., 2ème éd. Collection Biologie, Presses Polytechniques et Universitaires Romandes, Lausanne. (il y a une 3ème édition dont je n'ai pas les références sous la main)